

Абитуриент

Т.А. ШУСТАНОВА

**РЕПЕТИТОР
ПО БИОЛОГИИ
ДЛЯ СТАРШЕКЛАССНИКОВ
И ПОСТУПАЮЩИХ
В ВУЗЫ**

- Подготовка к ЕГЭ и ГИА-9
- Теоретический курс
- Тестовые задания типа А, В, С
- Эталоны ответов

Издание пятое,
дополненное и переработанное

РОСТОВ-НА-ДОНУ

 **ФЕНИКС**
2011

УДК 373.167.1:57
ББК 28.0я72
КТК 445
Ш97

*Под редакцией доктора биологических наук,
профессора Бурикова А.А.*

Шустанова Т.А.

Ш97 Репетитор по биологии для старшеклассников и поступающих в вузы / Т.А. Шустанова. — Изд. 5-е, доп. и перераб. — Ростов н/Д : Феникс, 2011. — 537, [1] с. : ил. — (Абитуриент).

ISBN 978-5-222-18007-5

В настоящем пособии изложены теоретические основы современной биологии и различные варианты тестовых заданий ЕГЭ по биологии с последними методическими указаниями и правильными ответами. Репетитор составлен на базе государственного образовательного стандарта по биологии и программе для поступающих в вузы.

В теоретической части достаточно подробно рассматриваются вопросы биологии в соответствии с уровнями организации живой природы от клеточно-молекулярного до биосферного. Материал систематизирован, иллюстрирован наглядными схемами, таблицами, рисунками, изложен просто и доступно, что дает возможность полноценно изучить курс биологии самостоятельно.

В практической части особое внимание уделено тестовым заданиям ЕГЭ по биологии со свободным развернутым ответом части «С» высокого уровня сложности. Приведенные в книге методические рекомендации и схемы решения к этим заданиям позволят научиться четко, кратко, логично и по существу отвечать на все сложные вопросы.

Книга предназначена для быстрой и качественной подготовки учащихся общеобразовательных учреждений к ЕГЭ и ГИА-9 для поступления в сузуы и вузы на биологические, медицинские, педагогические, психологические, сельскохозяйственные, ветеринарно-санитарные, физкультурные, спортивные специальности, профили и направления обучения.

Будет полезна абитуриентам вузов, учащимся старших классов школ, учителям общеобразовательных учреждений, преподавателям вузов и методистам.

УДК 373.167.1:57
ББК 28.0я72

ISBN 978-5-222-18007-5

© Шустанова Т.А., 2011

© Оформление: ООО «Феникс», 2011

ПРЕДИСЛОВИЕ

Репетитор по биологии предназначен для самоподготовки абитуриентов и выпускников старших классов школ, а также может служить пособием для преподавателей биологии и методистов.

Книга содержит два раздела: «Теоретические основы современной биологии» и «Материалы для самостоятельной работы по подготовке к ЕГЭ». В содержание первого раздела репетитора включены главы, посвященные характеристике разных уровней организации живой природы: «Биология — наука о живой природе», «Клетка как биологическая система», «Организм как биологическая система», «Многообразие организмов», «Человек и его здоровье», «Надорганизменные системы. Эволюция органического мира», «Экосистемы». Материал изложен в доступной, систематизированной форме с включением сравнительных таблиц, схем, рисунков. Глубокая теоретическая подготовка способствует лучшему усвоению знаний и выполнению тестовых заданий. Особое внимание уделено контролю биологических понятий, процессов, явлений, установлению взаимосвязей в системе равноурвневой организации природы. В пособии приведены контрольные вопросы к главам и тестовые задания ко всем разделам биологии. Второй раздел книги включает анализ наиболее трудных заданий ЕГЭ, методические рекомендации, тесты и задания для подготовки учащихся к экзамену в форме ЕГЭ.

Единый государственный экзамен (ЕГЭ) по биологии в школах России является одним из важнейших современных направлений в концепции модернизации российского образования. Предложенная форма экзамена по биологии совмещает функции выявления уровня знаний выпускников и их дифференциации для отбора в вуз, чему служат специальные контрольные измерительные материалы (КИМ), содержащие тестовые задания разной степени сложности. Нетрадиционная форма проведения экзамена, а главное, особенности содержания КИМ для ЕГЭ по биологии требуют специальной подготовки к нему учащихся. Репетитор включает характеристику и содержание КИМ для ЕГЭ по биологии в соответствии со спецификацией и кодификатором тем, методические рекомендации, образцы и анализ выполнения тестовых заданий ЕГЭ по биологии трех уровней:

части «А» и специфических заданий части «В» и «С», представляющих наибольшую сложность для учащихся, с приложением разнообразных вариантов тестовых заданий всех типов и верных ответов к ним, для самопроверки знаний. Также в пособие включены образцы экзаменационных вариантов ЕГЭ по биологии с правильными ответами. Некоторые важные выводы и рекомендации позволят избежать общераспространенных ошибок и сдать ЕГЭ на 100 баллов.

Как пользоваться книгой

Содержание репетитора построено в соответствии с требованиями к уровню подготовки выпускников, предусмотренными федеральным компонентом государственного образовательного стандарта основного общего и среднего (полного) общего образования по биологии (приказ Минобразования № 1089 от 05.03.2004). Экзаменационные варианты ЕГЭ также составляются на основе представленного материала.

Во-первых, необходимо повторить учебный материал по всем темам или изучить новый.

Во-вторых, рекомендуется ответить на контрольные вопросы после каждой главы. Для лучшего усвоения теории полезно проводить анализ схем, таблиц, рисунков по каждой теме, самостоятельно составлять схемы-конспекты, словари основных терминов и понятий.

В-третьих, для закрепления полученных знаний и навыков следует выполнять тесты и задания, приведенные в разделе II.

Репетитор содержит всю необходимую информацию и может быть полезен для самостоятельной, быстрой и качественной подготовки учащихся к ГИА-9 и ЕГЭ по биологии при поступлении в ссуз или вуз.

Желаем Вам удачи!!!

Раздел I

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ**

Глава 1

БИОЛОГИЯ — НАУКА О ЖИВОЙ ПРИРОДЕ

1.1. БИОЛОГИЯ КАК НАУКА, ЕЕ ДОСТИЖЕНИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Биология (от «био»... и «логия») — наука о жизни. Биология изучает проявления жизнедеятельности: строение и функции, среду обитания всех живых организмов — бактерий, грибов, растений и животных, а также их природных сообществ, распространение, происхождение и развитие, связи друг с другом и неживой природой. Термин «биология» предложен в 1802 г. (независимо друг от друга) Ж.Б. Ламарком и Г.Р. Тревиранусом.

Живое на Земле представлено необычайным разнообразием форм, множеством видов живых существ. В настоящее время уже известно около 500 тыс. видов растений, более 1,5 млн видов животных, большое количество видов грибов и прокариот, населяющих нашу планету. Ученые постоянно обнаруживают и описывают новые виды. Раскрытие общих свойств живых организмов и объяснение причин их многообразия, выявление связей между строением и условиями окружающей среды относятся к основным задачам биологии.

Одними из первых в биологии сложились комплексные науки по объектам исследования. Ботаника исследует строение и жизнедеятельность растений, зоология — животных, анатомия и физиология, как основа медицины, — человека. Позже в пределах зоологии сформировались более узкие дисциплины — протозоология (учение о простейших), энтомология (учение о насекомых), орнитология (учение о птицах) и др., в ботанике — альгология (учение о водорослях), бриология (учение о мхах), дендрология (учение о древесных растениях) и др. В самостоятельные науки выделились микробиология (наука о микроорганизмах), микология (наука о грибах), лихенология (наука о лишайниках), вирусология (наука

о вирусах). Многообразие организмов и распределение их по группам изучает систематика. Исследованием прошлой истории органического мира занимается палеонтология.

Вместе с тем выделились и развиваются области биологии, изучающие общие свойства живых организмов. Форму и строение организмов исследуют морфологические дисциплины — цитология (учение о клетке), гистология (учение о тканях), анатомия (учение о строении систем органов и организма в целом). Функции живых организмов изучает физиология. Состав и ультраструктуру клеток и тканей, пути превращения органических молекул — биохимия, биофизика, молекулярная биология, закономерности наследственности и изменчивости — генетика, закономерности индивидуального развития — эмбриология (или биология развития), вопросы возникновения и законы исторического развития жизни на Земле — эволюционное учение. Образ жизни популяций организмов и их взаимоотношения с окружающей средой изучает экология и специальные ее разделы — гидробиология, биогеография, биогеоценология и др., закономерности поведения животных — этология.

Биология использует различные **методы исследования**: исторический, описательный, сравнительный, экспериментальный, моделирование. Широко используются инструментальные методы, такие как микроскопия (светооптическая и электронная), электрография, радиолокация, центрифугирование, спектрофотометрия, спектрофлуориметрия, электроэнцефалография и др.

В самых разных областях биологии все больше возрастает значение пограничных дисциплин, связывающих биологию с другими науками — физикой, химией, математикой, кибернетикой и т. д. Так возникли биофизика, биохимия, биометрия, бионика. В связи с практическими потребностями человека возникли радиобиология, космическая биология, физиология труда, социобиология.

Значение биологии для человека огромно. Так, **практическое применение достижений современной биологии** в настоящее время позволяет совершенствовать агро- и зоотехнику, выводить более продуктивные сорта растений и породы животных. Уровень знаний в области биогеографии и экологии определяет возможность и эффективность интродукции и акклиматизации. Развитие в последние годы генной инженерии открывает широкие перспективы для биотехнологии биологически активных и лекарственных веществ. Биохимические исследования позволяют полнее использовать получаемые органические вещества растительного и животного происхождения, а также их лабораторного и промышленного синтеза.

Исключительно важное значение имеет биология как теоретическая основа ведения сельского, лесного и промышленного хозяйства. Познание закономерностей размножения и распространения болезнетворных вирусов и бактерий, а также паразитических организмов необходимо для успешной борьбы с инфекционными и паразитарными заболеваниями человека, животных, растений. На основе изучения взаимоотношений между организмами созданы биологические методы борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур, многие приспособления живых организмов послужили моделями для конструирования эффективных искусственных сооружений и механизмов (бионика).

Прогресс биологии в XX—XXI вв. определяет ее возросшую роль среди других наук и для существования человечества. Только на основе биологических исследований возможно управление эволюцией биосферы с целью сохранения и поддержания условий существования и развития человечества. При этом вся хозяйственная деятельность человека должна строиться с учетом принципов организации биосферы.

1.2. ОСНОВНЫЕ УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

Живая природа представляет собой целостную сложно организованную, иерархическую систему. Выделяют следующие взаимосвязанные между собой уровни организации живой материи:

1. **Молекулярный.** Это самый низкий уровень организации живого, представленный отдельными молекулами органических и неорганических веществ, входящих в состав клеток организма. Любая живая система проявляется на уровне функционирования биологических макромолекул: нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, липидов и других органических веществ. С этого уровня начинаются важнейшие процессы жизнедеятельности организма: обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др.

2. **Клеточный.** Отдельная клетка — структурно-функциональная единица и единица размножения и развития всех живых организмов, обитающих на Земле.

3. **Тканевой.** Ткань представляет собой совокупность сходных по строению и происхождению клеток, объединенных выполнением общей функции.

4. **Органный.** Орган — структурно-функциональное объединение нескольких типов тканей (например, кожа человека как орган включает эпителий и соединительную ткань).

5. **Организменный.** Многоклеточный организм представляет собой целостную систему органов, специализированных для выполнения различных функций. Это отдельная особь определенного вида, способная к развитию как живая система от момента зарождения до прекращения существования.

6. **Популяционно-видовой.** Совокупность организмов одного и того же вида, объединенная общим местом обитания, создает популяцию как систему надорганизменного порядка. Вид — совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биологических особенностей, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни, занимающих в природе определенный ареал. В этой системе осуществляются простейшие, элементарные эволюционные преобразования.

7. **Биогеоценотический.** Биогеоценоз — совокупность организмов разных видов и различной организации со всеми факторами среды их обитания.

8. **Биосферный.** Биосфера — самый высокий уровень организации на нашей планете — совокупность всех биогеоценозов, включающая все явления жизни на Земле. На этом уровне происходит круговорот веществ и превращение энергии, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов, населяющих атмо-, гидро- и литосферу Земли.

1.3. ПРИЗНАКИ И СВОЙСТВА ЖИВОГО

Живые организмы резко отличаются от неживых систем исключительной сложностью и высокой структурной и функциональной упорядоченностью. Эти отличия придают жизни качественно новые свойства. Живое представляет собой особую, высшую ступень развития материи. Составные части организма — клетки, ткани и органы — в сумме еще не представляют собой целостный организм. Лишь соединение их в порядке, исторически сложившемся в процессе эволюции, и взаимодействие образуют целостную систему — организм, которому присущи определенные свойства, отличающие живое от неживой природы. Выделяют следующие признаки и свойства живого.

1. **Единство химического состава.** В живых организмах 98 % химического состава приходится на четыре биогенных элемента: углерод (С), кислород (О), азот (N) и водород (H). В основном из этих элементов построены сложные органические молекулы — биологические полимеры: нуклеиновые кислоты, белки, полисахариды, жиры в составе клеток всех живых организмов.

2. **Обмен веществ и энергии (метаболизм).** Все живые организмы способны к обмену веществ с окружающей средой, поглощая из нее необходимые вещества и выделяя продукты жизнедеятельности. Обмен веществ обеспечивает постоянство химического состава и строения всех частей организма и, как следствие, их функционирования в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды, т. е. **гомеостаз**.

3. **Энергозависимость.** Живые тела представляют собой открытые для поступления энергии системы, устойчивые лишь при условии непрерывного доступа к ним энергии и материи извне. Живые организмы существуют до тех пор, пока в них поступает энергия и материя из окружающей среды.

4. **Саморегуляция** — способность живых организмов, обитающих в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды, поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность физиологических процессов.

5. **Самовоспроизведение, или репродукция.** Размножение — свойство организмов воспроизводить себе подобных. В основе самовоспроизведения лежит образование новых молекул и структур на основе информации, заложенной в ДНК. Самовоспроизведение тесно связано с явлением наследственности.

6. **Наследственность** — свойство организмов обеспечивать передачу признаков и особенностей развития из поколения в поколение.

7. **Изменчивость** — способность организмов приобретать новые признаки и свойства, в основе которой лежит изменение молекул ДНК. Изменчивость создает разнообразный материал для естественного отбора.

8. **Развитие и рост.** Развитие живой формы существования материи представлено индивидуальным развитием организмов, т. е. их онтогенезом, и историческим развитием видов, или филогенезом. Развитие сопровождается ростом. В процессе развития постепенно и последовательно возникает специфическая структурная организация индивида, а увеличение его массы обусловлено репродукцией макромолекул, элементарных структур клеток и самих клеток. Филогенез, или эволюция в целом, — необратимое и направленное развитие живой природы, сопровождающееся образованием

новых видов и прогрессивным усложнением жизни. Результатом эволюции является все многообразие живых организмов на Земле.

9. **Раздражимость** — свойство организма избирательно реагировать на внешние воздействия, лежит в основе психических функций живых существ.

10. **Ритмичность** — периодические изменения интенсивности физиологических функций с различными периодами колебаний (суточные, сезонные ритмы). Ритмичность обеспечивает согласование функций организма с окружающей средой, т.е. приспособление к периодически изменяющимся условиям существования.

11. **Дискретность**. Каждая биологическая система (клетка, организм, популяция, биогеоценоз и др.) состоит из обособленных или отграниченных в пространстве, но тем не менее тесно связанных и взаимодействующих между собой частей, образующих структурно-функциональное единство.

Контрольные вопросы

1. *Охарактеризуйте биологию как науку, перечислите ее цели, задачи, предмет изучения.*
2. *Назовите и охарактеризуйте основные разделы и направления исследований современной биологии.*
3. *Перечислите и охарактеризуйте основные методы биологических наук. Приведите примеры их использования.*
4. *Укажите связь биологии с другими науками. Приведите примеры таких смежных наук и поясните область их исследований и практического применения в интересах человека.*
5. *Укажите различные направления практического использования достижений современной биологии.*
6. *Перечислите и охарактеризуйте уровни организации живой природы. Приведите примеры.*
7. *Назовите и поясните главные свойства живых организмов, отличающие их от тел неживой природы.*

Глава 2

КЛЕТКА КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

2.1. КЛЕТКА — СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЕДИНИЦА ЖИВОГО

Формированию современных представлений о клетке предшествовала длительная история развития цитологии, связанная с созданием и усовершенствованием оптических устройств, позволяющих рассматривать и изучать клетки (табл. 1).

Таблица 1

История клеточной биологии

Даты	Знаменательные события в истории биологии клетки
1590	Отец и сын Янсен изобрели микроскоп , в котором большее увеличение обеспечивалось соединением двух линз.
1609	Г. Галилей сконструировал первый микроскоп.
1665	Р. Гук, пользуясь усовершенствованным микроскопом, изучал строение пробки и впервые употребил термин « клетка ».
1650–1700	А. Левенгук усовершенствовал микроскоп, наблюдал и впервые описал бактерии, простейших (инфузорий), сперматозоиды, эритроциты, пластиды, хроматофоры.
1700–1800	Опубликовано множество новых описаний и рисунков различных (преимущественно растительных) тканей.
–»–	Улучшено качество линз и усовершенствован микроскоп (В. Долланд, Х.Г. Гертель, Э. Аббе и др.).
1831–1833	Р. Браун описал ядро в растительных клетках.
1838–1839	Ботаник М. Шлейден и зоолог Т. Шванн сформулировали « клеточную теорию », постулировавшую, что основной единицей структуры и функции в живых организмах является клетка .

Даты	Знаменательные события в истории биологии клетки
1840	Я. Пуркине предложил название « протоплазма » для обозначения клеточного содержимого. Позднее был введен термин « цитоплазма » (цитоплазма + ядро = протоплазма).
1855	Р. Вирхов показал, что все клетки образуются из других клеток путем клеточного деления.
1865	Опубликованы законы наследственности Г. Менделя.
1866	Э. Геккель установил, что хранение и передачу наследственных признаков осуществляет ядро.
1866–1888	Подробно изучено клеточное деление и описаны хромосомы.
1880–1883	Открыты пластиды, в частности, хлоропласты.
1890	Открыты митохондрии.
1898	Открыт аппарат Гольджи.
1887–1900	Усовершенствованы микроскоп, а также методы фиксации, окрашивания препаратов и приготовления срезов. Цитология приобретает экспериментальный характер. Ведутся эмбриологические исследования. Одной из отраслей цитологии становится цитогенетика , занимающаяся изучением роли ядра в передаче наследственных признаков.
1900	Переоткрыты законы Г. Менделя.
1930-е гг.	Появился электронный микроскоп, обеспечивающий более высокое разрешение.
С 1946 г. и по настоящее время	Электронный микроскоп получил широкое распространение в биологии, дав возможность исследовать ультраструктуру клетки.

Клеточная теория строения организмов была сформулирована в 1838 г. Т. Шванном и М. Шлейденем. В настоящее время **основные положения клеточной теории** формулируются так:

- клетка — структурно-функциональная единица, а также единица развития всех живых организмов;
- клеткам присуще мембранное строение;
- ядро — главная составная часть эукариотической клетки;
- клетки размножаются только делением материнской клетки;
- клеточное строение организмов — свидетельство единого происхождения живых организмов.

Цитология — наука, изучающая состав, строение и функции клетки. Создание светового, а затем и электронного микроскопа, использование методов ультрацентрифугирования, биохимии и молекулярной биологии позволили глубоко проникнуть в изучение клетки, познать ее сложную структуру и многообразие протекающих в ней биохимических процессов.

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

2.2. ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

В состав клетки входит большинство химических элементов периодической системы Д.И. Менделеева. По содержанию в клетке химические элементы подразделяют на 3 группы:

1) **Макроэлементы** — главные компоненты всех органических соединений, на долю которых приходится около 98% массы клетки — водород, кислород, углерод и азот. Это **основные биогенные элементы**.

К группе макроэлементов относят также калий, натрий, магний, железо, кальций, серу, фосфор, хлор, содержание которых в клетке составляет десятые и сотые доли процента.

2) **Микроэлементы** — элементы, содержащиеся в клетке в очень малых количествах, менее 0,001% (бор, кобальт, медь, молибден, цинк, ванадий, йод, бром и др.). Эти элементы входят в состав гормонов, витаминов, ферментов, биологически активных веществ, обуславливая их активность.

3) **Ультрамикроэлементы** — элементы, концентрация которых в клетке составляет порядка 0,000001% (селен, уран, радий, золото, ртуть, бериллий, цезий и др.), также обладающие определенной биологической активностью в процессах жизнедеятельности организма.

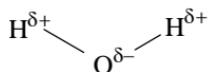
Каждый из химических элементов выполняет важную функцию в клетке. Так, например, кислород и водород входят в состав воды, а вместе с углеродом и азотом — в состав различных биологических соединений — белков, липидов, нуклеиновых кислот, полисахаридов и др. Калий, кальций, натрий и хлор участвуют в формировании нервного импульса. Магний, марганец, цинк и медь являются активаторами ферментов, влияют на процессы тканевого

дыхания. Кальций — основной компонент костей и зубов, он также необходим для мышечного сокращения, процессов свертывания крови, является посредником в механизме действия гормонов. Медь входит в состав окислительных ферментов, железо — в состав гемоглобина, миоглобина, магний — структурный компонент хлорофилла. Сера входит в состав серосодержащих аминокислот белков, фосфор — в состав нуклеиновых кислот, костной ткани. Бор необходим некоторым растениям, кобальт входит в состав витамина В₁₂, фтор — в состав эмали зубов, йод — в состав гормона щитовидной железы тироксина и т. д.

Вышеперечисленные химические элементы образуют молекулы неорганических и органических веществ.

2.2.1. Неорганические вещества: вода и минеральные соли

Вода — важнейшее неорганическое соединение живых клеток и организмов, составляет около 80% массы тела. Молекула воды представляет собой диполь, т.е. полярна (в целом электронейтральна), что обуславливает ее способность активно вступать во взаимодействие с различными соединениями.



Функции воды в клетке и организме следующие:

1) Вода — универсальный растворитель для органических и неорганических веществ. Все химические реакции протекают в воде. Полярность молекул воды и способность образовывать водородные связи (каждая молекула воды может образовывать 4 водородные связи с другими молекулами воды и полярными молекулами других веществ) делают воду хорошим растворителем для огромного количества неорганических и органических веществ. По растворимости в воде вещества подразделяют на гидрофильные (водорастворимые, например, соли, простые сахара) и гидрофобные (нерастворимые в воде, например, жиры, сложные углеводы). Молекулы воды вызывают расщепление ряда водорастворимых веществ на катионы и анионы.

2) Вода обеспечивает формирование пространственной структуры белков, нуклеиновых кислот, биомембран по принципу амфипатичности (водорастворимости).

3) Вода обуславливает рН среды (кислотность), что определяется концентрацией продуктов ионизации воды (H^+ , OH^-) и влияет на свойства белков, ферментов, нуклеиновых кислот, липидов.

4) Вода вступает в реакции гидролиза, обеспечивая окисление высокомолекулярных органических соединений (белков, углеводов, жиров).

5) Вода — это среда для транспорта веществ (обмена веществ), диффузии, обеспечивает как приток веществ в клетку, так и удаление из нее продуктов жизнедеятельности.

6) Вода обладает хорошей теплопроводностью и большой теплоемкостью, выполняет функцию терморегуляции в живых организмах.

7) Вода является осморегулятором, влияет на физические свойства клетки: упругость, тургор, изменение объема.

Минеральные соли. Большая часть неорганических веществ клетки находится в виде солей — либо диссоциированных на ионы (K^+ , Na^+ , Ca^{2+}), либо в твердом состоянии. От концентрации солей внутри клетки зависят буферные свойства — способность поддерживать слабощелочную реакцию (рН 7,2) внутриклеточного содержания на постоянном уровне. Внесение или образование в процессе обмена веществ небольших количеств кислоты или щелочи не влияет на значение рН вследствие образования соединений с карбонатами, фосфатами или органическими кислотами.

Катионы (K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Fe^{2+} , Ca^{2+} и др.) имеют различную концентрацию в клетке и внеклеточной среде. Так, в живой клетке калия гораздо больше, чем натрия, а во внеклеточной среде, наоборот, вследствие избирательной проницаемости мембран. Катионы создают осмотическое давление и обеспечивают поступление воды в клетку. Анионы (HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, HCO_3^- , Cl^-) входят в состав буферных систем крови и определяют постоянство рН внутренней среды. Таким образом, функции минеральных солей в клетке состоят в обеспечении постоянства рН внутриклеточной среды, активации ферментов, создании мембранных потенциалов, осмотического давления в клетке и др.

2.2.2. Органические вещества: углеводы, липиды, белки, нуклеиновые кислоты, АТФ

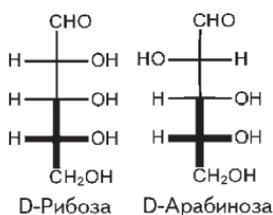
Органические соединения составляют в среднем 20–30% массы клетки живого организма. К ним относятся биологические полимеры: углеводы, липиды, белки, нуклеиновые кислоты, а также витамины, гормоны, пигменты, регуляторные пептиды, нуклеотиды, в частности, АТФ, и др.

УГЛЕВОДЫ, или сахараиды — водорастворимые (кроме высокомолекулярных) органические соединения из углерода, водоро-

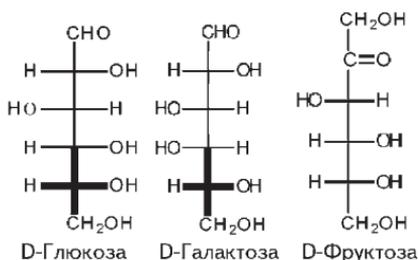
да и кислорода с общей формулой $C_n (H_2O)_m$. Содержание углеводов в живой клетке составляет около 1–5%. Глюкоза содержится в крови (0,1–0,12%). Наиболее богаты углеводами растительные клетки, где их содержание в некоторых случаях достигает 90% сухой массы (клубни картофеля, семена). Углеводы подразделяются на простые и сложные.

1. *Простые углеводы* — моносахариды с общей формулой $(C_n H_{2n} O_n)$, где $n = 2-7$ атомов углерода. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле моносахариды называют: 3 — *триозами*, например, глицерин, молочная, пировиноградная кислоты; 4 — *тетрозами*, например, эритроза; 5 — *пентозами*, например, рибоза и дезоксирибоза, входящие в состав нуклеиновых кислот и АТФ; 6 — *гексозами*, например, глюкоза, фруктоза и галактоза.

ПЕНТОЗЫ



ГЕКСОЗЫ



2. *Сложные углеводы* — полимеры из моносахаридов, соединенных гликозидной связью. Различают олиго- и полисахариды. *Олигосахариды* — углеводы, построенные из небольшого числа (2–10) моносахаридных остатков. Если в одной молекуле объединяются два моносахарида, такое соединение называется *дисахарид*. Например, пищевой сахар (сахароза), получаемый из тростника или сахарной свеклы, состоит из одной молекулы глюкозы и фруктозы, молочный сахар (лактоза) — из глюкозы и галактозы. *Полисахариды* — сложные высокомолекулярные углеводы, образованные сотнями и тысячами молекул моносахаридов. Это линейные или разветвленные полимеры, мономеры которых соединены гликозидной связью.

Различают гомополисахариды и гетерополисахариды. *Гомополисахариды* построены из множества одинаковых моносахаридных остатков (например, крахмал, гликоген, целлюлоза состоят из глюкозы). *Гетерополисахариды* состоят из моносахаридов разных видов (например, гепарин, гиалуроновая кислота).

Углеводы выполняют следующие функции.

1. **Энергетическая.** Углеводы играют роль основного источника энергии для процессов биосинтеза, транспорта веществ, движения в клетке и организме. В процессе окисления 1 г глюкозы освобождается 17,6 кДж энергии.

2. **Запасающая.** Крахмал у растений и гликоген у животных, откладываясь в клетках, служат энергетическим резервом.

3. **Структурная.** Например, целлюлоза образует стенки растительных клеток; сложный полисахарид хитин — главный структурный компонент наружного скелета членистоногих. Строительную функцию хитин выполняет и у грибов. Углеводы формируют также гликокаликс на поверхности биомембран.

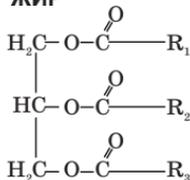
4. **Рецепторная.** Углеводные компоненты биомембран обеспечивают узнавание клеток, рецепцию гормонов и медиаторов, обуславливают тканеспецифичность и группы крови.

5. **Защитная.** Иммунные реакции организма обеспечиваются молекулами гликопротеидов, секреты различных желез человека и животных содержат углеводы.

ЛИПИДЫ — органические соединения, нерастворимые в воде, но растворимые в органических растворителях: эфире, бензине, хлороформе. В клетках также есть и жироподобные вещества — липиды. Содержание жира в клетке составляет 5–15% массы сухого вещества. В клетках жировой ткани количество жира возрастает до 90%. Различают простые и сложные липиды.

1. *Простые липиды* — триглицериды (нейтральные жиры) — сложные эфиры трехатомного спирта глицерина и высокомолекулярных жирных кислот.

ЖИР



2. *Сложные липиды* в зависимости от особенностей строения подразделяют на *фосфолипиды* (например, глицерофосфолипиды и сфингофосфолипиды, молекулы которых построены на основе глицерина, либо аминок спирта сфингозина, а также содержат жирные кислоты и остаток фосфорной кислоты), *гликолипиды* (например, цереброзиды, ганглиозиды, молекулы которых построены на основе сфингозина, а также содержат углеводы) и *стероиды* (например, холестерин, моле-

кула которого построена в виде тетрациклической группировки, соединенной с углеводородной цепью, воска).

В состав липидов входят насыщенные и ненасыщенные (т.е. содержащие двойные связи – С=С–) жирные кислоты. Наиболее распространены масляная, пальмитиновая, стеариновая насыщенные жирные кислоты, содержащие соответственно 4, 16, 18 атомов углерода в цепи. Среди ненасыщенных жирных кислот распространены олеиновая, линолевая, линоленовая с 18 атомами углерода в цепи и 1–3 двойными связями соответственно, и арахидоновая с 20 атомами углерода в цепи и 4 двойными связями.

Таблица 2

Некоторые природные жирные кислоты

Число атомов углерода	Название жирной кислоты	Строение
16	Пальмитиновая	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}\text{COOH}$
18	Стеариновая	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}\text{COOH}$
20	Арахидоновая	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{18}\text{COOH}$
16	Пальмитолеиновая	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_5\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$
18	Олеиновая	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_7\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$
18	Линолевая	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4\text{CH}=\text{CHCH}_2\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$
18	Линоленовая	$\text{CH}_3\text{CH}_2(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_2\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$
20	Арахидоновая	$\text{CH}_3(\text{CH}_2)_4(\text{CH}=\text{CHCH}_2)_3\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_3\text{COOH}$

Комплексные соединения жиров с белками называются *липопротеидами* (транспортная форма липидов в организме). Биологическая роль липидов определяется следующими функциями.

1. **Структурная.** Фосфолипиды и гликолипиды входят в состав клеточных мембран, обеспечивая их избирательную проницаемость.

2. **Энергетическая.** При полном расщеплении 1 г жиров до углекислого газа и воды освобождается большое количество энергии — 38,9 кДж. Липиды обеспечивают 25–30% всей энергии, необходимой организму.

3. **Запасующая.** Накапливаясь в клетках жировой ткани животных, семенах и плодах растений, жир служит запасным резервным источником энергии.

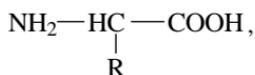
4. **Защитная и терморегуляторная.** Вследствие плохой теплопроводности жир способен выполнять функцию теплоизолятора. У некоторых животных (тюлени, киты) он откладывается в подкожной жировой клетчатке. У многих млекопитающих функцию «биологического обогревателя» выполняет бурая жировая ткань.

Жировая прослойка также смягчает механические удары и выполняет функцию гидроизоляции.

5. Источник эндогенной воды. В ходе метаболизма липидов образуется эндогенная вода, позволяющая пустынным животным, например, верблюдам, длительное время обходиться без употребления воды и использовать отложения жира в горбах.

6. Регуляторная. Многие липиды являются предшественниками синтеза ряда стероидных гормонов: минерало-, глюкокортикоидов, половых гормонов, эйкозаноидов, жирорастворимых витаминов (А, D, Е, К), растительных пигментов, холестерина (структурного компонента биомембран, предшественника желчных кислот), стероидных гормонов, витамина D. Так, веществам липидной природы присуща и функция регуляции обменных процессов.

БЕЛКИ — полимерные молекулы, состоящие из десятков и сотен аминокислот, соединенных пептидной связью. Белки среди органических веществ клетки занимают первое место как по количеству, так и по значению (50% сухой массы клетки). Соединение, состоящее из более 10 аминокислотных остатков, называется *полипептид*. Белки различаются по составу, количеству и последовательности расположения аминокислот. Несмотря на огромное разнообразие и сложность строения, белки построены всего из 20 видов различных аминокислот с общей формулой



где R — радикал, строение которого у всех аминокислот различно;

NH₂ — аминная группа обладает свойствами основания;

COOH — карбоксильная группа (кислотная), характерная для всех органических кислот.

Следовательно, аминокислоты — амфотерные соединения.

По строению радикала выделяют следующие группы аминокислот:

1) *неполярные, гидрофобные* (аланин, валин, лейцин, изолейцин, пролин, метионин, фенилаланин, триптофан);

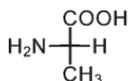
2) *полярные незаряженные* (глицин, серин, треонин, цистеин, тирозин, аспарагин, глутамин);

3) *полярные отрицательно заряженные* (аспарагиновая и глутаминовая кислоты);

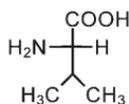
4) *полярные положительно заряженные* (лизин, аргинин, гистидин).

α-аминокислоты, входящие в состав белка

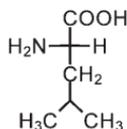
НЕПОЛЯРНЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ



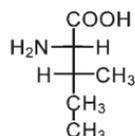
L-Аланин
Ala



L-Валин
Val



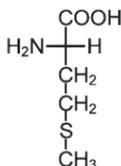
L-Лейцин
Leu



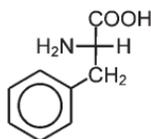
L-Изолейцин
Ile



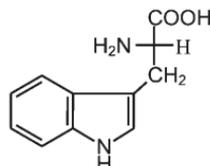
L-Пролин
Pro



L-Метионин
Met

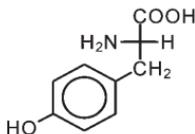


L-Фенилаланин
Phe

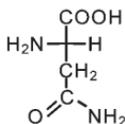


L-Триптофан
Trp

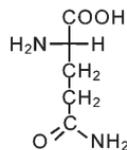
ПОЛЯРНЫЕ НЕЗАРЯЖЕННЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ



L-Тирозин
Tyr



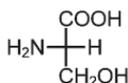
L-Аспарагин
Asn



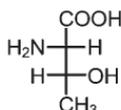
L-Глутамин
Gln



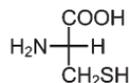
Глицин
Gly



L-Серин
Ser

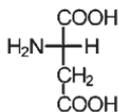


L-Треонин
Thr

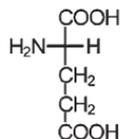


L-Цистеин
Cys

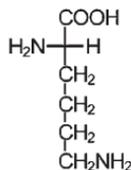
ПОЛЯРНЫЕ ЗАРЯЖЕННЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ



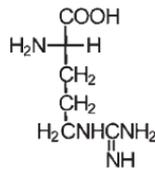
L-Аспарагиновая
кислота
Asp



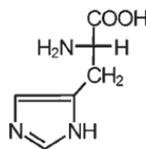
L-Глутаминовая
кислота
Glu



L-Лизин
Lys



L-Аргинин
Arg

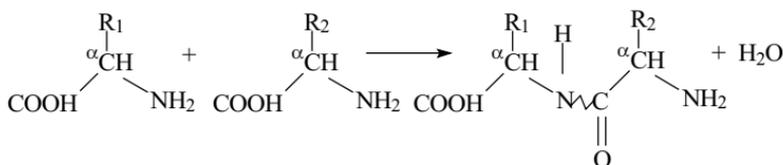


L-Гистидин
His

Среди всех аминокислот различают *заменяемые* и *незаменяемые*, т.е. те, которые не могут быть синтезированы в организме человека и животных и обязательно должны поступать с пищей (например, гистидин, триптофан, метионин, лизин).

В строении белка выделяют 4 уровня организации:

1. **Первичная структура** (линейная) — полипептидная цепь из аминокислот, связанных в определенной последовательности прочными ковалентными *пептидными* связями:



Так, соединяясь друг с другом, молекулы аминокислот образуют ковалентные пептидные связи между атомом углерода кислотной группы и азота основной группы. Порядок чередования аминокислот в молекулах белка самый разнообразный, что делает возможным существование огромного числа молекул белка, отличающихся друг от друга. Например, для белка, состоящего всего из 20 остатков аминокислот, теоретически возможно около $2 \cdot 10^{18}$ вариантов, отличающихся чередованием аминокислот, а значит, и свойствами различных белковых молекул. Однако молекула белка в виде цепи аминокислот, последовательно соединенных между собой пептидными связями, еще не способна выполнять специфические функции. Для этого необходима более высокая структурная организация.

2. **Вторичная структура** (спиральная) — полипептидная цепь, закрученная в спираль, где прочность конструкции поддерживается за счет образования слабых *водородных* связей между атомами водорода и кислорода, принадлежащими пептидным группам в соседних витках спирали. Различают α -спираль и β -структуру в зависимости от расположения водородных связей (рис. 1).

К белкам со вторичной структурой относятся, например, сократительные белки. Но в большинстве случаев только молекула, обладающая третичной структурой, может выполнять биологическую роль.

3. **Третичная структура** (клубок) — пространственная конфигурация белка, поддерживаемая за счет образования слабых *гидрофобных* связей между неполярными радикалами аминокислот (образуется компактная глобула, гидрофобная снаружи и гидро-

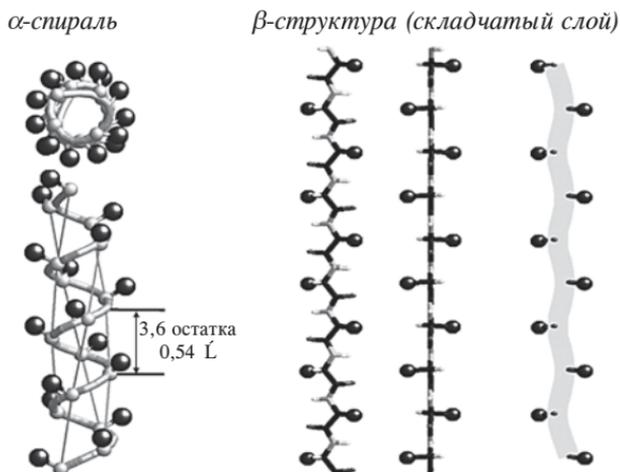


Рис. 1. Схема формирования α - и β -структур полипептидной цепи

фильная внутри), водородных, электростатических (между полярными радикалами) и прочных ковалентных дисульфидных S-S-связей (например, между двумя серосодержащими молекулами аминокислоты цистеина) (рис. 2).



Рис. 2. Третичная структура белка

Таким образом, третичная структура образуется благодаря взаимодействию радикалов аминокислот, вследствие чего белковая спираль сворачивается и приобретает форму глобулы. Для некоторых функций организма требуется участие белков с еще более высоким уровнем организации.

4. **Четвертичная структура** — соединение нескольких белковых макромолекул с третичной организацией (от 2 до 24) *нековалентными* связями в единые комплексы. Например, молекула гемоглобина состоит из четырех связанных между собой молекул — это комплекс из 2 α - и 2 β -пептидных цепей (рис. 3). Также четвертичная структура характерна для лактатдегидрогеназы, миозина. В четвертичную структуру могут входить молекулы белка, отличающиеся друг от друга, но чаще состав и структура компонентов, входящих в состав четвертичной структуры, одинаковы.

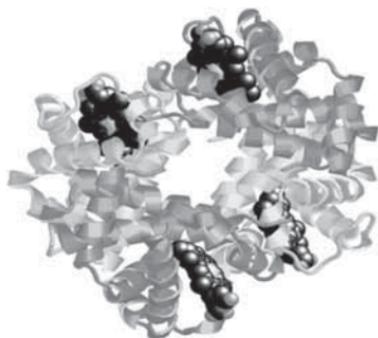


Рис. 3. Четвертичная структура молекулы гемоглобина

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

По строению белки бывают:

1) **простые** (протеины) — состоят только из аминокислот (например, альбумины, глобулины, фибриноген, гистоны, актин, миозин, пищеварительные ферменты);

2) **сложные** — содержат неаминокислотный компонент — простетическую группу различной химической природы, например, ионы металлов — это *металлопротеиды* (ферритин, трансферрин, церулоплазмин), фосфат — *фосфопротеиды* (казеин молока, овальбумин яйца, пепсин), гем — *гемопро­теиды*, *хромо­протеиды* (гемоглобин, миоглобин, каталаза), моносахариды, полисахариды — *глико­протеиды* (гепарин, муцин слюны), липиды — *липо­протеи-*

ды (липопротеиды высокой и низкой плотности, хиломикроны), ДНК, РНК — *нуклеопротеиды*.

По форме белки бывают *глобулярные* — в форме шара или эллипса (например, различные гормоны, ферменты) и *фибриллярные* — имеют вытянутую нитевидную форму, образуют фибриллы (миозин, коллаген, эластин).

Функции белков в клетке чрезвычайно многообразны.

1. Каталитическая. Ферменты — очень мощные биологические катализаторы — вещества белковой природы (например, трипсин, каталаза, ДНК-полимераза и др.; всего известно около 3–4 тыс. ферментов). Ферменты присутствуют во всех живых клетках и ускоряют в мягких условиях скорость химических реакций в десятки, сотни тысяч и миллионы раз.

В структуре фермента различают белковую часть — *апофермент* и небелковую часть — *кофермент*, в качестве которой выступают витамины, кофакторы (например, ионы металлов: Mg^{2+} , Fe^{2+} , Mn^{2+} — активаторы фермента). Ферменты обладают избирательностью и специфичностью действия, т.е. каждая реакция катализируется своим ферментом. Высокая специфичность ферментативных реакций обусловлена тем, что пространственная конфигурация активного центра фермента, т.е. участка белка, который связывает какую-либо молекулу, точно соответствует конфигурации этой молекулы. Активный центр фермента в простом белке представляет собой карман или щель на границе доменов (участков спирализации), либо у сложных белков эту функцию выполняет кофермент. Активный центр фермента содержит 2 участка: 1) сорбционный — для связывания субстрата реакции (субстрат конформационно подходит к ферменту как ключ к замку); 2) каталитический — содержит на дне щели заряженные радикалы аминокислот, непосредственно участвующие в катализе. Молекула фермента имеет и регуляторные (аллостерические) центры, куда могут присоединяться молекулы веществ, вызывая изменение пространственной структуры фермента, и тем самым регулируя активность фермента. Ферменты осуществляют реакцию превращения субстрата в продукт $S \xrightarrow{E} P$, значительно увеличивая скорость реакции, снижая энергию активационного барьера (за счет конформационного изменения субстрата, через стадию переходного состояния $S + E = SE \rightleftharpoons EP = E + P$). Под действием фермента происходят изменение пространственной конфигурации субстрата, перераспределение в нем энергии и уменьшение прочности связей. Ферменты действуют при определенной температуре, pH среды. Скорость ферментативной реакции зависит также от концентрации субстрата, продукта, активаторов и ингибиторов, и самого

фермента. Кинетика ферментативных реакций описывается законом Михаэлиса-Ментэн.

2. **Структурная.** Белки участвуют в образовании всех клеточных мембран в органоидах клетки, а также внеклеточных структур. Строительную функцию выполняют такие белки, как кератин, фиброин, коллаген, эластин.

3. **Двигательная.** Эта функция обеспечивается сократительными белками, участвующими во всех видах движения, к которым способны клетки и организмы: мерцание ресничек и биение жгутиков у простейших, сокращение мышц у животных (сократительные белки — актин и миозин).

4. **Транспортная.** Эта функция белков заключается в присоединении химических элементов (например, кислорода) или биологически активных веществ (гормонов) и переносе их к различным тканям и органам тела (например, гемоглобин осуществляет транспорт кислорода и углекислого газа, трансферрин — железа, сывороточный альбумин — различных веществ).

5. **Защитная.** При поступлении в организм чужеродных белков или микроорганизмов в белых кровяных тельцах — лейкоцитах — образуются особые белки — антитела (иммуноглобулины). Они связывают и обезвреживают несвойственные организму вещества. Защитную функцию выполняют и белки свертывания крови (фибриноген, тромбин), препятствуя кровопотере.

6. **Энергетическая.** Белки пищи служат одним из источников энергии в клетке. При полном расщеплении 1 г белка выделяется 17,6 кДж энергии. Белки тела начинают расщепляться при стрессе, голодании, болезнях.

7. **Запасающая.** Такие белки, как яичный альбумин, казеин молока, являются резервными источниками энергии.

8. **Рецепторная.** Белки входят в состав мембранных рецепторов, которые ответственны за восприятие различных сигналов внутренней и внешней среды — температурных, химических, механических — и обеспечивают ответ клетки на раздражение (например, родопсин, рецепторы инсулина, адреналина и др.).

9. **Регуляторная.** Известен ряд гормонов белковой природы — инсулин, соматотропин, а также белковые ингибиторы и активаторы, которые осуществляют функцию регуляции обменных процессов.

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ (от лат. «нуклеус» — ядро, впервые обнаружены в ядре) — сложные высокомолекулярные природные соединения, состоящие из углерода, водорода, кислорода, азота и фосфора. Существуют два типа нуклеиновых кис-

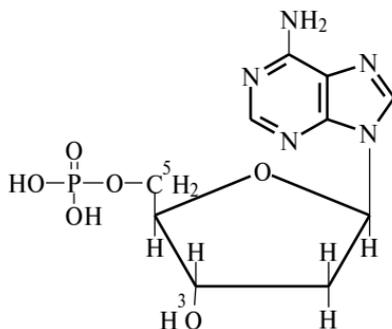
лот — ДНК и РНК. Они могут находиться как в ядре, так и в цитоплазме и ее органоидах, митохондриях, пластидах. В прокариотических клетках кольцевая молекула ДНК погружена непосредственно в цитоплазму.

ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота — биополимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепей, соединенных друг с другом. Мономеры, составляющие каждую из цепей ДНК — *дезоксирибонуклеотиды*, представляют собой сложные органические соединения. Каждый нуклеотид ДНК состоит из трех компонентов: 1) одного из четырех типов *азотистых оснований*: пуриновых (аденин (А); гуанин (Г)) или пиримидиновых (цитозин (Ц); тимин (Т)); 2) *углевода* — *дезоксирибозы*; 3) *молекулы фосфорной кислоты*.

Выделяют несколько уровней организации ДНК:

1. **Первичная структура ДНК** — линейная полимерная молекула, мономерами которой являются *дезоксинуклеотиды* — соединения, состоящие из молекулы фосфорной кислоты, углевода (дезоксирибозы) и азотистого основания.

Например, нуклеотид дезоксиаденозинмонофосфат (АМФ) имеет следующее строение:



Каждая цепь ДНК — полинуклеотид из нескольких десятков тысяч миллионов нуклеотидов — имеет вес 10^{10} — 10^{11} Да. В каждой цепи соседние нуклеотиды соединяются друг с другом прочной ковалентной связью. Эта сложноэфирная связь образуется между фосфатным остатком одного нуклеотида и 3-ОН-группой дезоксирибозы другого нуклеотида (3,5-фосфодиэфирная связь).

2. **Вторичная структура ДНК** — двойная спираль ДНК (рис. 4). Особенности пространственной структуры ДНК установлены в 1953 г. Д. Уотсоном и Ф. Криком. Две полинуклеотидные цепи образуют правозакрученные (при некоторых условиях — левозакрученные) друг относительно друга, а также вокруг общей оси объемные спирали по 10 нуклеотидов в каждом витке (шаг

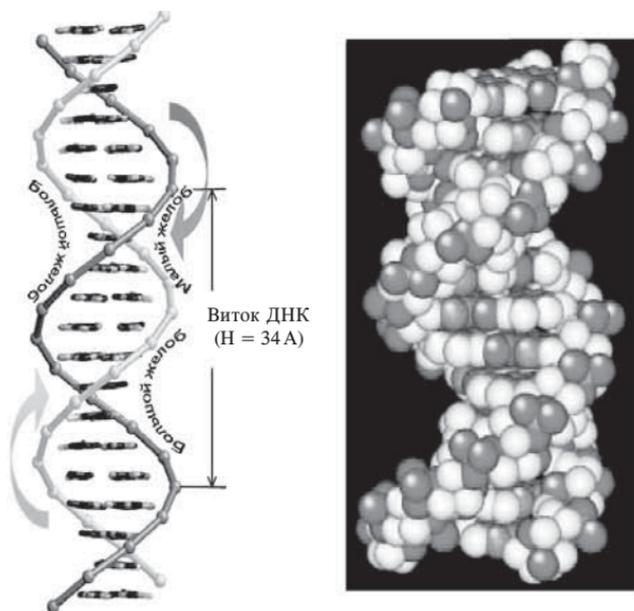


Рис. 4. Двойная спираль ДНК

спирали 3,4 нм, диаметр — 2 нм). Последовательность соединения нуклеотидов одной цепи противоположна таковой в другой, т.е. цепи, составляющие одну молекулу ДНК, разнонаправлены, или антипараллельны. Последовательность межнуклеотидных связей в двух цепях направлена в противоположные стороны: $3' \rightarrow 5'$ и $5' \rightarrow 3'$. При образовании двойной спирали ДНК сахарофосфатный (заряженный, гидрофильный) остов молекулы оказывается снаружи, а азотистые основания уложены стопкой внутри спирали (плоскость азотистых оснований перпендикулярна оси молекулы).

Две цепи объединяются в единую молекулу водородными связями, возникающими между азотистыми основаниями, входящими в состав нуклеотидов, образующих разные цепи. Пространственная конфигурация азотистых оснований различна, и количество таких связей между разными азотистыми основаниями неодинаково. Вследствие этого они могут соединяться только попарно: азотистое основание А (аденин) одной цепочки полинуклеотида всегда связано двумя водородными связями с Т (тимин) другой цепи, а Г (гуанин) — тремя водородными связями с азотистым основанием Ц (цитозин) противоположной полинуклеотидной цепочки. Способность к избирательному соединению нуклеотидов,

в результате чего формируются пары А–Т и Г–Ц, называется **принципом комплементарности (дополнительности)**. Таким образом, последовательность оснований в одной цепи определяет последовательность оснований в другой (комплементарной) цепи.

Правила Чаргаффа: сумма пуриновых оснований в ДНК (А, Г) всегда равна сумме пиримидиновых оснований (Ц, Т), количество аденина равно количеству тимина, а гуанина — количеству цитозина.

3. Третичная структура ДНК — нуклеопротеины — соединение нуклеиновых кислот с белками. При соединении ДНК с определенными белками (гистонами) степень спирализации молекулы повышается — возникает суперспираль ДНК, толщина которой существенно возрастает, а длина сокращается.

Хромосомный материал в покоящихся, неделящихся клетках — *хроматин* — содержит 60% белка (гистоновой и негистоновой природы), 35% ДНК и 5% РНК (рис. 5). Взаимодействие белков и нуклеиновых кислот электростатическое: между положительно заряженными группами аминокислот лизина, аргинина, гистидина белков и отрицательно заряженными фосфатными группами ДНК. *Нуклеосома* (бусинка) — структурная единица хроматина, выполняющая функцию плотной упаковки ДНК, представляет собой 8 молекул белков-гистонов, на которые намотана двухцепочечная нить ДНК длиной около 150–200 пар азотистых оснований. Между нуклеосомами расположена *стейсерная ДНК* длиной около 20–120 пар азотистых оснований. Совокупность нуклеосом образует *полисому* (бусы). Диаметр нуклеосомы равен 10 нм. Общая длина ДНК в 23 парах хромосом человека составляет 1,5 м. Такие нити хроматина (молекулы ДНК, тщательно «упакованные» белками), можно наблюдать в световой микроскоп во время деления клеток в виде хорошо окрашивающихся компактных вытянутых телец — *хромосом* (рис. 6).

Биологическая роль ДНК связана с хранением и передачей наследственной (генетической) информации от одного поколения к другому. ДНК содержит информацию о первичной структуре белка.

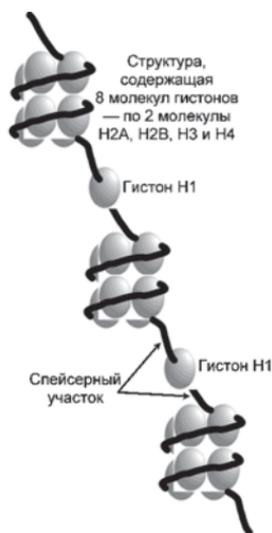


Рис. 5. Строение волокон хроматина

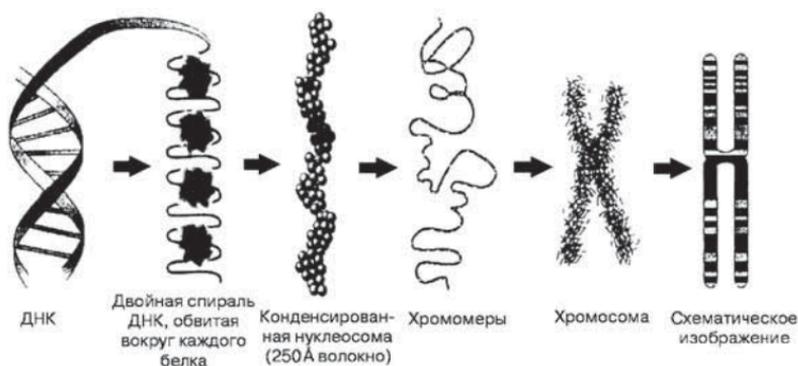


Рис. 6. Образование хромосом в результате конденсирования ДНК с белками

РНК — рибонуклеиновая кислота — представляет собой биополимер, мономерами которого являются рибонуклеотиды, близкие к нуклеотидам ДНК. Обычно РНК — одноцепочечная полимерная молекула, сходная по первичной структуре с ДНК, но меньших размеров (75–3 000 нуклеотидов) и меньшей молекулярной массы. Каждый мономер РНК — *рибонуклеотид* — состоит из трех компонентов: 1) *азотистого основания*, причем три из них те же самые, что входят в состав ДНК (аденин, гуанин, цитозин), а четвертое основание — урацил (У) присутствует только в молекуле РНК (вместо тимина); 2) *углевода* — *рибозы* (вместо дезоксирибозы, как в ДНК); 3) *молекулы фосфорной кислоты*. В цепочке РНК нуклеотиды соединяются благодаря образованию ковалентных связей между рибозой одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого.

По структуре различают двух- и одноцепочечные РНК. Двухцепочечные РНК — хранители генетической информации у ретровирусов, т.е. выполняют функции хромосом. Одноцепочечные РНК переносят информацию о последовательности аминокислот в белках, т.е. о структуре белков, от хромосом к месту их синтеза и участвуют в синтезе белков. Пространственная структура РНК поддерживается за счет гидрофобных, водородных связей, соединения с белками и т. д.

РНК находится в ядрышке, рибосомах, цитоплазме, митохондриях, хлоропластах. Существуют несколько видов одноцепочечных РНК, их названия обусловлены выполняемой функцией или местонахождением в клетке.

1. **м-РНК.** Информационная или матричная РНК (м-РНК) составляет около 2% от общего содержания РНК в клетке. Переносит из ядра в цитоплазму к рибосомам генетическую информацию о последовательности аминокислот в белках, которые должны синтезироваться. Размер этих РНК зависит от длины участка ДНК, на котором они синтезированы. Молекулы м-РНК могут состоять из 75–3 000 нуклеотидов и иметь молекулярную массу $25 \cdot 10^3 - 1 \cdot 10^6$ Да.

2. **р-РНК.** Большую часть РНК цитоплазмы (до 80–90%) составляет рибосомальная РНК (р-РНК), содержащаяся в рибосомах. Молекулы р-РНК относительно невелики и состоят из 150–4 500 нуклеотидов, молекулярной массой $0,5 \cdot 10^6 - 1,6 \cdot 10^6$ Да. Участвует в синтезе белка, выполняя роль каркаса, на котором крепятся полипептиды в строго определенном порядке.

3. **т-РНК.** Транспортные РНК (т-РНК) (рис. 7) составляют 10–15% от общего содержания РНК в клетке, включают 70–100 нуклео-

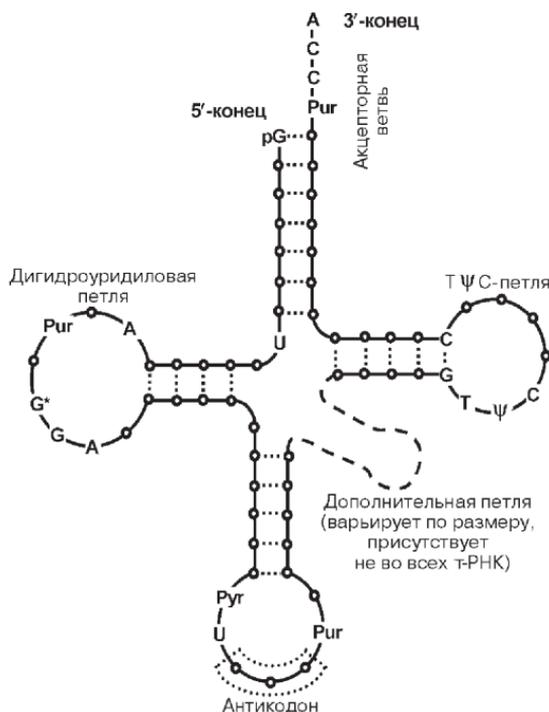


Рис. 7. Модель молекулы т-РНК

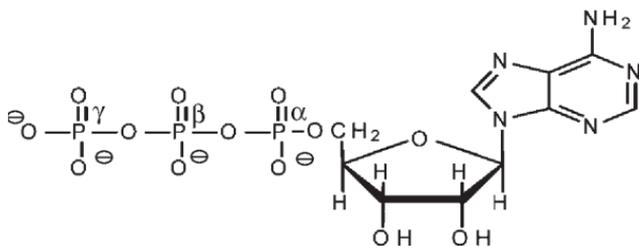
тидов, молекулярной массой $2,5 \cdot 10^4 - 3,1 \cdot 10^4$ Да, содержатся в цитоплазме и выполняют несколько функций. Они доставляют аминокислоты к месту синтеза белка и осуществляют точную ориентацию аминокислоты (по принципу комплементарности) на рибосоме. Транспортные РНК имеют два активных центра, один из которых соединяется с определенной аминокислотой, а другой, состоящий из трех нуклеотидов, служит для комплементарного соединения с молекулой м-РНК. Этот участок называется *антикодоном*.

Таким образом, функции нуклеиновых кислот в клетке и организме следующие:

1. Хранение, перенос и реализация в ряду поколений генетической информации в виде биосинтеза белков.
2. Регулирование биосинтеза компонентов клеток и тканей в пространстве и времени.
3. Обеспечение индивидуальности организма.

АТФ. Среди других важных органических веществ клетки следует отметить **АТФ. Аденозинтрифосфорная кислота** — органическое соединение — нуклеотид. Молекула АТФ содержит азотистое основание — аденин, углевод — рибозу и три молекулы фосфорной кислоты (α -, β -, γ -).

Строение молекулы АТФ (аденозин-5'-трифосфата)



Образуется АТФ главным образом в процессе клеточного дыхания в митохондриях. АТФ — макроэрг, так как два концевых остатка фосфорной кислоты в АТФ связаны между собой макроэргической связью. При гидролитическом отщеплении одной γ -фосфатной группы освобождается значительное количество энергии (около 40–50 кДж/моль), при этом АТФ превращается в АДФ (аденозиндифосфорную кислоту). При последующем отщеплении β -фосфатной группы также высвобождается энергия и АДФ пре-

вращается в АМФ (аденозинмонофосфорную кислоту). Таким образом, АТФ играет центральную роль в энергетических превращениях в клетке. Энергия АТФ используется в различных процессах жизнедеятельности: в биосинтезе различных веществ, активном транспорте веществ через биомембраны, при сокращении мышц, делении клетки, генерировании мембранного потенциала, и т. д.

2.3. КЛЕТОЧНОЕ СТРОЕНИЕ

Цитология — наука, изучающая строение, состав и функции клетки.

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

2.3.1. Строение и функции цитоплазматической мембраны

Мембраны — наиболее распространенные клеточные органеллы. Основными мембранными структурами клетки являются цитоплазматическая мембрана, отделяющая клетку от соседних клеток или межклеточного вещества, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, митохондриальная и ядерная мембраны. Каждая из этих мембран имеет особенности строения и определенные функции, но все они построены по одному типу.

В настоящее время принята *жидкостно-мозаичная модель строения мембран*. Биологическая мембрана (рис. 8) толщиной 7,5–8 нм образована двумя рядами фосфолипидов (бислоем), в которые на разную глубину с наружной и внутренней стороны погружены молекулы белков (их доля составляет 50–75%), выполняющих функции мембранных рецепторов, ферментов, ионных каналов и др. В плазматических мембранах до 10% приходится на углеводы в составе гликопротеинов и гликолипидов.

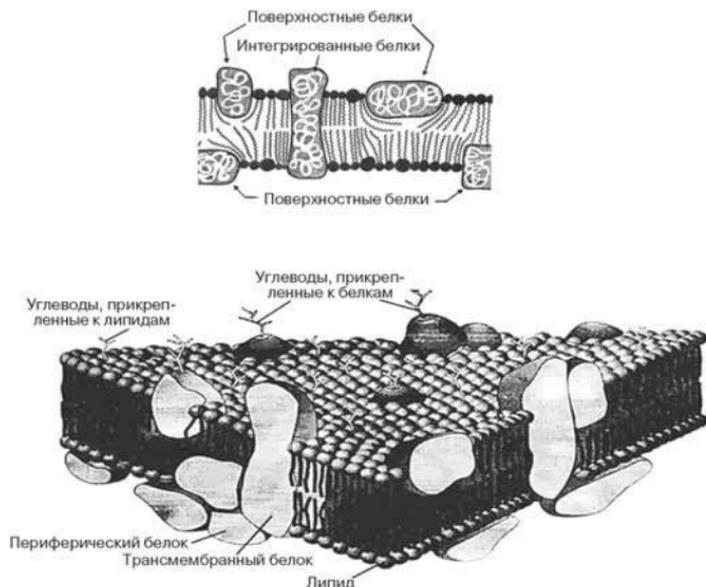


Рис. 8. Строение биомембраны

Липидам принадлежит главная роль в образовании мембран как клеточных структур, так как форма клетки и основные физико-химические свойства мембран определяются именно липидами. Основная часть липидов в мембране — фосфолипиды, гликолипиды и холестерин, характерной особенностью строения молекул которых является их амфифильность: один конец молекулы гидрофобный, а другой — гидрофильный. Гидрофобный конец составляют углеводородные радикалы молекул жирных кислот и сфингозина, гидрофильный конец в гликолипидах образован углеводной частью, в фосфолипидах — фосфатным остатком с присоединенным к нему холином, этаноламином или серином. Таким образом, основу мембраны образует двойной фосфолипидный слой, в котором гидрофобные части молекул находятся внутри («жирнокислотные хвосты», холестерин), а гидрофильные части («полярные головки») — снаружи. **Белки** могут быть частично или полностью погружены в мембрану (интегральные белки) или расположены на ее поверхности (периферические белки). **Углеводные** части гликолипидов и гликопротеидов всегда расположены только на наружной поверхности мембран и иногда образуют сплошное покрытие

клетки — *гликокаликс*. Распределение фосфолипидов в наружном и внутреннем слое мембраны также неоднородно, что указывает на асимметрию мембран.

Положение молекул липидов в мембране упорядочено, но они сохраняют способность к диффузии в пределах слоя (латеральная диффузия), между слоями и вокруг своей оси. Чем больше доля ненасыщенных жирных кислот и длина углеводородных хвостов липидов в составе мембран, тем более выражены жидкостные свойства мембраны (она более рыхлая). Молекулы белков способны к латеральной диффузии, они как бы плавают в липидном слое.

Трансмембранный перенос веществ. Через клеточные мембраны в обоих направлениях транспортируются вещества. Различают следующие способы переноса веществ через мембраны: *пассивный транспорт* без затрат энергии (простая и облегченная диффузия) и *активный транспорт* с потреблением энергии (активный транспорт, эндо- и экзоцитоз).

1. Простая диффузия — транспорт через мембрану небольших нейтральных молекул типа воды, углекислого газа, кислорода, а также гидрофобных низкомолекулярных органических веществ *по градиенту концентраций*. Вещества переносятся через мембрану без специальных механизмов транспорта из области большей концентрации в сторону меньшей.

2. Облегченная диффузия — перенос веществ (например, глюкозы, аминокислот) через мембрану также *по градиенту концентрации, но с помощью специальных мембранных белков-переносчиков* (например, транслоказы, пермеазы). Такие транспортные белки способствуют проведению гидрофильных веществ через гидрофобный слой мембраны. Происходит присоединение вещества к переносчику на одной стороне мембраны, приводящее к изменению пространственной структуры белка-переносчика, в результате чего в мембране открывается гидрофильный канал и вещество на другой стороне мембраны освобождается.

3. Активный транспорт — перенос веществ *против градиента концентрации* (например, перенос минеральных ионов в клетку и из клетки). Этот процесс *связан с расходом энергии*. Источником энергии может быть гидролиз АТФ (первично-активный транспорт), либо одновременный перенос другого вещества, которое движется по градиенту своей концентрации (вторично-активный транспорт). Так, активный транспорт некоторых минеральных ионов происходит за счет энергии АТФ при участии транспортных

АТФаз, или ионных насосов (например, Na^+ , K^+ — АТФаза, Ca^{2+} — АТФаза, H^+ — АТФаза). Работа Na^+ , K^+ — АТФазы приводит к образованию трансмембранного электрохимического потенциала, лежащего в основе природы нервных импульсов. Ca^{2+} — АТФаза в саркоплазматическом ретикулуме мышечных клеток участвует в механизме, регулирующем цикл сокращения-расслабления мышечного волокна.

4. **Эндо- и экзоцитоз** — активный перенос веществ из среды в клетку, либо обратно, вместе с частью плазматической мембраны, путем образования мембраной эндоцитозных пузырьков. Это процесс, идущий с затратой энергии АТФ. Различают **пиноцитоз** — поступление (или выведение) в клетку растворенных химических веществ вместе с капелькой растворителя (характерен для простейших, клеток печени, почек) и **фагоцитоз** — поглощение твердых нерастворимых частиц (характерен для лейкоцитов). Существует функциональная связь между вакуолями, доставляющими в клетку различные вещества, и лизосомами, ферменты которых расщепляют эти вещества.

Таким образом, можно перечислить следующие **функции цитоплазматической мембраны**:

1. Ограничение содержимого цитоплазмы от внешней среды, образуя поверхность клетки.

2. Защита от повреждений.

3. Компартиментализация — разделение внутриклеточной среды на отсеки, в которых протекают определенные метаболические процессы.

4. Избирательный транспорт веществ (полупроницаемость). Наружная цитоплазматическая мембрана легко проницаема для одних веществ и непроницаема для других. Например, концентрация ионов K^+ всегда выше в клетке, чем в окружающей среде. Напротив, ионов Na^+ всегда больше в межклеточной жидкости. Мембрана регулирует поступление в клетку определенных ионов и молекул и выведение веществ из клетки.

5. Энерготрансформирующая функция — преобразование электрической энергии в химическую.

6. Рецепция (связывание) и проведение регуляторных сигналов в клетку.

7. Секреция веществ.

8. Образование межклеточных контактов, соединение клеток и тканей.

2.3.2. Строение и роль цитоплазмы и органоидов в жизнедеятельности клетки

Рассмотрим строение эукариотической животной клетки (рис. 9, табл. 3).

1. **Цитоплазма** — внутренняя среда, живое содержимое клетки, состоящее из водянистого основного вещества — цитозоля и клеточных органоидов.

Цитозоль — растворимая часть цитоплазмы, заполняющая пространство между клеточными органоидами. Цитозоль содержит 90 % воды, а также минеральные и органические вещества (газы, ионы, сахара, витамины, аминокислоты, жирные кислоты, белки, липиды, нуклеиновые кислоты и др.). Это место протекания метаболических процессов (например, гликолиза, синтеза жирных кислот, нуклеотидов, аминокислот и др.).

В цитоплазме клетки находится ряд структур-органоидов, каждая из которых обладает определенной функцией и имеет закономерные особенности строения и поведения в различные периоды жизнедеятельности клетки. Органоиды, свойственные всем клеткам — эукариотам: митохондрии, клеточный центр, аппарат Гольджи, рибосомы, эндоплазматическая сеть, лизосомы. Органоиды, присущие только определенным типам клеток: миофибриллы, реснички и др. Органоиды — постоянные, жизненно важные состав-

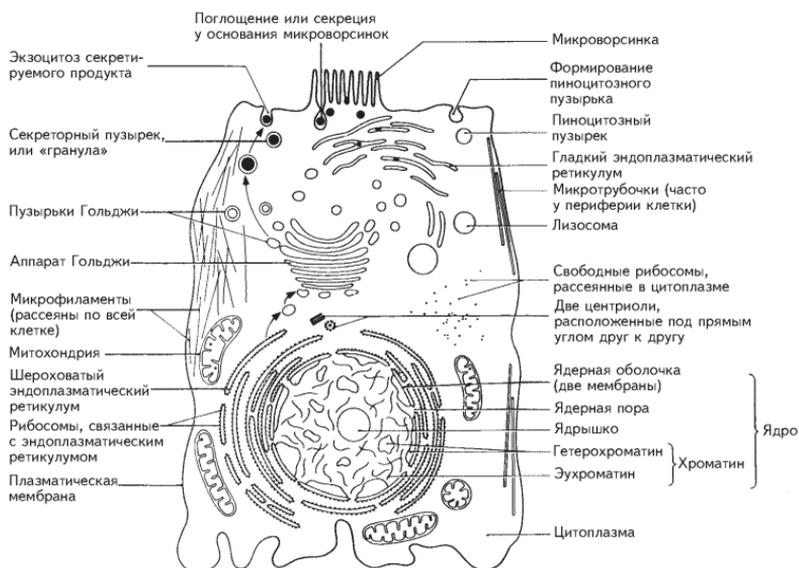
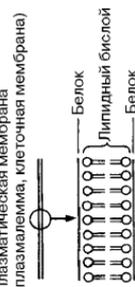
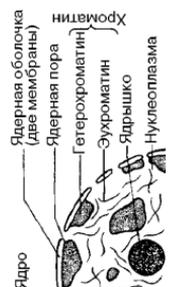
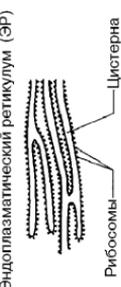
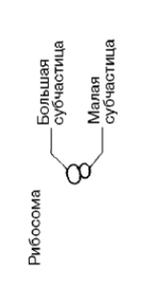
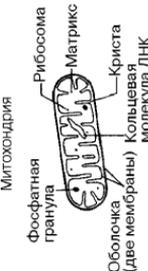
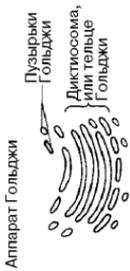


Рис. 9. Строение животной клетки

Структура и функции органоидов животной клетки

Схематическое изображение	Структура	Функции
 <p>Плазматическая мембрана (плазмалемма, клеточная мембрана)</p> <p>Белок</p> <p>Липидный бислой</p> <p>Белок</p>	<p>Два слоя липида (бислой) между двумя слоями белка</p>	<p>Избирательно проницаемый барьер, регулирующий обмен между клеткой и средой</p>
 <p>Ядро</p> <p>Ядерная оболочка (две мембраны)</p> <p>Ядерная пора</p> <p>Хроматин</p> <p>Гетерохроматин</p> <p>Эухроматин</p> <p>Ядрышко</p> <p>Нуклеоплазма</p>	<p>Самая крупная органелла, заключенная в оболочку из двух мембран, пронизанную ядерными порами. Содержит хроматин — в такой форме раскрученные хромосомы находятся в интерфазе. Содержит также структуру, называемую <i>ядрышком</i></p>	<p>Хромосомы содержат ДНК — вещество наследственности. ДНК состоит из генов, регулирующих все виды клеточной активности. Деление ядра лежит в основе размножения клеток, а следовательно, и процесса воспроизведения. В ядрышке образуются р-РНК и рибосомы</p>
 <p>Эндоплазматический ретикулум (ЭР)</p> <p>Рибосомы</p> <p>Цистерна</p>	<p>Система утолщенных мембранных мешочков — цистерн — в виде трубочек и пластинок. Образует единое целое с наружной мембраной ядерной оболочки</p>	<p>Если поверхность ЭР покрыта рибосомами, то он называется <i>шероховатым</i>. По цистернам такого ЭР транспортируется белок, синтезированный на рибосомах. <i>Гладкий</i> ЭР (без рибосом) служит местом синтеза липидов и стероидов</p>
 <p>Рибосома</p> <p>Большая субчастица</p> <p>Малая субчастица</p>	<p>Очень мелкие органеллы, состоящие из двух субчастиц — большой и малой. Содержат белок и РНК приблизительно в равных долях. Рибосомы, обнаруживаемые в митохондриях (а также в хлоропластах — у растений) еще мельче</p>	<p>Место синтеза белка, где удерживаются в правильном положении различные взаимодействующие молекулы. Рибосомы связаны с ЭР или свободно лежат в цитоплазме. Много рибосом могут образовывать полисомы (полирибосому), в которой они нанизаны на единую нить матричной РНК</p>

Схематическое изображение	Структура	Функции
 <p>Митохондрия</p> <p>Фосфатная гранула</p> <p>Рибосома</p> <p>Матрикс</p> <p>Кристы</p> <p>Оболочка (две мембраны)</p> <p>Кольцевая молекула ДНК</p>	<p>Митохондрия окружена оболочкой из двух мембран; внутренняя мембрана образует складки (кристы). Содержит матрикс, в котором находится небольшое количество рибосом, одна кольцевая молекула ДНК и фосфатные гранулы.</p> <p>Стопка утолщенных мембранных мешочков — кристы. На одном конце стопки мешочки непрерывно образуются, а с другого — отшнуровываются в виде пузырьков. Стопки могут существовать в виде дискретных диктисом, как в растительных клетках, или образовывать пространственную сеть, как во многих животных клетках.</p>	<p>При аэробном дыхании в кристах происходит окислительное фосфорилирование и перенос электронов, а в матриксе работают ферменты, участвующие в цикле Кребса и окислении жирных кислот.</p>
 <p>Аппарат Гольджи</p> <p>Пузырьки Гольджи</p> <p>Диктисома, или тельце Гольджи</p>	<p>Многие клеточные материалы, например ферменты из ЭР, претерпевают модификацию в цистернах и транспортируются в пузырьках. Аппарат Гольджи участвует в процессе секреции и в нем образуются лизосомы.</p>	<p>Многие клеточные материалы, например ферменты из ЭР, претерпевают модификацию в цистернах и транспортируются в пузырьках. Аппарат Гольджи участвует в процессе секреции и в нем образуются лизосомы.</p>
 <p>Лизосома</p>	<p>Простой сферический мембранный мешочек (одинарная мембрана), заполненный пищеварительными (гидролитическими) ферментами.</p>	<p>Выполняют много функций, всегда связанных с распадом каких-либо структур или молекул. Лизосомы играют роль в аутофагии, автолизе, эндоцитозе и экзоцитозе.</p>
 <p>Микротельце или пероксисома</p>	<p>Органелла не совсем правильной сферической формы, окруженная одинарной мембраной. Содержимое имеет зернистую структуру, но иногда в нем попадается кристаллоид или скопление нитей.</p>	<p>Пероксисомы содержат каталазу — фермент, катализирующий расщепление пероксида водорода. Все они связаны с окислительными реакциями. У растений в микротельцах протекает глиоксилатный цикл.</p>

ные части клеток. В цитоплазме откладываются также различные вещества — включения, непостоянные структуры цитоплазмы, которые в отличие от органоидов то возникают, то исчезают в процессе жизнедеятельности клетки (плотные включения называются *гранулами*, жидкие — *вакуолями*). В процессе жизнедеятельности в клетках накапливаются продукты обмена веществ (пигменты, белковые гранулы в секреторных клетках) или запасные питательные вещества (глыбки гликогена, капли жира). Так цитоплазма выполняет **функцию** объединения всех клеточных органоидов в единую комплексную систему; это место отложения запасных веществ и протекания метаболических процессов в клетке.

2. **Эндоплазматическая сеть** — мембранная разветвленная система каналов диаметром 25–75 нм и полостей, пронизывающих цитоплазму. Особенно много каналов в клетках с интенсивным обменом веществ, по которым транспортируются синтезированные на мембранах вещества. В среднем объем эндоплазматической сети составляет от 30 до 50% всего объема клетки.

Различают два типа мембран эндоплазматической сети: *гладкую* и *шероховатую* (или гранулярную, содержащую рибосомы). На гладких мембранах находятся ферментные системы, участвующие в жировом и углеводном обмене, детоксикации веществ. Такие мембраны преобладают в клетках сальных желез, где осуществляется синтез жиров, печени (синтез гликогена), в клетках, богатых запасными питательными веществами (семена растений). Основная функция шероховатых мембран — синтез белков, который осуществляется в рибосомах. Особенно много шероховатых мембран в железистых и нервных клетках.

Таким образом, **функции** эндоплазматической сети: синтез и расщепление, накопление и транспорт, детоксикация веществ (углеводов, липидов, белков и др.).

3. **Рибосомы** — мелкие сферические тельца диаметром 15–35 нм, состоящие из двух субъединиц (большой и малой). В эукариотических клетках более 50 тыс. рибосом.

Рибосомы содержат белки и р-РНК. Рибосомальная РНК (р-РНК) синтезируется в ядре на молекуле ДНК некоторых хромосом. Там же формируются рибосомы, которые затем покидают ядро. В цитоплазме рибосомы могут располагаться свободно или быть прикрепленными к наружной поверхности мембран эндоплазматической сети (шероховатые мембраны). В зависимости от типа синтезируемого белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — полирибосомы. В таком комплексе рибосомы связаны длинной молекулой м-РНК. **Функция** рибосом — участие в синтезе белка.

4. **Аппарат Гольджи** — система мембранных трубочек, образующих стопку уплощенных мешочков (цистерн) и связанных с ними систем пузырьков и полостей. Аппарат Гольджи особенно развит в клетках, вырабатывающих белковый секрет, а также в нейронах, яйцеклетках. Цистерны комплекса Гольджи соединены с каналами эндоплазматической сети. Синтезированные на мембранах эндоплазматической сети белки, полисахариды, жиры транспортируются к аппарату Гольджи, конденсируются внутри его структур и «упаковываются» в виде секрета, готового либо к выделению, либо к использованию в самой клетке в процессе ее жизнедеятельности. Аппарат Гольджи участвует в обновлении биомембран и образовании лизосом.

Таким образом, **функции** аппарата Гольджи: накопление, химическая модификация, упаковка, выведение (секреция) и транспорт органических веществ, синтезированных в эндоплазматической сети, синтез мембранных компонентов, образование лизосом.

5. **Лизосомы** — маленькие округлые тельца, диаметром около 0,2–0,5 мкм, ограниченные мембраной. Внутри лизосом кислая среда (рН 5) и содержится комплекс (более 30 типов) гидролитических ферментов для расщепления белков, липидов, углеводов, нуклеиновых кислот и др. (это протеазы, липазы, гликозидазы, нуклеазы, фосфатазы и др.). В клетке несколько десятков лизосом (особенно их много в лейкоцитах).

Лизосомы образуются или из структур комплекса Гольджи, или непосредственно из эндоплазматической сети. Они приближаются к пиноцитозным или фагоцитозным вакуолям и изливают в их полость свое содержимое. Основная **функция** лизосом — участие во внутриклеточном переваривании пищевых веществ путем фагоцитоза и секреция пищеварительных ферментов. Лизосомы могут также расщеплять и удалять отмершие органоиды и отработанные вещества, разрушать структуры самой клетки при ее отмирании, в ходе эмбрионального развития и в ряде других случаев.

6. **Пероксисомы (микротельца)** — округлые органоиды, диаметром 0,3–1,5 мкм, ограниченные мембраной. Происходят из эндоплазматической сети. В большом количестве содержат антиоксидантный фермент каталазу, разлагающий перекись водорода с образованием воды и кислорода. Очень много пероксисом содержится в клетках печени. **Функции** пероксисом — защитная, ферментативная (интоксикация веществ и участие в метаболических процессах, например, окислении и др.).

7. **Митохондрии** — мелкие тельца, ограниченные двухслойной мембраной (рис. 10). Митохондрии могут иметь различную форму — сферическую, овальную, цилиндрическую, нитевидную,

спиральную, вытянутую, чашевидную, разветвленную. Размеры их составляют 0,25–1 мкм в диаметре и 1,5–10 мкм в длину. Количество митохондрий в клетке — несколько тысяч, в разных тканях неодинаково, что зависит от функциональной активности клетки: их больше там, где интенсивнее синтетические процессы (например, в печени) или велики затраты энергии (например, в грудной мышце хорошо летающих птиц).



Рис. 10. Строение митохондрии

Стенка митохондрий состоит из двух мембран — наружной гладкой и внутренней складчатой, в которую встроена цепь транспорта электронов, АТФаза, и межмембранного пространства величиной 10–20 нм. От внутренней мембраны вглубь органоида отходят перегородки, или *кристы*. Складчатость значительно увеличивает внутреннюю поверхность митохондрий.

На мембранах крист в митохондриальном матриксе (внутри митохондрий) располагаются многочисленные ферменты, участвующие в энергетическом обмене (ферменты цикла Кребса, окисления жирных кислот и др.). Митохондрии тесно связаны с мембранами эндоплазматической сети, каналы которой нередко открываются прямо в митохондрии. Число митохондрий может быстро увеличиваться делением, что обусловлено молекулой ДНК, входящей в их состав. Так, внутри митохондрий содержатся собственные ДНК, РНК, рибосомы, белки. Основная **функция** митохондрий — синтез АТФ в ходе окислительного фосфорилирования (аэробного дыхания клетки).

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

Микротрубочки — полые цилиндрические неразветвленные органоиды. Тонкие трубочки диаметром 24 нм, построенные из белка тубулина.

Микрофиламенты — очень тонкие белковые нити диаметром 5–7 нм, состоящие из белка актина. Они образуют сплетения или пучки под цитоплазматической мембраной, участвуют в эндо- и экзоцитозе, обуславливают движение клеток и внутриклеточных компонентов.

Микроворсинки — пальцевидные выросты цитоплазматической мембраны, содержащие пучки актиновых и миозиновых нитей. Способны к сокращению (типа мышц), участвуют в эндо- и экзоцитозе (например, при всасывании веществ в кишечнике и нефроне).

9. Клеточный центр — маленькие полые цилиндрические тельца (центриоли) диаметром 0,2 мкм, длиной 0,3–0,5 мкм, расположенные перпендикулярно друг другу вблизи ядра. Стенка центриоли состоит из девяти групп микротрубочек, каждая из которых включает по три микротрубочки, а ось органоида образована парой центральных микротрубочек; заполнены они полужидким веществом.

Центриоли — самовоспроизводящиеся органоиды, удваиваются в начале деления ядра. При делении клетки центриоли расходятся к полюсам, к ним прикрепляются нити веретена деления, так они способствуют равномерному распределению хромосом по дочерним клеткам. **Функция** центриолей — участие в организации центра веретена клеточного деления.

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

11. Клеточные включения — запасные вещества — крахмал, гликоген, капли жира.

2.3.3. Структуры, свойственные растительным клеткам

В растительных клетках (рис. 11, табл. 4) встречаются все органоиды, свойственные животной клетке: ядро, эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи и др. В растительных клетках отсутствует клеточный центр. Функцию лизосом выполняют вакуоли. Вместе с тем *растительная клетка отличается от животной следующими признаками:*

- прочной целлюлозной клеточной стенкой, расположенной поверх цитоплазматической мембраны;



Рис. 11. Строение растительной клетки

- развитой системой вакуолей, в значительной мере обуславливающих осмотические свойства клеток;
- особыми органоидами — пластидами, в которых происходит фотосинтез.

1. **Клеточная стенка.** Для растительных клеток, наряду с цитоплазматической мембраной, характерна жесткая клеточная стенка. Каркас клеточной стенки сформирован из целлюлозных микрофибрилл, погруженных в матрикс. Матрикс клеточной стенки состоит из полисахаридов — пектина и гемицеллюлозы. 60–70% клеточной стенки составляет вода. У большинства растительных клеток на внутреннюю поверхность первичной клеточной стенки отлагаются дополнительные слои целлюлозы, так возникает вторичная клеточная стенка.

Функции клеточной стенки:

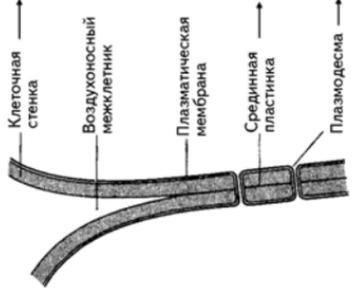
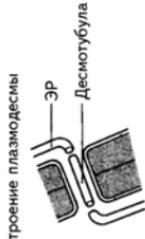
1) Обеспечение механической прочности и опоры клеткам и растению в целом.

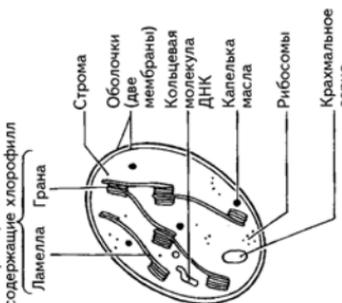
2) Обеспечение осмотической прочности клеток.

3) Регуляция формы и роста клеток.

4) Объединение всех клеток в единое целое: а) *симпласт* — единая система протоплазм всех клеток, формирующаяся посредством особых структур — *плазмодесм* (цитоплазматических тяжей, соединяющих соседние клетки растений через очень мелкие поры в смежных клеточных стенках); б) *анопласт* — внецитоплазматическое свободное пространство тканей растений, образованное кле-

Структура и функции органоидов растительной клетки

Схематическое изображение	Структура	Функции
<p>Клеточная стенка, срединная пластинка, плазмодесма</p> 	<p>Жесткая клеточная стенка, окружающая клетку, состоит из целлюлозных микрофибрилл, погруженных в матрикс, в состав которого входят другие сложные полисахариды, а именно, гемицеллюлоза и пектиновые вещества. У некоторых клеток клеточные стенки претерпевают вторичное утолщение</p>	<p>Обеспечивает механическую опору и защиту. Благодаря ей возникает тургорное давление, способствующее усилению опорной функции. Предотвращает осмотический разрыв клетки. По клеточной стенке происходит передвижение воды и минеральных солей. Различные модификации, например пропитывание лигнином, обеспечивают выполнение специализированных функций</p>
	<p>Тонкий слой пектиновых веществ (пектатов кальция и магния)</p>	<p>Скрепляет друг с другом соседние клетки</p>
<p>Строение плазмодесмы</p> 	<p>Тонкая цитоплазматическая нить, связывающая цитоплазму двух соседних клеток через тонкую пору в клеточной стенке. Пора выстлана плазматической мембраной. Сквозь пору проходит десмотубула, часто соединенная на обоих концах с ЭР</p>	<p>Объединяют протопласты соседних клеток в единую непрерывную систему — симпласт — по которой происходит транспорт веществ между этими клетками</p>

Схематическое изображение	Структура	Функции
<p>Хлоропласт Фотосинтетические мембраны, содержащие хлорофилл</p>  <p>Ламелла Грана</p> <p>Строма</p> <p>Обложки (две) (две мембраны)</p> <p>Кольцевая молекула ДНК</p> <p>Капелька масла</p> <p>Рибосомы</p> <p>Крахмальное зерно</p>	<p>Крупная, содержащая хлорофилл, пластида, в которой протекает фотосинтез. Хлоропласт окружен оболочкой из двойной мембраны и заполнен студенистой стромой. В строме находится система мембран, собранных в стопки, или грана. В ней же может отлагаться крахмал. Кроме того, строма содержит рибосомы, кольцевую молекулу ДНК и капельки масла</p>	<p>В этой органелле происходит фотосинтез, т. е. синтез сахаров и других веществ из CO_2 и воды за счет световой энергии, улавливаемой хлорофиллом. Световая энергия превращается в химическую</p>
<p>Крупная центральная вакуоль (см. рис. 11) (Более мелкие вакуоли встречаются как в растительных, так и в животных клетках; такковы, например, пищеварительные и сократительные вакуоли)</p>	<p>Мешок, образованный одинарной мембраной, которая называется <i>тонопластом</i>. В вакуоли содержится клеточный сок — концентрированный раствор различных веществ, таких как минеральные соли, сахара, пигменты, органические кислоты и ферменты. В зрелых клетках вакуоли обычно бывают большими</p>	<p>Здесь хранятся различные вещества, в том числе и конечные продукты обмена. От содержимого вакуоли в большой степени зависят осмотические свойства клетки. Иногда вакуоль выполняет функции лизосом</p>

точными оболочками и межклетниками (это путь транспорта воды и минеральных веществ).

5) Защитная.

6) Обеспечение дальнего транспорта веществ по растению.

7) Барьерная.

8) Запасная.

9) Обеспечение активного транспорта веществ через цитоплазматическую мембрану.

2. **Вакуоли** — мембранные мешочки, наполненные жидкостью, ограниченные одинарной мембраной, — *тонопластом*. Обычно в растительной клетке одна большая центральная вакуоль (занимает до 90% объема клетки). Жидкость в вакуоли — *клеточный сок* — это концентрированный раствор, содержащий минеральные соли, сахара, органические кислоты, пигменты, кислород, углекислый газ, продукты жизнедеятельности.

Функции вакуоли:

1) Осмотическое поглощение воды через тонопласт и поддержание тургорного давления в клетке, обеспечение роста, водного режима растения.

2) Вакуоли содержат пигменты — *антоцианы*, обуславливающие окраску цветков, листьев, привлекающую насекомых и птиц, производящих опыление и распространение семян.

3) Пищеварительная функция типа лизосом, за счет наличия гидролитических ферментов.

4) Защитная функция. Вакуоли накапливают продукты жизнедеятельности: оксалат кальция, алкалоиды, танины, млечный сок — латекс.

5) Запасная функция. Вакуоли содержат запасные вещества: сахарозу, инулин, минеральные соли.

3. **Пластиды** — мелкие тельца округлой формы, окруженные двухслойной мембраной (наружная — гладкая, внутренняя — складчатая). Бывают хлоропласты (содержат зеленый пигмент хлорофилл), хромопласты (красный пигмент), лейкопласты (бесцветные).

Хлоропласты расположены в цитоплазме по периферии клетки (рис. 12). Количество хлоропластов около 1–100, что зависит от типа клеток, вида растения. Они имеют округлую двояковыпуклую форму диаметром 3–10 мкм. Образуются из небольших недифференцированных телец — протопластид. Основное вещество хлоропласта — *строма* — гелеобразной консистенции. В строме располагается система мембран, состоящих из множества плоских, заполненных жидкостью мешочков — *тилакоидов*. Тилакоиды уложены в цилиндрические стопки мембран — *граны* (подобно стопке монет). Граны могут соединяться друг с другом пластинками — *ламеллами*. В мембранных структурах содержатся пигмент хлорофилл, ферменты, пере-

носчики электронов; здесь протекают световые реакции фотосинтеза. В строме содержатся ферменты цикла Кальвина, сахара, органические кислоты, крахмал, липиды, вода, а также собственные ДНК, РНК, рибосомы; здесь протекают темновые реакции фотосинтеза.



Рис. 12. Строение хлоропласта

Функция хлоропластов — участие в фотосинтезе.

Хромoplastы — нефотосинтезирующие пластиды, содержат пигменты каротиноиды, обуславливающие окраску цветков, плодов, способствующую их опылению, распространению. *Лейкопласты* — бесцветные пластиды, не содержащие пигментов — служат для хранения запасов питательных веществ в корнях, листьях, семенах. Бывают амилопласты (содержат крахмал), липидопласты (жиры), протеинопласты (белки).

2.3.4. Строение и функции ядра.

Хромосомы, гены

Ядро — важнейший, обязательный органоид эукариотической клетки (исключение составляют эритроциты млекопитающих и ситовидные трубки флоэмы у растений). Большинство клеток имеют 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.

Ядро — самый крупный органоид, имеющий шаровидную или яйцевидную форму, диаметром 10–20 мкм. Ядро окружено ядерной оболочкой, состоящей из двух мембран. Наружная ядерная мембрана с поверхности, обращенной в цитоплазму, покрыта рибосомами, внутренняя мембрана гладкая. Выросты внешней ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети.

Обмен веществ между ядром и цитоплазмой осуществляется двумя основными путями: через ядерные поры и вследствие отщипывания впячиваний и выростов ядерной оболочки.

Полость ядра заполнена гелеобразным ядерным соком (кариоплазмой), где содержатся одно или несколько ядрышек, хромосомы, ДНК, РНК, ферменты, рибосомальные и структурные белки хромосом, нуклеотиды, аминокислоты, углеводы, минеральные соли, ионы, а также продукты деятельности ядрышка и хроматина. Ядерный сок выполняет связующую, транспортную и регуляторную функции.

Клеточное ядро, как важнейшая составная часть клетки, содержащая ДНК (гены), выполняет следующие **функции**: 1) хранения, воспроизведения и передачи наследственной генетической информации; 2) регуляции процессов обмена веществ, биосинтеза веществ, деления, жизненной активности клетки.

Хроматин — нуклеопротеидные нити (молекулы ДНК, связанные с белками), из которых состоят хромосомы (дисперсное состояние хромосом в интерфазе клеточного цикла). Это глыбки, гранулы и сетевидные структуры ядра, интенсивно окрашивающиеся некоторыми красителями. Различают генетически неактивный хроматин — гетерохроматин и активный — эухроматин. *Гетерохроматин* образован в разной степени спирализованными участками хромосом, неактивными в генетическом отношении, содержит гены, которые либо использовались на более ранних этапах индивидуального развития, либо еще не включались в «работу». Генетически активный хроматин — *эухроматин* полностью деспирализован и в световой микроскоп не виден. В состав эухроматиновых участков хромосом входят гены, в продуктах которых (в м-РНК) закодированы все особенности строения и функциональной активности конкретной клетки.

Ядрышко — плотное округлое тельце, погруженное в ядерный сок, есть только в неделящихся ядрах в количестве от 1 до 5–7 и более. Во время митоза они исчезают, а после завершения деления возникают вновь. Ядрышко образуется вокруг участка хромосомы, в котором закодирована структура р-РНК. Этот участок — ген — носит название *ядрышкового организатора* (область вторичной перетяжки хромосом), и на нем происходит синтез р-РНК. Таким образом, ядрышко — место синтеза РНК.

Хромосомы — органоиды клеточного ядра, являющиеся носителями генов, определяющих наследственные свойства клеток и обеспечивающих морфофункциональную организацию целостного организма (рис. 13). Хромосомы представляют собой гигантские

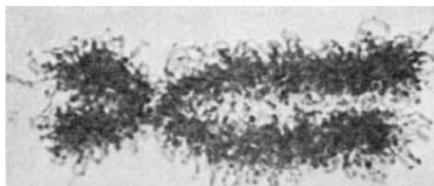


Рис. 13. Хромосома человека

полимерные молекулы, состоящие из ДНК, РНК и белка, локализованные в ядре клетки. Каждая хромосома имеет определенный набор генов, контролирующих развитие определенного признака. У человека примерно 100 тыс. генов. В составе 1 молекулы ДНК — несколько сот генов.

Ген — наследственный фактор, функционально неделимая единица генетического материала, отрезок молекулы ДНК (у некоторых вирусов РНК), состоящий из нескольких сот нуклеотидов, содержащий информацию о первичной структуре одного полипептида, молекул т-РНК, р-РНК или взаимодействующий с регуляторным белком. В специализированных клетках большая часть генов не функционирует. **Аллельные гены** — гены, расположенные в идентичных участках гомологичных хромосом. **Генотип** — совокупность всех генов данной клетки или организма.

Хромосомы обладают структурной и функциональной индивидуальностью, сохраняющейся в ряду поколений, способны к самовоспроизведению. В делящихся клетках все хромосомы сильно спирализуются, укорачиваются и приобретают компактные размеры и форму, хорошо видны в световой микроскоп (рис. 13, 14). Каждая хромосома состоит из одной молекулы ДНК в комплексе с белками. **Хроматида** — структурный элемент хромосомы, формирующийся в интерфазе клеточного цикла в результате удвоения хромосом. Происходит репликация ДНК, но дочерние молекулы ДНК не расходятся, а соединены в области так называемой *первичной перетяжки* — **центромеры**. Хроматиды наиболее хорошо различимы во время метафазы митоза, когда хромосома состоит из двух хроматид. После деления центромеры, к которой во время деления клетки (митоза) прикрепляются нити веретена деления, хроматиды расходятся в дочерние ядра и становятся самостоятельными хромосомами.

Центромера делит хромосому на два плеча. Расположение центромеры определяют три основных *типа хромосом*: 1) равноплечие — если центромера расположена посередине; 2) неравноплечие — если центромера расположена ближе к одному из плеч.

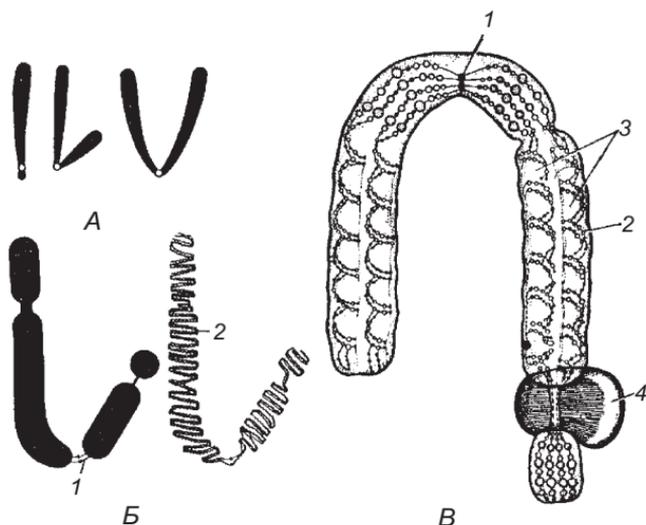


Рис. 14. Строение хромосом:

A — типы хромосом; *Б, В* — тонкое строение хромосом:

1 — центромера; 2 — спирально закрученная нить ДНК;

3 — хроматиды; 4 — ядрышко

чие — если центромера сдвинута от центра; 3) палочковидные — если центромера расположена на конце хромосомы.

Каждому виду растений и животных свойственен определенный количественный **набор хромосом** (табл. 5). Совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки называют *кариотипом*. Число хромосом в кариотипе всегда четное, так как в соматических клетках находятся две одинаковые по форме и размеру хромосомы — одна от отцовского организма, вторая — от материнского. Например, каждая клетка тела человека содержит 46 хромосом. Все хромосомы представлены **парами**, у человека — 23 пары хромосом, из них 22 пары содержат одинаковые по величине, идентичные друг другу хромосомы, 23-я пара — это половые хромосомы (XX — у женщин, XY — у мужчин).

Гомологичные хромосомы — 2 хромосомы, одинаковые по форме и размеру и несущие одинаковые гены, образующие 1 пару (по 1 от каждого родителя). **Негомологичные хромосомы** — хромосомы от разных пар.

Хромосомный набор соматической клетки, в котором каждая хромосома имеет пару — *двойной* или *диплоидный* ($2n$). Количе-

Диплоидный набор хромосом некоторых видов растений и животных

Представители	Число хромосом (2n)
Пшеница твердая	28
Пшеница мягкая	42
Рожь	14
Кукуруза	20
Подсолнечник	34
Картофель	48
Огурец	14
Яблоня	34
Гидра	32
Дождевой червь	36
Таракан	48
Пчела	16
Дрозофила	8
Кролик	44
Шимпанзе	48
Человек	46

ство ДНК, соответствующее диплоидному набору хромосом, — 2с. В половые клетки из каждой пары гомологичных хромосом попадает только одна, поэтому хромосомный набор гамет — *одинарный* или *гаплоидный* (*1n*). **Геном** — совокупность генов, характерных для гаплоидного набора хромосом, данного вида организмов. В отличие от генотипа, геном представляет собой характеристику вида, а не отдельной особи.

Гомозиготы — особи, дающие при самоопылении однородное, нерасщепляющееся потомство — содержат одинаковые аллельные гены в гомологичных хромосомах (**AA** или **aa**) и образуют 1 сорт гамет (половых клеток).

Гетерозиготы — особи, дающие расщепление — содержат разные аллели (**Aa**) и образуют 2 сорта гамет (с геном **A** и **a**).

Таким образом:

1. Во всех соматических клетках любого растительного или животного организма число хромосом одинаково.
2. Половые клетки (гаметы) всегда содержат вдвое меньше хромосом, чем соматические клетки данного вида организмов.
3. У всех организмов, относящихся к одному виду, число хромосом в клетках одинаково. Число хромосом не является видоспе-

цифическим признаком. Однако хромосомный набор в целом видоспецифичен, т.е. свойствен только одному какому-то виду организмов растений или животных.

2.4. МНОГООБРАЗИЕ КЛЕТОК: ПРОКАРИОТИЧЕСКИЕ И ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ, СОМАТИЧЕСКИЕ И ПОЛОВЫЕ. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПРОКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

Все живые организмы состоят из клеток. Существуют одноклеточные организмы (бактерии, простейшие) и многоклеточные (например, в организме человека $5 \cdot 10^{14}$ клеток). Клетки разнообразны по размерам, форме, функциям и т. д. Размеры клеток варьируют от 0,1–0,25 мкм (некоторые бактерии) до 155 мкм (яйцо страуса в скорлупе).

По строению клетки все живые существа делят на безъядерные организмы — прокариоты и ядерные — эукариоты. В группу прокариот входят все бактерии, в том числе цианобактерии, или сине-зеленые (цианеи), в группу эукариот — грибы, растения и животные. Таким образом, выделяют два уровня клеточной организации: прокариотический и эукариотический (табл. 6).

Особенности строения прокариотической клетки. К прокариотам относятся две крупные группы организмов: бактерии и цианобактерии, или сине-зеленые.

1. Основная особенность строения прокариот — *отсутствие ядра*, ограниченного ядерной оболочкой (рис. 15). Наследственная информация у бактерий заключена в одной хромосоме. Хромосома прокариот, состоящая из одной кольцевой молекулы ДНК, погружена в цитоплазму. ДНК не образует комплексов с белками, поэтому все гены, входящие в состав хромосомы, «работают», т.е. с них непрерывно считывается информация.

2. Клетка окружена мембраной, отделяющей цитоплазму от клеточной стенки (у бактерий и цианей). В цитоплазме мембран мало, и они представляют собой впячивания наружной цитоплазматической мембраны. Совсем отсутствуют мембранные органеллы (митохондрии, пластиды, аппарат Гольджи и др.). Синтез белков осуществляется рибосомами, имеющими меньший размер, чем у эукариот. Все ферменты, обеспечивающие процессы жизнедеятельности, диффузно рассеяны в цитоплазме или прикреплены к внутренней поверхности цитоплазматической мембраны. Только у сине-зеленых фотосинтетический аппарат локализован в сложном устроенном мембранном комплексе.

Сравнительная характеристика клеток прокариот и эукариот

Признак	Прокариотическая клетка	Эукариотическая клетка
Размер клеток	0,5–10 мкм	40–100 мкм
Форма	Одноклеточные или нитчатые	Одноклеточные, нитчатые, многоклеточные
Наличие ядра	Нет четко оформленного ядра, ядрышка, есть нуклеоид	Есть оформленное ядро с 2-мембранной ядерной оболочкой и ядерными порами
Генетический материал	Кольцевые молекулы ДНК не соединены с белками, локализованы в цитоплазме	Линейные молекулы ДНК соединены с белками, представлены в виде хромосом внутри ядра
Набор хромосом и деление клетки	1n – 1 группа сцепления нет митоза, мейоза, есть конъюгация, бинарное деление	1n, 2n, 4n и т. д. есть митоз, мейоз, амитоз
Синтез белка	70 S рибосомы, нет эндоплазматического ретикулума	80 S рибосомы, прикреплены к эндоплазматическому ретикулуму
Органоиды	Нет мембранных органоидов, микротрубочек, цитоскелета	Есть различные мембранные органоиды, цитоскелет
Цитоплазматическая ДНК	Плазмиды – маленькие кольцевые ДНК в цитоплазме	ДНК митохондрий, хлоропластов
Клеточная стенка	Толстая муреиновая оболочка (пептидогликановый слой)	Из целлюлозы (у растений), из хитина (у грибов), отсутствует (у животных)
Жгутики, реснички	Простые состоят из 1 или нескольких фибрилл, работают за счет энергии протонного градиента	Сложные состоят из 20 и более фибрилл, работают за счет энергии АТФ
Дыхание и азотфиксация	В мезосомах или в цитоплазматических мембранах (анаэробы, аэробы), некоторые способны к азотфиксации	Аэробное дыхание в митохондриях, не способны к азотфиксации
Тип питания	Фото- и хемоавтотрофный, гетеротрофный	Фотоавтотрофный и гетеротрофный

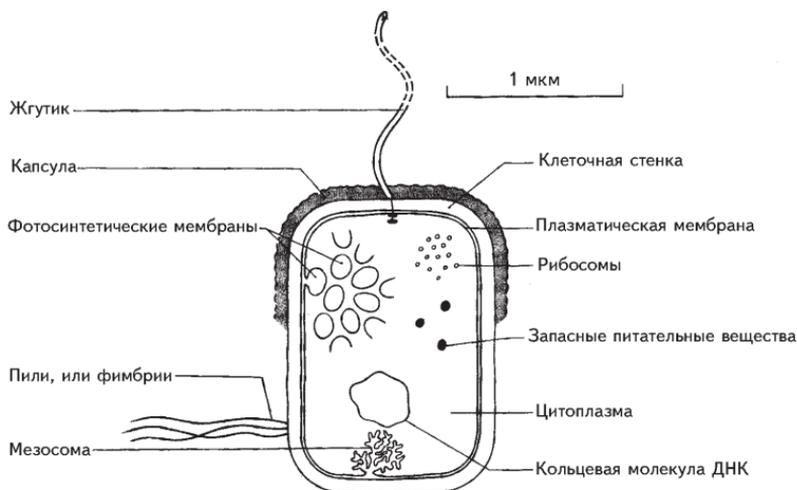


Рис. 15. Строение бактериальной клетки

3. Клеточные стенки прокариот построены очень своеобразно и включают соединения, не встречающиеся у эукариот — пептидогликановый слой (муреин).

4. Прокариоты имеют органоиды движения — жгутики, не совпадающие по своей организации со жгутиками и ресничками эукариот.

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

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

Все клетки **эукариот** имеют сходный набор органоидов, сходно регулируют метаболизм, запасают и расходуют энергию, сходно с прокариотами используют генетический код для синтеза белков. У эукариотических и прокариотических клеток принципиально сходно функционирует и клеточная мембрана. Общие признаки клеток свидетельствуют о единстве их происхождения. Однако разные клетки организма сильно различаются по размерам, форме, числу органоидов, набору ферментов, что обусловлено их кооперированием в многоклеточном организме, а с другой стороны,

выполнением множества функций специализированными клетками. Различия в структуре и функциях одноклеточных организмов связаны с их приспособлениями к среде обитания.

У всех клеток многоклеточного организма геном не отличается по объему потенциальной информации от генома оплодотворенной яйцеклетки. Различия в свойствах клеток многоклеточного организма обусловлены неодинаковой активностью генов. Так происходит дифференцировка клеток, в результате которой одни клетки становятся возбудимыми (нервные), другие — сократимыми (мышечные), третьи начинают синтезировать пищеварительные ферменты и гормоны (железистые) и т. д. Многие клетки полифункциональны, например, клетки печени. Клетки, сходные по строению, функциям и происхождению образуют ткани. Все клетки тела организма (кроме половых), имеющие диплоидный набор хромосом — *соматические клетки*. *Половые клетки* (гаметы) имеют гаплоидный набор хромосом и служат для размножения.

2.5. МЕТАБОЛИЗМ: ПЛАСТИЧЕСКИЙ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН

Метаболизм — совокупность реакций биосинтеза и расщепления веществ в клетке. Определенная последовательность ферментативных превращений вещества в клетке называется *метаболическим путем*, а образующиеся промежуточные продукты — метаболиты. Двумя взаимосвязанными в пространстве и времени сторонами метаболизма являются пластический и энергетический обмен.

Совокупность реакций биологического синтеза, когда из простых веществ, поступающих в клетку извне, образуются сложные органические вещества, подобные содержимому клетки — **анаболизм** (пластический обмен). Происходит ассимиляция. Эти реакции идут с использованием энергии, образующейся в результате реакций расщепления органических веществ, поступающих с пищей. Наиболее интенсивно пластический обмен происходит в процессе роста организма. Наиболее важные процессы анаболизма — фотосинтез и синтез белка.

Катаболизм (энергетический обмен) — ферментативные реакции расщепления (гидролиз, окисление) сложных органических соединений на более простые. Происходит диссимиляция. Эти реакции идут с выделением энергии.

2.5.1. Реакции матричного синтеза. Биосинтез белка

Процесс воспроизведения генетической информации состоит из трех этапов, так называемых *реакций матричного синтеза*:

- 1) **репликация** — удвоение молекулы ДНК;
- 2) **транскрипция** — синтез м-РНК;
- 3) **трансляция** — синтез белка на основе информации в м-РНК.

1. **РЕПЛИКАЦИЯ** — воспроизведение, удвоение ДНК (рис. 16). Этот процесс идет в ядре клетки следующим образом. Двойная антипараллельная спираль молекулы ДНК раскручивается, составляющие ее цепи расходятся, разделяясь в местах соединения азотистых оснований. Затем на каждой из цепей из отдельных нуклеотидов строится новая дочерняя молекула ДНК по принципу комплементарности: 1-я цепь синтезируется непрерывно в одном направлении, 2-я — в противоположном — фрагментами, которые затем «сшиваются» в непрерывную цепь. В процессе репликации используются

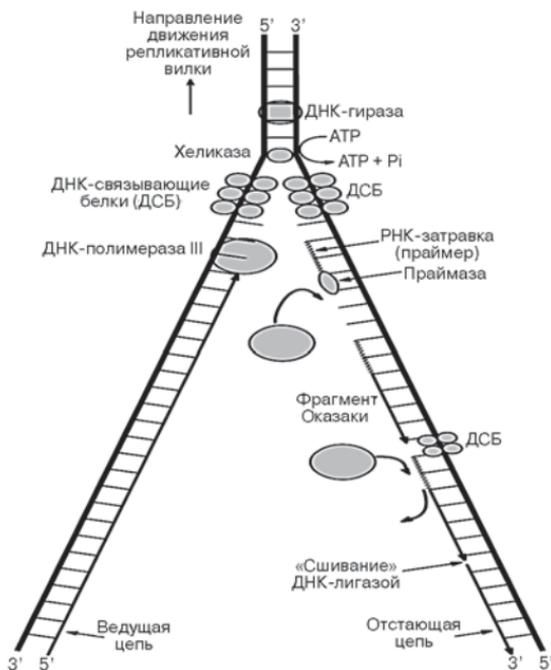


Рис. 16. Схема репликации молекулы ДНК

специальные ферменты — ДНК-полимеразы и некоторые другие, энергия АТФ, ионы магния.

Способ репликации ДНК, предложенный Д. Уотсоном и Ф. Криком, назван *полуконсервативным*, так как при репликации каждая новая (дочерняя) двойная спираль ДНК сохраняет одну цепь исходной двойной цепи ДНК (родительской), а вторая цепь синтезируется вновь.

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

2. ТРАНСКРИПЦИЯ — процесс переписывания генетической информации с ДНК на м-РНК (рис. 17). Транскрипция генетической информации происходит в ядре путем синтеза на одной из цепей молекулы ДНК одноцепочечной молекулы РНК, последовательность нуклеотидов которой точно соответствует последовательности нуклеотидов матрицы — полинуклеотидной цепи ДНК. Происходит раздвоение молекулы ДНК. Существуют специальные механизмы «узнавания» начальной точки синтеза (точки инициации), выбора цепи ДНК, с которой считывается информация, а также механизм завершения процесса. Последовательность азотистых

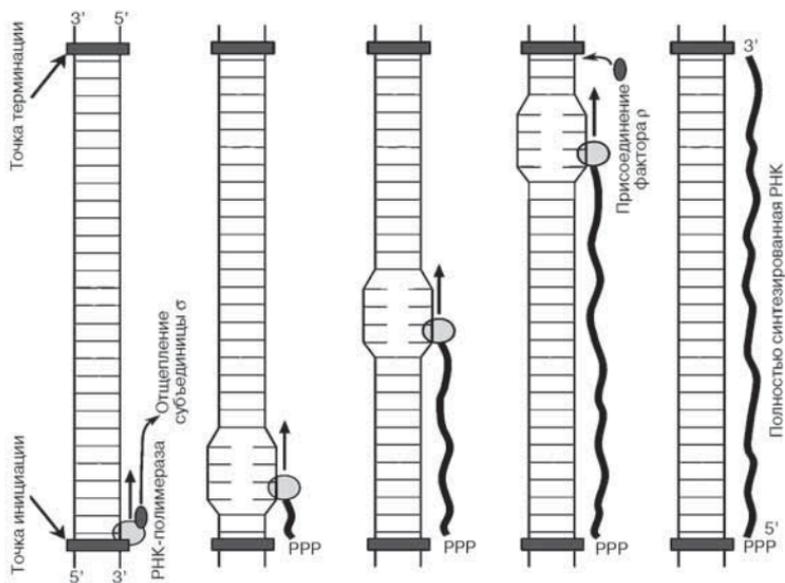


Рис. 17. Схема транскрипции молекулы ДНК

оснований ДНК переводится в комплементарную последовательность РНК. Только одна из цепей ДНК служит матрицей для синтеза молекул РНК. Таким образом синтезируются молекулы м-РНК, т-РНК и р-РНК. В процессе транскрипции используются специальные ферменты — РНК-полимеразы и некоторые другие, энергия АТФ, ионы магния. Образовавшиеся функционально неактивные предшественники РНК подвергаются **процессингу** (созреванию): происходит вырезание интронов (т.е. некодирующих частей генов в эукариотических клетках), отщепление и модификация концевых участков молекул РНК. Так образуется зрелая м-РНК, т.е. генетическая информация из последовательности нуклеотидов ДНК переводится в последовательность нуклеотидов м-РНК.

В ДНК в виде определенной последовательности нуклеотидов записан **генетический код** о последовательности аминокислот в белке. Сущность генетического кода заключается в том, что каждой аминокислоте в полипептидной цепочке соответствует участок цепи ДНК из трех последовательно расположенных нуклеотидов — *триплет* или *кодон* (например, АУГ — Мет, ГГГ — Гли, ГЦЦ — Ала) (табл. 7). Код включает все возможные сочетания трех (из четырех типов) азотистых оснований. Из четырех типов нуклеотидов, взятых по 3, образуется $4^3 = 64$ сочетания триплетов, достаточных для кодирования 20 типов аминокислот. В результате некоторые аминокислоты кодируются несколькими триплетами (кодонами). Эта избыточность кода имеет большое значение для повышения надежности передачи генетической информации. Существуют иницирующие и терминирующие триплеты, определяющие начало и конец биосинтеза белка, служащие «знаками препинания» и разделяющие участки, несущие информацию о разных белках. Участок молекулы ДНК, несущий информацию о структуре одного полипептида (белка), называют *геном*.

Свойства генетического кода:

1) **Код триплетен.** Одна аминокислота кодируется тремя рядом расположенными нуклеотидами (триплетом).

2) **Код неперекрывающийся.** Кодоны одного гена не могут одновременно входить в соседний.

3) **Код непрерывный, без знаков препинания.** В пределах одного гена считывание генетической информации происходит в одном направлении всегда целиком.

4) **Код вырожден.** Для кодирования большинства аминокислот существует более 1 кодона, т.е. одной аминокислоте может соответствовать несколько триплетов (2–6).

Генетический код м-РНК

Первый нуклеотид триплета м-РНК	Второй нуклеотид триплета м-РНК				Третий нуклеотид триплета м-РНК
	У	Ц	А	Г	
У	УУУ } Фен УУЦ } УУА } Лей УУГ }	УЦУ } УЦЦ } Сер УЦА } УЦГ }	УАУ } Тир УАЦ } УАА } стоп УАГ }	УГУ } Цис УГЦ } УГА } стоп УГГ } Три	У Ц А Г
Ц	ЦУУ } ЦУЦ } Лей ЦУА } ЦУГ }	ЦЦУ } ЦЦЦ } Про ЦЦА } ЦЦГ }	ЦАУ } Гис ЦАЦ } ЦАА } Глн ЦАГ }	ЦГУ } ЦГЦ } Арг ЦГА } ЦГГ }	У Ц А Г
А	АУУ } АУЦ } Иле АУА } АУГ } Мет	АЦУ } АЦЦ } Тре АЦА } АЦГ }	ААУ } Асн ААЦ } ААА } Лиз ААГ }	АГУ } Сер АГЦ } АГА } Арг АГГ }	У Ц А Г
Г	ГУУ } ГУЦ } Вал ГУА } ГУГ }	ГЦУ } ГЦЦ } Ала ГЦА } ГЦГ }	ГАУ } Асп ГАЦ } ГАА } Глу ГАГ }	ГГУ } ГГЦ } Гли ГГА } ГГГ }	У Ц А Г

Примечание. Общепринятые сокращения аминокислот.

5) **Код специфичен.** Каждый триплет кодирует только одну аминокислоту.

6) **Код универсален.** Код для всех организмов на Земле един.

3. ТРАНСЛЯЦИЯ — биосинтез белка, перевод последовательности нуклеотидов м-РНК в аминокислотную последовательность белка.

У прокариот (бактерий и цианей), не имеющих оформленного ядра, рибосомы могут связываться с синтезированной молекулой м-РНК сразу же после ее отделения от ДНК или даже до полного завершения ее синтеза. У эукариот м-РНК сначала должна быть доставлена через ядерную оболочку в цитоплазму. Перенос осуществляется специальными белками, которые образуют комплекс с молекулой РНК. Для процесса трансляции необходимы следующие компоненты: 1) м-РНК; 2) рибосомы; 3) т-РНК, приносящая

соответствующие аминокислоты; 4) аминокислоты; 5) специальные ферменты (аминоацил-синтетазы) и белковые факторы; 6) энергия АТФ; 7) ионы магния.

Биосинтез белка (рис. 18, 19) включает 3 стадии:

1. **Инициация** — образование иницирующего комплекса в результате соединения м-РНК с рибосомой и т-РНК.

а) м-РНК перемещается из ядра в цитоплазму и соединяется с рибосомой. В цитоплазме на один из концов м-РНК (а именно на тот, с которого начинался синтез молекулы в ядре) вступает рибосома и начинает синтез полипептида;

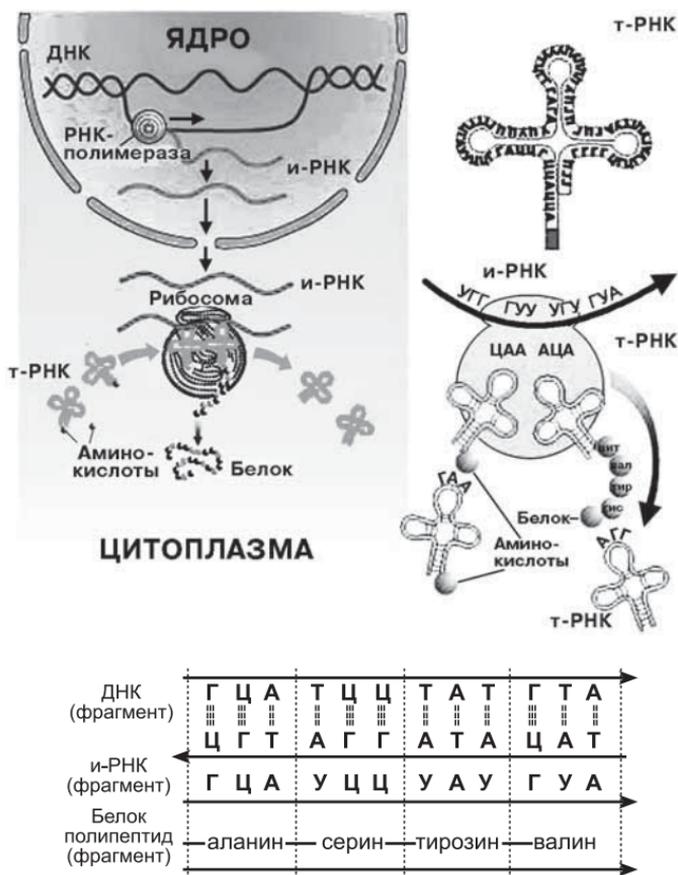


Рис. 18. Схема биосинтеза белка

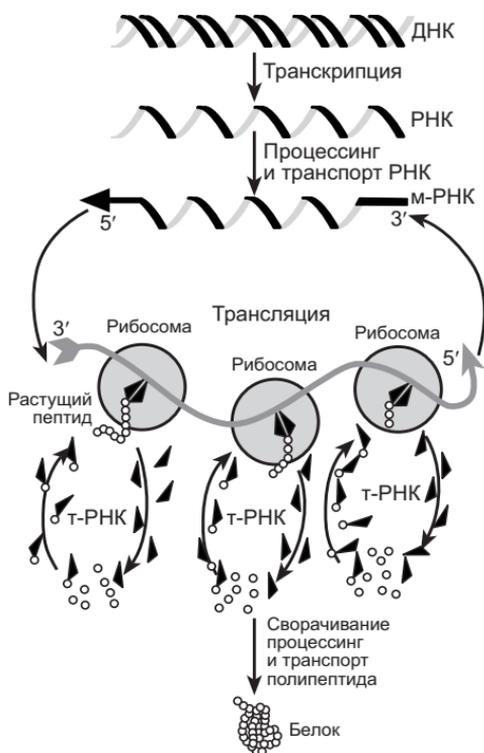


Рис. 19. Биосинтез белка

б) первая т-РНК доставляет сюда же первую аминокислоту (для каждой аминокислоты есть своя т-РНК) и связывается с определенным участком м-РНК по принципу комплементарности (антикодон т-РНК соответствует кодону м-РНК, благодаря этому аминокислоты располагаются в определенном порядке).

2. **Элонгация** — удлинение полипептидной цепи. Происходит связывание с м-РНК и рибосомой 2-й т-РНК, несущей 2-ю аминокислоту. 1-я и 2-я аминокислоты соединяются друг с другом с помощью специальных ферментов пептидной связью. Затем рибосома перемещается на 1-й триплет вперед, в результате 1-я «пустая» т-РНК освобождается, приходит 3-я т-РНК и т. д. Рибосома перемещается по молекуле м-РНК прерывисто, триплет за триплетом, делая каждый из них доступным для контакта с т-РНК. Сущность трансляции заключается в подборе по принципу комплементарно-

сти антикодона т-РНК к кодону м-РНК. Если антикодон т-РНК соответствует кодону м-РНК, то аминокислота, доставленная такой т-РНК, включается в полипептидную цепь, и рибосома перемещается на следующий триплет (кодон м-РНК). Этот процесс многократно повторяется. Примерно 1–2 мин идет синтез пептида из 200–300 аминокислот.

3. Терминация — окончание синтеза. Как только рибосома дойдет до терминирующего кодона м-РНК, по завершении синтеза происходит распад комплекса, полипептидная цепочка отделяется от матрицы — молекулы м-РНК, освобождается готовый полипептид, который затем подвергается посттрансляционной модификации (это химическая модификация и пространственная конформация белка). Молекула приобретает третичную структуру, свойственную данному белку.

м-РНК может использоваться для синтеза полипептидов многократно так же, как рибосома. Одна рибосома способна синтезировать полную полипептидную цепь. Образование *полирибосом* (одновременно на м-РНК работает несколько рибосом) повышает эффективность использования м-РНК, поскольку на ней одновременно может синтезироваться несколько полипептидных цепей.

2.5.2. Типы питания организмов. Фотосинтез

Живые организмы для поддержания жизнедеятельности нуждаются в источниках энергии. По способу ее получения все организмы делятся на две группы — автотрофы и гетеротрофы (табл. 8). **Автотрофы** — организмы, получающие энергию за счет неорганических соединений (некоторые бактерии и все зеленые растения). **Гетеротрофы** — организмы, не способные синтезировать сложные органические соединения из неорганических, поэтому нуждающиеся в постоянном поступлении из окружающей среды готовых органических веществ (например, животные, грибы, многие бактерии).

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 (зеленые растения), а **хемотрофы** используют энергию, освобождающуюся при окислительно-восстановительных реакциях (различные группы бактерий).

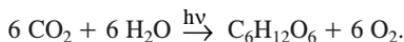
ФОТОСИНТЕЗ — процесс преобразования энергии солнечного света в энергию химических связей органических веществ клетками зеленых растений, водорослей, некоторых бактерий, содержащими в хлоропластах пигмент хлорофилл. В основе фотосинтеза лежит

Классификация организмов по типу питания

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

окислительно-восстановительный процесс, в котором электроны переносятся от донора-восстановителя (вода, водород) к акцептору (углекислый газ, ацетат) с образованием восстановленных соединений (углеводы) и выделением кислорода, если окисляется вода.

Общее уравнение фотосинтеза:



Фотосинтез состоит из двух фаз — световой (1, 2 этап) и темновой (3 этап).

1. **Фотофизический этап** — поглощение кванта света пигментами и образование возбужденных молекул.

2. **Фотохимический этап** — первичные фотохимические реакции, в которых принимают участие возбужденные молекулы пигментов с образованием АТФ, НАДФН и кислорода (в качестве побочного продукта).

3. **Химические темновые реакции**, в которых принимают участие продукты фотохимических реакций (эти реакции могут идти и на свету).

1. В световой фазе фотосинтеза, протекающей в *гранах (тилакоидах)* хлоропластов, кванты света (фотоны) взаимодействуют с молекулами хлорофилла, в результате чего эти молекулы на очень короткое время (10^{-9} с) переходят в более богатое энергией «возбужденное» состояние (рис. 20).

Преобразование энергии света в энергию химических связей осуществляется в специальных структурах — *реакционных цент-*

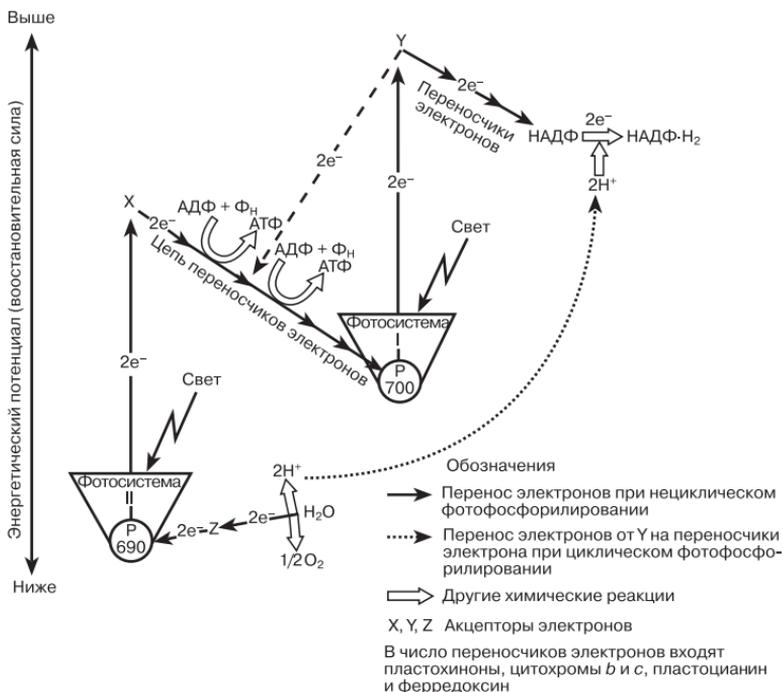


Рис. 20. Схема переноса электронов при фотосинтезе

рах, которые состоят из молекул хлорофилла α , выполняющих функцию фотосенсибилизаторов, пигмента феофитина, связанных с ним доноров и акцепторов электронов и некоторых других соединений. В реакционном центре только 1% хлорофилла непосредственно участвует в преобразовании энергии фотонов, основная его масса и другие пигменты выполняют роль светособирающей антенны. Они поглощают кванты и передают возбуждение на пигментные молекулы реакционного центра. Избыточная энергия части «возбужденных» молекул преобразуется в теплоту или испускается в виде света.

В фотосинтезе участвуют 2 последовательные фотореакции с различными реакционными центрами. При поглощении квантов пигментами фотосистемы II (реакционный центр образован комплексом хлорофилла с белком, поглощающим свет с длиной волны 680 нм) происходит перенос электронов от воды к промежуточному акцептору и через цепь переносчиков электронов к реакционному центру фотосистемы I (образован комплексом хлорофилла

с белком, поглощающим свет с длиной волны 700 нм). Так фотосистема II поставляет электроны для фотосистемы I, которые расходуются в ней на восстановление НАДФ⁺ в НАДФН (табл. 9).

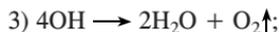
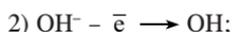
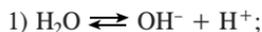
Таблица 9

Сравнительная характеристика работы двух фотосистем при фотосинтезе

Признаки	Работа фотосистем	
	Фотосистемы I, II	Фотосистема I
Участвующие фотосистемы	Фотосистемы I, II	Фотосистема I
Фотофосфорилирование	Нециклическое	Циклическое
Путь электронов	Нециклический	Циклический
Первый донор электронов	Вода	Фотосистема I
Последний акцептор	НАДФ ⁺	Фотосистема I
Продукты реакции	АТФ, НАДФН, кислород	АТФ

Процесс транспорта электронов по электронтранспортной цепи идет с помощью переносчиков (цитохромы, пластохинон, ферредоксин, флавопротеид и др.), включает ряд окислительно-восстановительных реакций и сопровождается синтезом АТФ. Преобразование энергии света в АТФ (синтез АТФ из АДФ и фосфата) называется **фотосинтетическим фосфорилированием**. Это очень эффективный процесс: в хлоропластах образуется в 30 раз больше АТФ, чем в митохондриях тех же растений с участием кислорода. Таким путем накапливается энергия, необходимая для процессов в темновой фазе фотосинтеза.

Важным событием световой фазы фотосинтеза является **фотолиз воды** — разложение воды под влиянием света в хлоропластах.



При этом образуются *электроны*, которые возмещают потери хлорофиллом фотосистемы II и *ионы водорода* (H⁺), идущие на восстановление НАДФ⁺ в НАДФН. Этот же процесс является источником молекулярного кислорода, образующегося при фотосинтезе (в качестве побочного продукта) и выделяющегося в атмосферу. Протоны, образующиеся в результате фотолиза воды, накапливаются в тилакоидном пространстве. Вследствие этого между тилакоидным пространством и наружной стороной мембраны об-

разуется протонный градиент 10 000 : 1, энергия протонного градиента (когда протоны выходят из тилакоидного пространства и проходят через специальные каналы встроенного в мембрану фермента АТФ-синтетазы) используется для синтеза АТФ.

II. В комплексе химических реакций **темновой фазы фотосинтеза**, для течения которой свет не обязателен, ключевое место занимает **связывание CO₂**. В *строме хлоропластов*, куда поступают НАДФН, H⁺, АТФ, образующиеся во время световой фазы, и углекислый газ из атмосферы, протекают циклические ферментативные реакции (цикл Кальвина).

1. *Карбоксилирование* — присоединение одной молекулы углекислого газа к 5-углеродному рибулозо-1,5-дифосфату с помощью фермента рибулозо-1,5-дифосфат-карбоксилазы с образованием неустойчивого шестиуглеродного соединения, распадающегося на 2 молекулы фосfogлицериновой кислоты.

2. *Восстановление* фосfogлицериновой кислоты до альдегида — триозофосфата с использованием НАДФН и АТФ. Из двух образующихся молекул триозофосфата в последующем и образуется конечный продукт фотосинтеза — *глюкоза*. Глюкоза в последующем может полимеризоваться в крахмал и целлюлозу.

3. *Регенерация акцептора для углекислого газа — рибулозодифосфата*. Из оставшихся 3-углеродных молекул триозофосфатов через ряд промежуточных реакций, идущих с перераспределением атомов углерода и расходом энергии АТФ, образуется 5-углеродный рибулозомонофосфат, а затем рибулозодифосфат, который снова включается в цикл.

Наряду с наиболее распространенным циклом Кальвина (восстановительный пентозофосфатный цикл или C₃-путь) для некоторых растений (сахарный тростник, кукуруза) характерен цикл Хэтча-Слэка (C₄-путь) и др.

Общие сведения о фотосинтезе приведены в таблице 10.

Так энергия солнечного света преобразуется в энергию химических связей сложных органических соединений. Значение фотосинтеза в природе велико и заключается в образовании на планете органического вещества и выделении кислорода, необходимого для дыхания и формирования защитного озонового экрана.

2.5.3. Хемосинтез

Хемосинтез — процесс образования некоторыми микроорганизмами органических соединений из неорганических за счет энергии окислительно-восстановительных реакций. Некоторые бактерии, лишённые хлорофилла, тоже способны к синтезу органических

Общие сведения о фотосинтезе

	Световые реакции	Темновые реакции
Локализация в хлоропластах	Тилакоиды	Строма
Реакции	<p>Фотохимические, т. е. требуют света. Световая энергия вызывает перенос электронов от «доноров» электронов к их «акцепторам» либо по нециклическому, либо по циклическому пути. Участвуют две фотосистемы – I и II. В них находятся молекулы хлорофиллов, которые при поглощении энергии света испускают электроны. Вода служит донором электронов для нециклического пути. Перенос электронов приводит к образованию АТФ (фотосинтеза) и НАДФ · Н₂.</p> $2\text{H}_2\text{O} + 2\text{НАДФ} \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Свет}} \text{O}_2 + 2\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$ <p>и, кроме того, АДФ + Ф_н → АТФ (количество варьирует)</p>	<p>Не требуют света. СО₂ фиксируется, когда связывается с 5-углеродным акцептором-рибулозобисфосфатом (РибФ); при этом образуются две молекулы 3-углеродного соединения – фосфоглицериновой кислоты (ФГК), первого продукта фотосинтеза. Происходит целый ряд реакций, в совокупности называемых <i>циклом Кальвина</i>; при этом регенерируется акцептор для СО₂ – РибФ, а ФГК восстанавливается, превращаясь в сахар</p>
Комбинированные уравнения	$2\text{H}_2\text{O} + 2\text{НАДФ} \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Свет}} \text{O}_2 + 2\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2$	$3\text{АТФ} + \text{СО}_2 + \text{H}_2\text{O} \xrightarrow[2\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2]{3\text{АДФ} + \text{Ф}_n} [\text{СН}_2\text{O}] + 2\text{H}_2\text{O} + 2\text{НАДФ}$
Результат процесса	<p>Энергия света превращается в энергию химических связей АТФ и НАДФ · Н₂. Вода расщепляется на водород и кислород. Водород переносится на НАДФ, а кислород служит отходом</p>	<p>СО₂ восстанавливается с образованием таких органических соединений, как углеводы; при этом используются энергия химических связей АТФ и водород НАДФ · Н₂</p>
Суммарное уравнение	$\text{СО}_2 + \text{H}_2\text{O} \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Свет}} [\text{СН}_2\text{O}] + \text{O}_2$	$\text{СО}_2 + \text{H}_2\text{O} \xrightarrow[\text{НАДФ} \cdot \text{H}_2]{3\text{АТФ} + \text{Ф}_n} [\text{СН}_2\text{O}] + 2\text{H}_2\text{O} + 2\text{НАДФ}$

соединений. При этом они используют энергию химических реакций, происходящих в клетках при окислении некоторых *неорганических соединений* (водорода, сероводорода, аммиака, оксида железа (II) и др.) для ассимиляции CO_2 и H_2O и построения из них органических веществ. Энергия, получаемая при окислении, запасается в форме АТФ.

К группе *автотрофов-хемосинтетиков* (хемотрофов) относятся, в частности, нитрифицирующие (азотфиксирующие) бактерии. Одни из них используют энергию окисления аммиака в азотистую кислоту, другие — энергию окисления азотистой кислоты в азотную. Известны хемосинтетики, извлекающие энергию, которая возникает при окислении двухвалентного железа в трехвалентное (их называют *железобактериями*) или при окислении сероводорода до серной кислоты (*серные бактерии*). Также известны водородные бактерии, окисляющие водород до воды, карбоксидобактерии, окисляющие угарный газ до углекислого газа, и др. Фиксируя атмосферный азот, переводя нерастворимые минералы в форму, пригодную для усвоения растениями, хемосинтезирующие бактерии играют важную роль в круговороте веществ в природе и образовании полезных ископаемых.

2.5.4. Этапы энергетического обмена. Клеточное дыхание

Процессом, противоположным биосинтезу, является диссимиляция, или катаболизм, — совокупность реакций расщепления. При расщеплении высокомолекулярных соединений выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Поэтому диссимиляцию называют еще **энергетическим обменом** клетки. Гетеротрофные организмы получают энергию, необходимую для жизнедеятельности с пищей. Химическая энергия питательных веществ заключена в различных ковалентных связях между атомами в молекуле органических соединений. Часть энергии, освобождаемой из питательных веществ, рассеивается в форме теплоты, а часть аккумулируется, т.е. накапливается в богатых энергией макроэргических фосфатных связях АТФ. Именно АТФ обеспечивает энергией все виды клеточных функций: биосинтез, механическую работу, активный перенос веществ через мембраны и т. д. Синтез АТФ осуществляется в митохондриях. **Клеточное дыхание** — ферментативное разложение органических веществ (глюкозы) в клетке до углекислого газа и воды в присутствии свободного кислорода, сопряженное с запасанием выделяющейся при этом энергии.

Энергетический обмен делят на три этапа, каждый из которых осуществляется при участии специальных ферментов в определенных участках клеток.

1. **Первый этап — подготовительный.** У человека и животных в процессе пищеварения крупные молекулы пищи, включающие олиго-, полисахариды, липиды, белки, нуклеиновые кислоты, распадаются на более мелкие молекулы — глюкозу, глицерин, жирные кислоты, аминокислоты, нуклеотиды. На этом этапе выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде теплоты. Эти молекулы всасываются в кишечнике в кровь и доставляются в различные органы и ткани, где могут служить как строительным материалом для синтеза новых веществ, необходимых организму, так и для обеспечения организма энергией.

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

Гликолиз — один из центральных путей катаболизма глюкозы, когда расщепление углевода с образованием АТФ происходит в бескислородных условиях. У аэробных организмов (растения, животные) это одна из стадий клеточного дыхания, у микроорганизмов — брожение — основной способ получения энергии. Ферменты гликолиза локализованы в цитоплазме. Процесс протекает в 2 этапа при отсутствии кислорода.

1) *Подготовительный этап* — происходит активирование молекул глюкозы в результате присоединения фосфатных групп, идущее с затратой АТФ, с образованием двух 3-углеродных молекул глицеральдегидфосфата.

2) *Окислительно-восстановительный этап* — идут ферментативные реакции **субстратного фосфорилирования**, когда происходит извлечение энергии в виде АТФ непосредственно в момент окисления субстрата. Так, молекула глюкозы подвергается дальнейшему ступенчатому расщеплению и окислению до двух 3-углеродных молекул пировиноградной кислоты. В суммарном виде процесс гликолиза выглядит так:



На этапе окисления глюкозы отщепляющиеся протоны и электроны запасаются в форме НАДН. У *животных* в мышцах в результате анаэробного дыхания молекула глюкозы распадается на две молекулы пировиноградной кислоты, которые затем восстанавливаются в молочную кислоту с использованием восстановленного НАДН.

У растений и дрожжевых грибов молекула глюкозы без участия кислорода превращается в этиловый спирт и диоксид углерода (спиртовое брожение) (рис. 21):

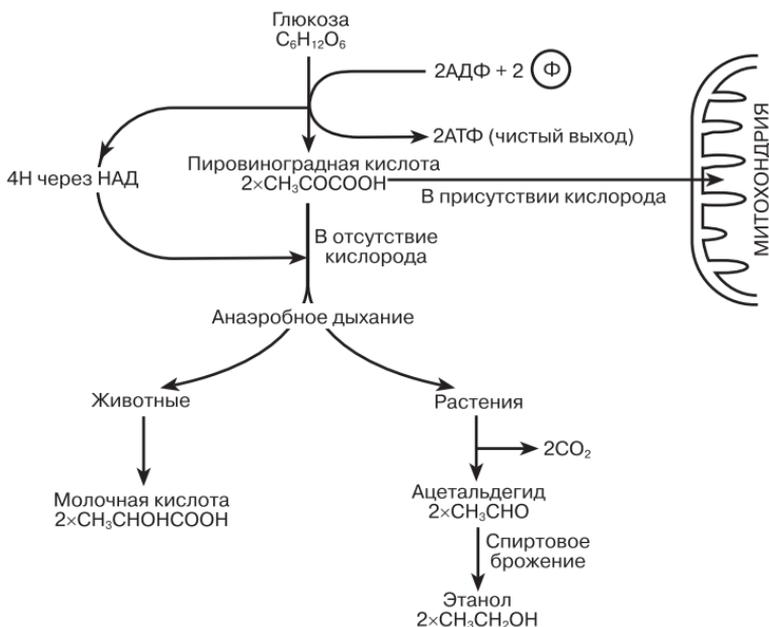
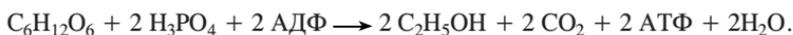


Рис. 21. Пути анаэробного дыхания у организмов

У микроорганизмов расщепление глюкозы — гликолиз — может завершаться образованием ацетона, уксусной кислоты и др.

Во всех случаях распад одной молекулы глюкозы сопровождается образованием 4-х молекул АТФ. При этом в реакциях расщепления глюкозы затрачиваются 2 молекулы АТФ. Таким образом, в ходе бескислородного расщепления глюкозы образуются 2 молекулы АТФ. В целом энергетическая эффективность гликолиза невелика, так как 40% энергии сохраняется в виде химической связи в молекуле АТФ, а остальная энергия рассеивается в виде теплоты.

3. Третий этап — стадия кислородного расщепления, или аэробного дыхания. Аэробное дыхание осуществляется в митохондриях клетки при доступе кислорода. Процесс клеточного дыхания также состоит из 3-х этапов.

1) *Окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты*, образующейся на предыдущем этапе из глюкозы и поступающей в матрикс митохондрий. При участии сложного ферментного комплекса отщепляется молекула углекислого газа и образуется соединение ацетил-коэнзим А, а также НАДН.

2) *Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса)*. Этот этап включает большое число ферментативных реакций. Внутри матрикса митохондрий ацетил-коэнзим А (который может образовываться из различных веществ) расщепляется с высвобождением еще одной молекулы углекислого газа, а также образованием АТФ, НАДН и ФАДН. Углекислый газ поступает в кровь и удаляется из организма через органы дыхания. Энергия, запасенная в молекулах НАДН и ФАДН, используется для синтеза АТФ на следующем этапе клеточного дыхания.

3) *Окислительное фосфорилирование* — многоступенчатый перенос электронов от восстановленных форм НАДН и ФАДН по цепи транспорта электронов, встроенной во внутреннюю мембрану митохондрий, на конечный акцептор кислород, сопряженный с синтезом АТФ. В состав цепи транспорта электронов входит ряд компонентов: убихинон (коэнзим Q), цитохромы b, c, a, выступающие переносчиками электронов. В результате функционирования электрон-транспортной цепи атомы водорода от НАДН и ФАДН разделяются на протоны и электроны. Электроны постепенно переносятся на кислород (так образуется вода), а протоны перекачиваются в межмембранное пространство митохондрий, используя энергию потока электронов. Затем протоны возвращаются в матрикс митохондрий, проходя через специальные каналы в составе встроенного в мембрану фермента АТФ-синтетазы. При этом образуется АТФ из АДФ и фосфата. В цепи транспорта электронов есть 3 участка сопряжения окисления и фосфорилирования, т.е. мест образования АТФ (рис. 22). Механизм образования энергии в виде АТФ в митохондриях объясняется хемиосмотической теорией П. Митчелла.

Согласно этой гипотезе реакции, сопровождающиеся расходом или образованием протонов, протекают на внутренней митохондриальной мембране таким образом, что протоны переносятся с внутренней стороны мембраны на внешнюю, т.е. перенос электронов сопровождается возникновением трансмембранного градиента концентрации протонов (совершением осмотической работы). Этот градиент, создающий разность химических и электрических потенциалов, и является источником энергии для фосфорилирования АДФ.

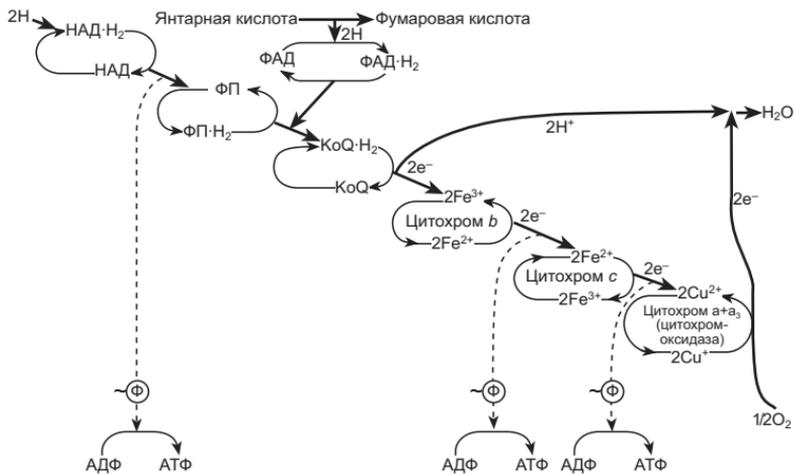


Рис. 22. Схема переноса электронов в дыхательной цепи митохондрий

Кислородное дыхание сопровождается выделением большого количества энергии и ее аккумуляцией в молекулах АТФ. Суммарное уравнение аэробного дыхания выглядит так:



Таким образом, при полном окислении одной молекулы глюкозы до конечных продуктов — H_2O и CO_2 — при доступе кислорода образуются 38 молекул АТФ. Следовательно, основную роль в обеспечении клетки энергией играет аэробное дыхание.

Можно привести некоторые черты сходства и различий между фотосинтезом и аэробным дыханием, свидетельствующие о единстве происхождения органического мира (табл. 11).

Сходства между фотосинтезом и аэробным дыханием:

1. Необходим механизм обмена углекислого газа и кислорода.
2. Необходимы специальные органеллы (хлоропласты, митохондрии).
3. Необходима цепь транспорта электронов, встроенная в мембраны.
4. Происходит преобразование энергии (синтез АТФ в результате фосфорилирования).
5. Происходят циклические реакции (цикл Кальвина, цикл Кребса).

Различия между фотосинтезом и аэробным дыханием

Фотосинтез	Аэробное дыхание
Анаболический процесс, в результате которого из простых неорганических соединений синтезируются молекулы углеводов	Процесс диссимиляции, в результате которого молекулы углеводов расщепляются до простых неорганических соединений
Энергия АТФ накапливается и запасается в углеводах	Энергия запасается в виде АТФ
Кислород выделяется	Кислород расходуется
Углекислый газ и вода потребляются	Углекислый газ и вода выделяются
Происходит увеличение органической массы	Происходит уменьшение органической массы
У эукариот процесс протекает в хлоропластах	У эукариот процесс протекает в митохондриях
Происходит только в клетках, содержащих хлорофилл, на свету	Происходит во всех клетках в течение жизни непрерывно

2.6. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ. МИТОЗ

За воспроизведение в поколениях организмов наследственных свойств ответственны 3 процесса:

1) **Митоз** — простое деление обычных соматических клеток, перед которым количество хромосом в клетках удваивается путем самовоспроизведения с последующим равномерным распределением генетической информации родительской клетки между двумя дочерними клетками.

2) **Мейоз** — размножение половых клеток, характеризующееся обменом генетической информацией; происходит образование гаплоидных гамет из диплоидных клеток.

3) **Оплодотворение и рост** — процесс слияния яйцеклетки и сперматозоида, при котором восстанавливается двойной набор хромосом.

Жизненный цикл клетки — промежуток времени от момента возникновения клетки до ее гибели или до последующего деления. В это время клетка растет, специализируется и выполняет функции в составе тканей и органов многоклеточного организма. В некоторых тканях (костный мозг, эпителий кишечника и др.), где клетки непрерывно делятся, жизненный цикл клетки фактически совпадает с митотическим циклом.

Деление клеток — биологический процесс, лежащий в основе размножения и индивидуального развития всех живых организмов. Существуют два способа деления клеток: *митоз*, или непрямое деление, и *амитоз*, или прямое деление, при котором ядро без видимых изменений делится на две части. В природе наиболее широко распространен митоз.

Митотический цикл — совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов в период подготовки клетки к делению, а также на протяжении самого деления (митоза). Этот цикл состоит из трех главных стадий (табл. 12, рис. 23).

1. **Интерфаза** — период интенсивного синтеза и роста. В клетке синтезируется много веществ, необходимых для ее роста и осуществления всех свойственных ей функций. Во время интерфазы происходит репликация ДНК.

2. **Митоз (кариокинез)** — процесс деления ядра, при котором хроматиды отделяются одна от другой и перераспределяются в виде хромосом между дочерними клетками.

3. **Цитокинез** — процесс разделения цитоплазмы между двумя дочерними клетками.

Продолжительность клеточного цикла зависит от типа клетки и внешних факторов, таких как температура, питательные вещества и кислород. Бактериальные клетки могут делиться каждые 20 мин, клетки кишечного эпителия — каждые 8–10 ч, клетки в кончике корня лука — каждые 20 ч, а многие клетки нервной системы не делятся никогда.

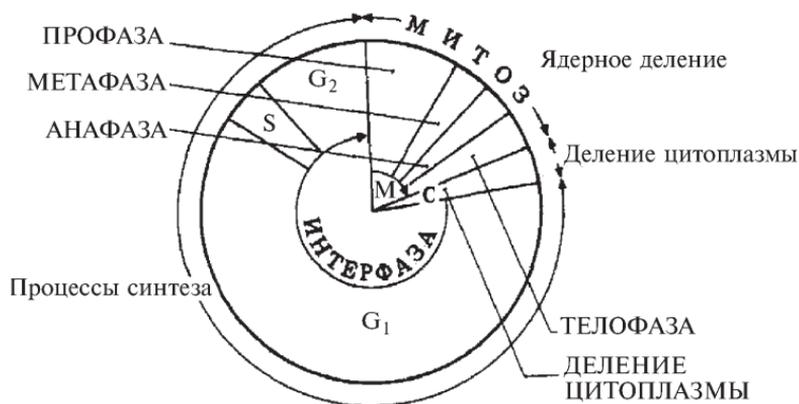


Рис. 23. Клеточный цикл

Клеточный цикл

Фаза	События, происходящие в клетке
G ₁	Интенсивные процессы биосинтеза. Образование митохондрий, хлоропластов (у растений), эндоплазматического ретикулула, лизосом, аппарата Гольджи, вакуолей и пузырьков. Ядрышко продуцирует р-, м- и т-РНК; образуются рибосомы: клетка синтезирует структурные и функциональные белки. Интенсивный клеточный метаболизм, контролируемый ферментами. Рост клетки. Образование веществ, подавляющих или стимулирующих начало следующей фазы
S	Репликация ДНК. Синтез белковых молекул, называемых <i>гистонами</i> , с которыми связывается каждая нить ДНК. Каждая хромосома превращается в две хроматиды
G ₂	Интенсивные процессы биосинтеза. Деление митохондрий и хлоропластов. Увеличение энергетических запасов. Репликация центриолей (в тех клетках, где они имеются) и начало образования веретена деления
M	Деление ядра, состоящее из четырех стадий
C	Равномерное распределение органелл и цитоплазмы между дочерними клетками

1. **ИНТЕРФАЗА** — период жизни клетки между двумя митозами. Она в десятки раз продолжительнее митоза. В ней совершается ряд очень важных процессов, предшествующих делению клетки: синтезируются молекулы АТФ и белков, удваивается каждая хромосома, образуя две сестринские хроматиды, скрепленные общей центромерой, увеличивается число основных органоидов цитоплазмы. Интерфаза включает следующие этапы.

Пресинтетический период (G₁) — период подготовки к синтезу ДНК после завершения митоза. Происходит образование РНК, белков, ферментов синтеза ДНК, увеличивается количество органоидов. Содержание хромосом (n) и ДНК (c) равно 2n2c.

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

Постсинтетический период (G₂) — время от окончания синтеза ДНК до начала митоза. Завершается подготовка клетки к митозу, удваиваются центриоли, синтезируются белки, завершается рост клетки.

2. **МИТОЗ (М)** состоит из четырех последовательных фаз (табл. 13, рис. 24).

В **профазе** ядро увеличивается в объеме, в нем спирализуются и вследствие этого утолщаются хромосомы, состоящие из двух сестринских хроматид, удерживаемых вместе центромерой. К концу профазы ядерная мембрана и ядрышки исчезают и хромосомы распределяются по всей клетке. В цитоплазме к концу профазы центриоли отходят к полюсам и вместе со специфическими белками образуют веретено деления.

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

В **анафазе** центромеры делятся, сестринские хроматиды отделяются друг от друга и за счет сокращения нитей веретена отходят к противоположным полюсам клетки. Содержание хромосом и ДНК в клетке становится равным $4n4c$ (по $2n2c$ — у каждого полюса).

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

3. **ЦИТОКИНЕЗ (С)**. В животных клетках цитоплазма перешнуровывается, т.е. делится поперечной перетяжкой на две клетки. В растительных клетках в центре материнской клетки образуется перегородка — цитоплазматическая мембрана, состоящая из пектиновых веществ. Распространяясь к периферии, она разделяет

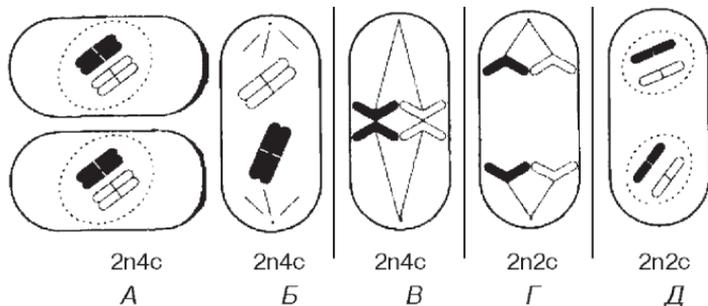


Рис. 24. Фазы митоза:

А — интерфаза; Б — профазы; В — метафаза; Г — анафаза; Д — телофаза

Сравнительная характеристика митоза и мейоза

Фаза	Митоз	Мейоз	
		1-е деление	2-е деление
Интерфаза	Набор хромосом 2n, идет синтез белков, АТФ и др. органических веществ. Удваиваются хромосомы, каждая состоит из двух сестринских хроматид, соседних общей центромерой	Набор хромосом 2n, те же процессы, но более продолжительны	Набор хромосом 1n – гаплоидный. Синтез органических веществ отсутствует
Профаза	Спирализация хромосом, исчезновение ядерной оболочки, ядрышка, образование веретена деления, хромомеры не видны, гомологичные хромосомы обособлены, хиазм нет, кроссинговера нет	Более длительна, вначале те же процессы, затем хромомеры видны, конъюгация гомологичных хромосом, образование хиазм, возможен кроссинговер	Короткая стадия, те же процессы, что в митозе, но при наборе хромосом 1n
Метафаза	Дальнейшая спирализация хромосом, расположение центромер по экватору	Аналогично митозу	Аналогично митозу, но при наборе хромосом 1n
Анафаза	Деление центромер, расхождение к полюсам идентичных сестринских хроматид, каждая из которых становится новой хромосомой	Центромеры не делятся, к полюсам отходит одна из гомологичных хромосом, состоящая из двух хроматид, соединенных общей центромерой	Аналогично митозу, но при наборе хромосом 1n
Телофаза	Деление цитоплазмы, образование двух дочерних клеток, каждая с диплоидным набором хромосом (подобно родительской клетке). Исчезновение веретена деления, формирование ядрышек	Недлительна. Гомологичные хромосомы попадают в разные клетки с гаплоидным набором хромосом, цитоплазма делится не всегда	Деление цитоплазмы, образование четырех клеток с гаплоидным набором хромосом (дочерние клетки соматотипа по 1 из каждой пары гомологичных хромосом)

клетку пополам. Вокруг цитоплазматической мембраны каждой новой растительной клетки формируется целлюлозная клеточная оболочка.

Таким образом, из одной исходной клетки образуются две новые, идентичные родительской, с диплоидным набором хромосом.

Биологическое значение митоза:

1) *Генетическая стабильность* — точное распределение генетического материала между дочерними клетками. В результате митоза получают два ядра, содержащие столько же хромосом, сколько их было в родительском ядре. Эти хромосомы происходят от родительских хромосом путем точной репликации ДНК, поэтому их гены содержат совершенно одинаковую наследственную информацию.

2) Митоз обеспечивает *постоянство строения и правильность функционирования органов* и тканей многоклеточного организма.

3) *Рост*. В результате митозов число клеток в организме увеличивается (процесс гиперплазии), что представляет собой один из главных механизмов роста.

4) Митоз является основой *эмбрионального развития*.

5) Митоз обеспечивает *регенерацию* утраченных частей (например, ног у ракообразных), *восстановление органов и тканей после повреждения* и *замещение клеток*, происходящее у всех многоклеточных организмов.

6) Митоз лежит в основе *бесполого размножения*. Многие виды животных и растений размножаются бесполом путем при помощи одного лишь митотического деления клеток (вегетативное размножение).

2.7. РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК. МЕЙОЗ

Гаметы — высокодифференцированные гаплоидные половые клетки, предназначенные для полового размножения. В отличие от большинства соматических клеток гаметы имеют одинарный набор хромосом, не способны делиться, характеризуются измененным ядерно-плазменным соотношением. Различают мужские половые клетки — спермии или сперматозоиды (если они подвижны) и женские — яйцеклетки.

Сперматозоиды значительно меньше яйцеклеток, не имеют запаса питательных веществ, они подвижны, имеют форму длинной нити, состоящей из головки, шейки и хвостика. Головка несколько расширена, в ней расположено ядро, передний конец ее

заострен, здесь расположен аппарат Гольджи со специальными ферментами, разрушающими оболочку яйцеклетки. Верхняя часть головки — акросома — образование, играющее важную роль при оплодотворении. Основная масса цитоплазмы и органоидов смещена в среднюю часть. В шейке (перехвате) находятся центриоли, многочисленные митохондрии, а хвостик по строению напоминает жгутик и является органоидом движения.

Яйцеклетки у животных неподвижны, имеют округлую форму, крупнее сперматозоидов, покрыты двумя оболочками — желточной (производное цитоплазмы) и белковой; в цитоплазме содержатся запасные питательные вещества, необходимые для развития зародыша. Размеры яйцеклеток различны у разных видов животных: от нескольких микрометров (у млекопитающих) до нескольких сантиметров (у птиц). В цитоплазме яйцеклеток животных имеется кортикальный слой, образованный кортикальными гранулами, прилегающий к оболочке. Он предназначен для регуляции оплодотворения яйцеклетки и взаимодействия с окружающей средой. В зависимости от количества и характера распределения желтка в цитоплазме различают несколько типов яйцеклеток:

1. *Алецитальные* — желтка содержат мало, он распределен в цитоплазме неравномерно (млекопитающие, плоские черви).

2. *Гомолецитальные* — желтка содержится много, он распределен в цитоплазме равномерно (иглокожие).

3. *Телолецитальные* — желтка много, он сосредоточен у вегетативного полюса клетки, а ядро и цитоплазма с органоидами расположены у анимального полюса (рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы).

4. *Центролецитальные* — желток сконцентрирован в центре клетки, вокруг ядра (насекомые).

Характер дробления зиготы, образующейся в результате оплодотворения яйцеклетки, у разных животных также определяется количеством и особенностями распределения желтка в яйцеклетке.

Гаметогенез — процесс образования и развития половых клеток. Соответственно различают сперматогенез — процесс образования сперматозоидов и оогенез — процесс образования яйцеклеток. Развиваются половые клетки в половых железах или специализированных клетках. У животных это семенники (сперматогенез) и яичники (оогенез). В них различают 3 зоны, где последовательно протекает гаметогенез и заканчивается созреванием гаплоидных гамет (рис. 25).

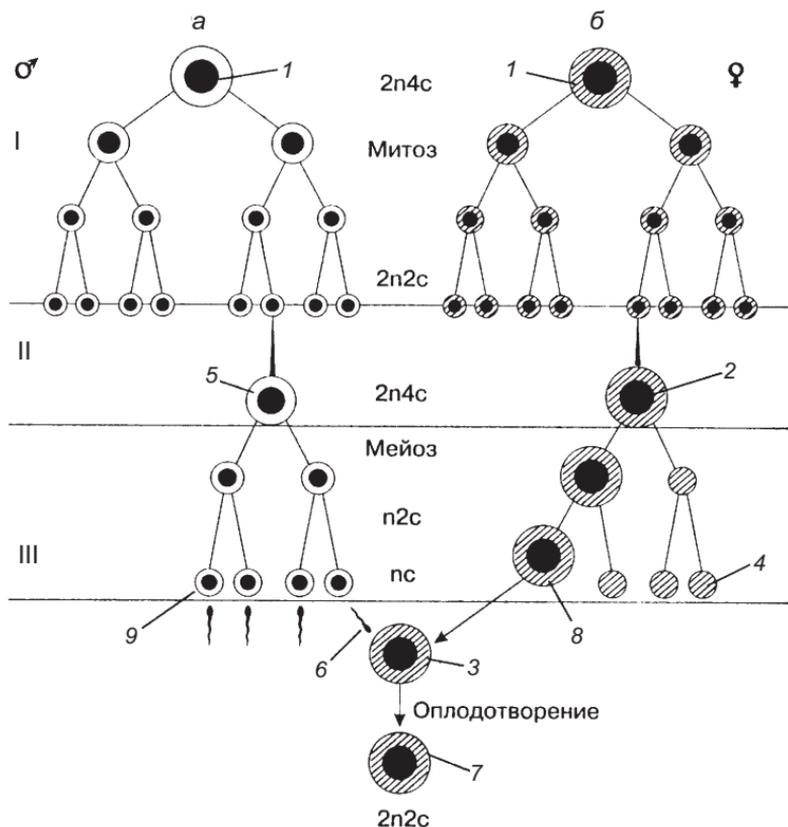


Рис. 25. Сперматогенез (а) и оогенез (б):

I — зона размножения; *II* — зона роста; *III* — зона созревания;
 1 — первичные половые клетки; 2 — ооцит; 3 — яйцеклетка; 4 — направительные тельца; 5 — сперматоцит; 6 — сперматозоид; 7 — зигота; 8 — оотида; 9 — сперматида

1-я стадия — период размножения. В зоне размножения первичные половые клетки с диплоидным (!) набором хромосом многократно делятся путем *митоза*, что способствует увеличению их количества.

2-я стадия — период роста. В зоне роста *деления клеток не происходит*, исходные клетки усиленно растут, запасают питательные вещества, особенно при образовании *яйцеклеток*; размеры незрелых мужских гамет увеличиваются незначительно; здесь

протекает интерфаза перед мейотическим делением; клетки имеют диплоидный набор хромосом.

3-я стадия — период созревания. В зоне созревания происходят два своеобразных деления — **мейоз** — в результате которых в семенниках образуются четыре равные по размеру гаплоидные клетки, каждая из которых превращается в сперматозоид, а в яичниках образуются также четыре гаплоидные клетки, из которых только одна (крупная) превращается в яйцеклетку, а три мелкие (направительные тельца) гибнут; здесь окончательно формируются и созревают гаметы.

4-я стадия формирования гамет. Клетки приобретают характерные определенные размеры и формы, соответствующие их специфическим функциям. В процессе формирования *сперматозоида* ядро обезвоживается и уменьшается в размерах, митохондрии концентрируются вокруг возникающего жгутика. Все процессы направлены на реализацию функции сперматозоида — доставку в яйцеклетку генетической информации. *Женские гаметы*, функция которых заключается в обеспечении всем необходимым развивающегося зародыша, в процессе созревания покрываются оболочками и становятся готовыми к оплодотворению сразу же после мейоза.

Особенности сперматогенеза. В зоне размножения в сперматогенной ткани в результате митоза образуются многочисленные диплоидные клетки — сперматогонии. В зоне роста сперматогонии незначительно увеличиваются, и из каждой клетки развивается сперматоцит I порядка, готовый к редукционному делению. В зоне созревания в процессе первого деления мейоза образуются 2 сперматоцита II порядка, а затем во втором делении мейоза — 4 гаплоидные гаметы — сперматиды. Все 4 клетки, одинаковые по величине, созревают и образуют 4 сперматозоида.

Особенности оогенеза. В отличие от образования сперматозоидов, которое происходит только после достижения половой зрелости (у позвоночных животных), процесс образования яйцеклеток начинается еще у зародыша.

Период размножения клеток полностью осуществляется на зародышевой стадии развития и заканчивается к моменту рождения (у человека и млекопитающих). В зоне размножения в оогенной ткани в результате митоза образуются многочисленные диплоидные клетки — оогонии. В зоне роста каждая оогония начинает усиленно расти, накапливать питательные вещества в виде зерен желтка. Оогония превращается в ооцит I порядка. Процесс роста ооцита значительно продолжительнее, чем сперматоцита. В зоне со-

зревания ооцит I порядка делится мейозом неравномерно. После первого деления мейоза образуются 1 крупная клетка — ооцит II порядка, куда переходят все питательные вещества, и 1 мелкая клетка, содержащая только ядро — первичное направительное тельце. После второго деления мейоза из ооцита II порядка опять образуются 1 крупная гаплоидная клетка — яйцеклетка с запасом питательных веществ, и 3 мелкие гаплоидные клетки — направительные тельца, которые служат только для равномерного распределения хромосом в мейозе и затем погибают.

Следует отметить, что на самом деле, второе деление мейоза осуществляется до стадии метафазы 2 и продолжается только после того, как ооцит II порядка вступит во взаимодействие со сперматозоидом и произойдет оплодотворение. Таким образом, из яичника выходит не яйцеклетка, а ооцит II порядка. Только после оплодотворения он делится, в результате чего образуются яйцеклетка (яйцо) и второе полярное тельце.

МЕЙОЗ — особое деление в зоне созревания половых клеток, сопровождающееся уменьшением числа хромосом вдвое (редукционное деление). Этот процесс приводит к образованию гаплоидного набора хромосом в половых клетках, тогда как все остальные соматические клетки организма животного (в том числе и предшественники половых клеток) имеют диплоидный набор хромосом.

Мейоз состоит из двух специфических, последовательно идущих делений, имеющих те же фазы, что и митоз. Однако, как показано в табл. 13, 14, продолжительность отдельных фаз и происходящие в них процессы значительно отличаются от митоза. *Первое деление мейоза — редукционное* — сопровождается уменьшением числа хромосом вдвое, *второе деление мейоза — эквационное*, с сохранением клетками гаплоидного набора хромосом.

Интерфаза 1. Предшествует мейозу, происходят те же события, что и перед митозом, а главное, репликация ДНК и удвоение хромосом. Каждая хромосома перед началом деления состоит из 2-х молекул ДНК = 2-х сестринских хроматид. В это время клетка имеет диплоидный набор хромосом. Таким образом, содержание хромосом и ДНК равно $2n4c$.

Профаза 1. Эта фаза значительно длиннее, чем в митозе, представляет собой сложный процесс из 5 стадий:

1. **Лептотена (стадия тонких нитей)** — начальная стадия, характеризуется переходом хромосом в конденсированную форму *тонких длинных нитей*, прикрепленных к ядерной мембране. Хрома-

Различия между стадиями митоза и мейоза

Стадия	Митоз	Мейоз
Профаза	Хромомеры не видны	Хромомеры видны
	Гомологичные хромосомы обособлены	Гомологичные хромосомы конъюгируют
	Хиазмы не образуются	Хиазмы образуются
	Кроссинговер не происходит	Кроссинговер может иметь место
Метафаза	Пары хроматид располагаются на экваторе веретена	Пары хроматид располагаются на экваторе веретена только во 2-м делении мейоза
	Центромеры выстраиваются в одной плоскости на экваторе веретена	Центромеры в 1 делении мейоза располагаются над и под экватором на одинаковых расстояниях от него
	Центромеры делятся	Центромеры делятся только во 2-м делении мейоза
Анафаза	Хроматиды расходятся	Хроматиды расходятся во 2-м делении мейоза, в 1-м делении расходятся целые хромосомы
	Расходящиеся хроматиды идентичны	Расходящиеся хромосомы могут оказываться неидентичными в результате кроссинговера
Телофаза	Число хромосом в дочерних клетках то же, что и в родительских	Число хромосом в дочерних клетках вдвое меньше, чем в родительских
	Дочерние клетки содержат обе гомологичные хромосомы (у диплоидов)	Дочерние клетки содержат только по одной из каждой пары гомологичных хромосом
Тип делящихся клеток	В гаплоидных, диплоидных и полиплоидных клетках	Только в диплоидных и полиплоидных клетках
	При образовании соматических клеток и некоторых спор, гамет у растений с чередованием поколений	При гамето- или спорогенезе

тиды в составе хромосом тесно сближены и не различимы в световой микроскоп.

2. Зиготена (стадия сливающихся нитей). Гомологичные хромосомы, представленные двумя хроматидами, сближаются и прижимаются друг к другу вдоль. Происходит **конъюгация** — соединение (слипание) гомологичных хромосом. В основе этого процесса лежит специфическое сродство участков молекул ДНК. Формируется синаптонемальный комплекс (для прохождения кроссинговера).

3. Пахитена (стадия толстых нитей). Конъюгация завершена. Сестринские хроматиды в каждой хромосоме становятся хорошо различимыми. Две проконъюгировавшие гомологичные хромосомы образуют **бивалент**, а совокупность хроматид бивалента — **тетраду** (так как их 4). Позже наблюдается формирование рекомбинационных узелков — структур, обеспечивающих обмен участками гомологичных хромосом. Происходит **кроссинговер** — обмен участками гомологичных хромосом.

4. Диplotена (стадия двойных нитей). Гомологичные хромосомы, состоящие из хроматид и составляющие бивалент, начинают отталкиваться, разъединяться, оставаясь при этом связанными в местах образования рекомбинационных узелков, где наблюдаются X-образные соединения — **хиазмы** (перекресты). В хиазмах обычно осуществляется **кроссинговер**. Таким образом, кроссинговер обеспечивает обмен генами хромосом, что является важнейшим механизмом наследственной изменчивости.

5. Диакинез — стадия обособления двойных нитей. Хромосомы вновь конденсируются, отделяются от ядерной мембраны, располагаясь по периферии ядра клетки. При этом четко различимы все 4 хроматиды бивалента. Каждая пара сестринских хроматид связана центромерой, а пара гомологичных хромосом — посредством хиазм, возникающих между двумя несестринскими хроматидами.

Далее ядерная мембрана постепенно исчезает, центриоли расходятся к полюсам клетки, образуется веретено деления.

Метафаза 1. Гомологичные хромосомы в виде бивалентов располагаются в экваториальной зоне клетки. Центромеры хромосом соединяются с нитями веретена деления.

Анафаза 1. Гомологичные хромосомы расходятся к полюсам клетки (в отличие от митоза, где к полюсам расходятся сестринские хроматиды). Так происходит **редукция числа хромосом**, т.е. уменьшение их вдвое. У каждого полюса клетки оказывается только одна хромосома из пары (хромосомный набор $n2c$).

Телофаза 1. Делится остальное содержимое клетки, образуется перетяжка и возникают 2 клетки с гаплоидным набором хромо-

сом. Однако каждая хромосома состоит из двух молекул ДНК = = 2-х хроматид. В телофазе на некоторое время может образовываться ядерная оболочка (рис. 26).

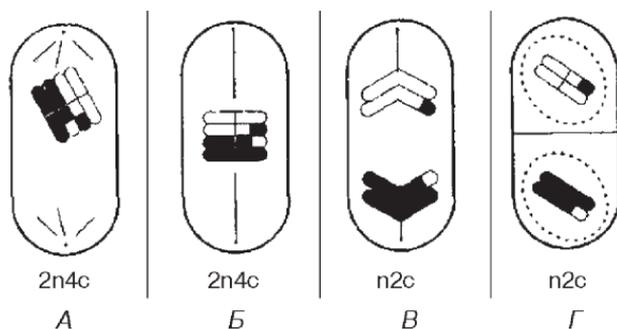


Рис. 26. Фазы 1-го деления мейоза

А — профазы 1, Б — метафазы 1, В — анафазы 1, Г — телофазы 1

Кариокинез происходит всегда, а цитокинез может отсутствовать.

Интерфаза 2. Перед вторым делением мейоза интерфаза очень короткая или отсутствует, синтеза ДНК не происходит (S-фаза отсутствует). Обе клетки одновременно вступают в мейоз 2, протекающий в обеих клетках синхронно и полностью идентично митозу.

Профаза 2 значительно короче профазы 1. Ядерная мембрана исчезает, образуется веретено деления. Хромосомы спирализуются и утолщаются.

Метафаза 2. Хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости клетки. Нити веретена деления соединены с центромерами.

Анафаза 2. К полюсам клетки расходятся сестринские хроматиды (хромосомы дочерних клеток). У каждого полюса образуется гаплоидный набор хромосом, где каждая хромосома состоит из 1-й молекулы ДНК.

Телофаза 2. Образуются 4 клетки с гаплоидным набором хромосом в каждой. Образующиеся гаметы генетически уникальны, так как несут неповторимый набор генов (рис. 27).

Главные черты сходства между митозом и мейозом касаются механизмов, с помощью которых хромосомы и другие клеточные органеллы реплицируются и перемещаются в клетке перед ее делением и во время самого деления. Механизмы цитокинеза при митозе и мейозе тоже сходны.

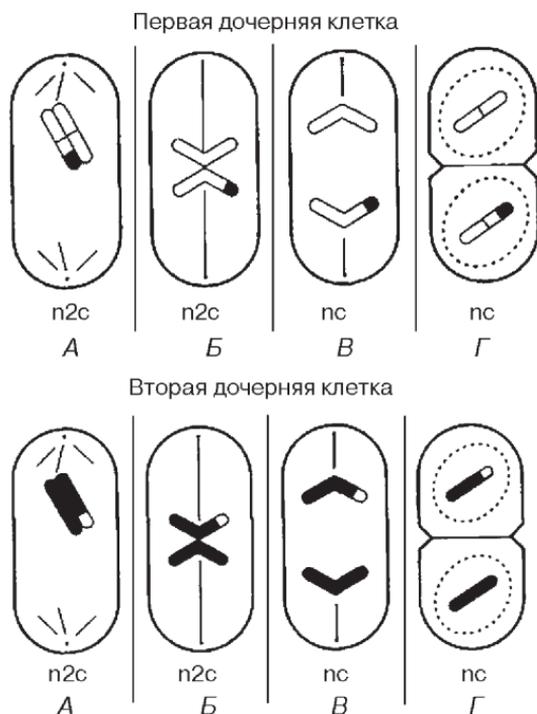


Рис. 27. Фазы 2-го деления мейоза в двух образовавшихся в ходе мейоза 1 дочерних клетках

А — профаза 2, *Б* — метафаза 2, *В* — анафаза 2, *Г* — телофаза 2

Главные черты отличия между митозом и мейозом представлены в табл. 13, 14.

Биологическое значение мейоза:

1) *Половое размножение.* У организмов, размножающихся половым путем, в результате мейоза образуются четыре дочерние клетки, каждая из которых содержит половинное число хромосом по сравнению с родительской клеткой. При оплодотворении ядра двух половых клеток (гамет) сливаются, образуя зиготу, и диплоидный набор хромосом восстанавливается.

2) *Генетическая изменчивость.* Мейоз создает возможности для возникновения в гаметах новых генных комбинаций, обеспечения генетической комбинативной изменчивости.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте клетку как структурно-функциональную единицу, единую систему жизнедеятельности, роста, развития.
2. Сформулируйте основные положения клеточной теории. Перечислите основные этапы истории развития биологии клетки.
3. Охарактеризуйте химический состав клетки. Укажите классы и роль основных неорганических и органических веществ.
4. Назовите структуру и функции воды в клетке и организме.
5. Назовите структуру и функции минеральных солей в клетке и организме.
6. Охарактеризуйте структуру и функции углеводов в клетке и организме.
7. Охарактеризуйте структуру и функции липидов в клетке и организме.
8. Охарактеризуйте структуру и функции белков в клетке и организме.
9. Охарактеризуйте структуру и функции нуклеиновых кислот в клетке и организме.
10. Укажите структурную организацию и роль АТФ в клеточном метаболизме.
11. Дайте сравнительную характеристику строения животных и растительных клеток.
12. Опишите строение и функции цитоплазматической мембраны клетки.
13. Опишите строение и роль цитоплазмы и органоидов в жизнедеятельности клетки.
14. Охарактеризуйте строение и функции мембранных органоидов клетки.
15. Охарактеризуйте строение и функции немембранных органоидов клетки (рибосом, клеточного центра).
16. Перечислите и охарактеризуйте структуры, свойственные растительным клеткам. Назовите их строение и функции.
17. Укажите строение и функции ядра.
18. Опишите строение и роль хромосом, генов.
19. Сделайте сравнительную характеристику прокариотических и эукариотических клеток. Назовите особенности строения прокариот.

20. Назовите сходства и различия строения и функций соматических и половых клеток.
21. Охарактеризуйте понятие метаболизма: пластического и энергетического обмена. Приведите примеры метаболических реакций в клетке.
22. Охарактеризуйте процессы матричного синтеза и их роль в клетке.
23. Опишите последовательность стадий биосинтеза белка. Укажите понятие, свойства и роль генетического кода.
24. Укажите классификацию организмов по типам питания. Приведите примеры автотрофных и гетеротрофных организмов. Назовите сходства и различия протекания у них метаболических процессов.
25. Охарактеризуйте последовательность стадий процесса фотосинтеза и его глобальную роль в природе.
26. Охарактеризуйте процесс хемосинтеза. Назовите его сходства и различия с другими метаболическими процессами. Приведите примеры организмов-хемосинтетиков и укажите их роль в природе.
27. Перечислите и охарактеризуйте этапы энергетического обмена.
28. Опишите последовательность стадий клеточного дыхания и укажите роль этого процесса. Раскройте механизм образования энергии в форме АТФ в клетке.
29. Охарактеризуйте понятие и последовательность стадий жизненного цикла клетки.
30. Опишите события, происходящие в клетке во время митоза. Укажите биологическую роль митоза.
31. Охарактеризуйте стадии развития половых клеток.
32. Опишите строение и роль гамет. Сделайте сравнительную характеристику строения и функций сперматозоидов и яйцеклеток.
33. Назовите черты сходства и различия мейоза и митоза. Опишите события, происходящие в клетке во время мейоза. Укажите биологическую роль мейоза.

ОРГАНИЗМ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

3.1. МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЗМОВ. ОРГАНИЗМ КАК ЦЕЛОСТНАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Жизнь на Земле чрезвычайно многообразна. Биоразнообразие представлено **одноклеточными** и **многоклеточными** организмами. Особое место занимают **неклеточные формы жизни** — вирусы и фаги.

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

Клеточные формы представлены **прокариотическими** (бактерии и сине-зеленые водоросли) и **эукариотическими организмами** (багрянки, водоросли, грибы, лишайники, высшие растения, простейшие и многоклеточные животные). Различные организмы характеризуются особенностями строения и жизнедеятельности. Так, по типам питания, различают автотрофные и гетеротрофные организмы, среди последних выделяют группы организмов сапротрофов, паразитов, симбионтов.

Организм — биологическая целостная система, состоящая из взаимосвязанных и соподчиненных элементов, особенности строения и взаимоотношения которых определены их функционирова-

нием как целого. Организм — это самостоятельное живое существо, состоящее из органических (белки, липиды, углеводы и нуклеиновые кислоты) и неорганических (вода, минеральные соли) веществ, из которых формируются мембранные комплексы, внутриклеточные органоиды, клетки, ткани, органы, системы органов. Характерными свойствами живого организма являются обмен веществ и энергии с окружающей средой, рост и размножение. Организм реагирует на изменения внешней среды и представляет собой саморегулирующуюся открытую систему. Целостность многоклеточного организма обеспечивается структурным соединением всех частей организма (клеток, тканей, органов, систем органов).

В растительном организме вегетативные органы (побег, корень) и генеративные (цветок, плод, семя) находятся в сложной взаимосвязи, обеспечивая жизнь растения. Корни поглощают из почвы воду, минеральные соли, синтезируют органические вещества (витамины, аминокислоты, гормоны, ферменты и др.), необходимые для жизнедеятельности всего растения. В листьях из неорганических веществ в ходе фотосинтеза образуются органические вещества, также необходимые всему растению, в том числе корням для их роста и ветвления. Цветение, созревание плодов, семян также требует веществ, поставляемых вегетативными органами. В свою очередь генеративные органы оказывают влияние на функционирование вегетативных органов. Все это свидетельствует о единстве и целостности растительного организма.

В животном организме аналогично отдельные органы и системы органов взаимно влияют друг на друга. Взаимосвязь частей животного организма и функций осуществляется с помощью нейрогуморальной регуляции.

Важнейшим свойством организма является саморегуляция физиологических функций, приводящая к автоматическому поддержанию относительного постоянства его внутренней среды, т.е. **гомеостаза**.

3.2. ТКАНИ, ОРГАНЫ И СИСТЕМЫ ОРГАНОВ

Клетки многоклеточного организма имеют одинаковый набор хромосом и генов, при этом все они значительно различаются по форме, размерам, локализации в организме, функциям и т. д. **Клеточная дифференцировка** — приобретение клетками индивидуальных специфических различий в ходе развития — приводит к формированию у большинства многоклеточных организмов систем тканей и органов.

Ткань — филогенетически сложившаяся общность клеток и межклеточного вещества, объединенная общим строением и направленная на выполнение определенных функций. Таким образом, ткани состоят из клеток и неклеточных образований, однородных по происхождению, строению (морфологическим и физиологическим признакам) и функции. *Простые* — ткани, состоящие из клеток одного типа, *сложные* — ткани, состоящие из нескольких типов клеток. Различные ткани сочетаются между собой и образуют органы.

Орган — часть организма, имеющая определенную форму и строение, состоящая из тканей, занимающая определенное положение в организме и выполняющая специфическую функцию. Обычно орган состоит из нескольких тканей. Орган занимает постоянное положение в организме, частью которого он является; у него определенное строение, форма и функции. Органы находятся в тесном взаимодействии. В их форме и величине наблюдаются индивидуальные, половые и возрастные различия.

Органы, объединенные общей функцией и происхождением, составляют **систему органов**. Например, у человека и животных органы, посредством которых организм воспринимает пищевые вещества и кислород, необходимый для тканевого дыхания, окислительно-восстановительных процессов, составляют пищеварительную и дыхательную системы, а органы, выделяющие наружу отработанные вещества, — мочевыделительную систему.

Системы органов, которые объединяются для выполнения совместной функции, называются **аппаратом**. Например, опорно-двигательный аппарат включает костную систему, соединения костей и мышечную систему.

Временную комбинацию разнородных органов, объединяющихся в данный момент для выполнения общей функции, называют **функциональной системой**.

Таким образом, можно выделить следующие взаимосвязанные друг с другом иерархические уровни организации целостного животного организма.

Клетки и их производные → **Ткани** (например, тканями животных являются эпителиальные, внутренней среды, мышечная, нервная) → **Морфо-функциональные единицы органов** → **Органы** → **Аппараты** (выделяют опорно-двигательный, мочеполовой, эндокринный, сенсорный аппараты) → **Системы органов** (например, у человека и животных, различают следующие системы органов: мышечная, костная, мочевая, половая, пищеварительная, дыхательная, сердечно-сосудистая, кровеносная, иммунная, нервная, органы чувств) → **Организм**.

3.2.1. Ткани и органы растений

В процессе эволюции у высших растений совершенствование организации сопровождалось усложнением внутреннего строения — появлением органов и тканей. У растений различают *временные* (или образовательные ткани, или меристемы, клетки их способны активно делиться, благодаря чему органы растут) и *постоянные ткани* (их клетки утрачивают способность к делению и выполняют другие функции).

Временные ткани (меристемы) классифицируются по расположению в организме растения:

1. **Верхушечные (апикальные) меристемы** расположены на верхушках корня и побега и обеспечивают их *рост в длину*.

2. **Боковые (латеральные) меристемы** — прокамбий, перицикл, камбий, феллоген. За счет деления данных клеток, образующих в теле растения так называемые *цилиндры*, происходит *рост корня и побега в толщину*.

3. **Вставочные (интеркалярные) меристемы** располагаются в междоузлиях, у основания черешков листьев.

4. **Раневые меристемы** образуются в местах повреждения растений и образуют однородные паренхимные клетки — каллус.

Таким образом, тело растений формируется и растет в результате деятельности *образовательной ткани*. Образовательная ткань входит в состав кончика корня и конуса нарастания стеблей, обеспечивая их нарастание в длину, и располагается параллельно боковым поверхностям осевых органов, образуя цилиндры. В толщину корень и стебель растут за счет деления клеток камбия. Клетки других тканей к делению неспособны.

1) *Первичный рост побега и корня в длину* идет благодаря делению клеток верхушечной и вставочной меристем, называемых **первичными** (по происхождению), так как они первыми появляются при заложении нового вегетативного органа. Клетки, утратившие способность к делению, превращаются в клетки **постоянных первичных тканей**.

2) *Вторичный рост стебля и корня в толщину* совершается на основе деления клеток **вторичных образовательных** тканей — камбия и пробкового камбия (они обособляются в органах несколько позднее первичных). Из клеток, образовавшихся при делении камбия и пробкового камбия, формируются **вторичные постоянные ткани** (по происхождению) — это вторичные проводящие ткани, образуются из камбия, и вторичная покровная ткань — перидерма (пробка) — формируется из пробкового камбия.

Постоянные ткани включают следующие растительные ткани: покровные, проводящие, механические, основные и выделительные (секреторные) ткани.

1. **Покровные ткани** растений находятся на границе с внешней средой и защищают их от высыхания, механического повреждения, действия высоких и низких температур, чрезмерного испарения воды, проникновения микроорганизмов. Они состоят из плотно сомкнутых живых или, реже, мертвых клеток. В ряде случаев покровные ткани принимают участие и в регуляции газообмена. К покровным тканям относятся следующие:

1.1. **Эпидерма** (кожица) в виде однослойного слоя клеток покрывает листья и молодые зеленые побеги. Наружная поверхность клеток этой ткани часто одета кутикулой или восковым налетом, особенно развитых у растений засушливых местообитаний. Основные *функции* эпидермы — защитная и регуляция газообмена и испарения воды (через устьица).

1.2. **Ризодерма** — однослойная покровная ткань корня, через которую происходит поглощение воды и минеральных солей из почвы.

1.3. **Перидерма** — вторичная покровная ткань располагается под эпидермой стеблей и корней. Перидерма образуется из пробкового камбия (феллогена) и состоит из **пробки** (клетки откладываются снаружи, впоследствии погибают) и **феллодермы** (живые паренхимные клетки, откладывающиеся внутрь, разрастаясь в корнях; может формировать запасную ткань, например у сосны).

Так, *пробка* формируется из мертвых клеток основной паренхимы и постепенно сменяет эпидерму, вследствие чего к осени зеленый цвет побегов переходит в бурый. Клетки пробки пропитаны жироподобным веществом — суберином, придающим им прочность, непроницаемым для воды и газов. Многослойная пробка образует вокруг стебля своеобразный чехол, предохраняющий живые ткани от иссушения, резких температурных колебаний, проникновения микроорганизмов, спор грибов. На некоторых деревьях (пробковый дуб) слой пробки достигает нескольких сантиметров в толщину. В то же время живые ткани, лежащие под пробкой, нуждаются в газообмене и удалении избытка влаги. Эту функцию выполняют разрывы в пробке, заполненные рыхло расположенными клетками, — *чечевички*.

Корка формируется из пробки вместе со слоями отмерших клеток других тканей. Толстая корка предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных пожаров, резкой смены тем-

ператур и т. п. Корка ежегодно наращивается за счет клеток находящегося под ней камбия.

2. Проводящие ткани служат для распространения по всему растению веществ, всасываемых корнями, и веществ, образующихся в листьях и молодых стеблях. Различают *дальний*, или *осевой*, *транспорт веществ* (от листьев к корням и от корней к листьям) и *ближний*, или *радиальный*. Проводящая система растений состоит из двух частей:

2.1. **Ксилема**, или древесина, обеспечивает *восходящий ток* воды и минеральных солей от корней к вышележащим органам. Дальний, или осевой, восходящий ток осуществляется по трахеидам и сосудам. *Трахеиды* — мертвые вытянутые клетки, лишенные цитоплазмы, имеющие одревесневшие стенки, в которых находятся поры. Через поровую мембрану происходит фильтрация растворов. Ток жидкости по трахеидам медленный, так как поровая мембрана препятствует движению воды. Трахеиды встречаются у всех высших растений, а у большинства хвощей, плаунов, папоротников и голосеменных служат единственными проводящими элементами ксилемы. У покрытосеменных растений развиты *сосуды* — непрерывные полые трубки, состоящие из отдельных члеников, расположенных друг над другом. В члениках имеются сквозные отверстия — перфорации, благодаря которым быстрота тока растворов многократно увеличивается. Оболочки сосудов пропитываются лигнином и придают стеблю дополнительную прочность.

2.2. **Флоэма** располагается снаружи от древесины, входит в состав луба и обеспечивает *нисходящий ток*, т.е. служит для проведения продуктов фотосинтеза к местам их использования или отложения в запас (подземные органы, созревающие плоды, семена и др.) Нисходящий ток органических веществ осуществляется по ситовидным трубкам, входящим в состав проводящей ткани — флоэмы (луб). Флоэма содержит также элементы механической ткани, паренхимные клетки и др. *Ситовидные трубки* состоят из члеников, поперечные перегородки которых пронизаны мелкими отверстиями, образующими «сито». Клетки ситовидных трубок лишены ядер, но содержат *живую цитоплазму*, образующую единое целое с цитоплазмой соседних клеток. Скорость движения по ситовидным трубкам меньше, чем скорость движения по сосудам.

Элементы проводящей системы вместе с волокнами механической ткани образуют пучки. Сосудисто-волокнистые пучки хорошо видны в листьях в виде жилок, они распространены в стебле, корнях, плодах и объединяют растение в единое целое.

3. **Механические ткани** обеспечивают прочность органов растения: сопротивление нагрузкам на растяжение, сжатие и изгиб. Прочность и упругость клеток механических тканей достигается утолщением и одревеснением их оболочек. В молодых участках растущих органов механических тканей нет. Это объясняется тем, что живые клетки, находясь в состоянии тургора, благодаря плотным клеточным стенкам приобретают упругость. Механические ткани наиболее развиты в стебле, где они представлены лубяными и древесинными волокнами. В корнях механическая ткань располагается в центре органа. У многих растений волокна механической ткани окружают проводящие пучки снаружи. Разновидности механической ткани:

3.1. **Колленхима** состоит из живых вытянутых клеток с неравномерно утолщенными стенками, располагается недалеко от эпидермы, встречается в тяжах вдоль жилок листьев. Эти клетки способны к росту и не препятствуют росту органов растения в длину.

3.2. **Склеренхима** представлена волокнами (вытянутыми клетками) и склереидами (сферическими клетками) с равномерно утолщенными стенками. Клетки обладают повышенной прочностью за счет отложений лигнина. Клетки склеренхимы в зрелом состоянии мертвы, не способны вытягиваться, поэтому их созревание происходит после завершения роста окружающих клеток.

4. **Основные ткани** состоят из живых паренхимных тонкостенных клеток разнообразной формы. Эти клетки относительно мало дифференцированы, располагаются между другими специализированными тканями и составляют большую часть тела растения. В зависимости от функции основная ткань подразделяется на несколько групп: ассимиляционную, запасную, водоносную и воздухоносную паренхимы.

4.1. **Ассимиляционная ткань (хлоренхима)**. Клетки содержат много хлоропластов, в них осуществляется фотосинтез. Они располагаются под прозрачной эпидермой в листьях, молодых зеленых стеблях.

4.2. **Запасная ткань**. В этих клетках откладываются белки, жиры, углеводы и другие вещества (характерно для эндосперма и зародышей семян, клубней, луковиц). Клетки запасной ткани имеются в стеблях, корнях и корневищах.

4.3. **Водоносная паренхима** содержится в стеблях и листьях растений пустынных местообитаний (кактусы, агавы, алоэ) и солончаков, злаков. Удержанию воды в этих клетках способствуют слизистые вещества.

4.4. **Воздухоносная паренхима (аэренхима)** — рыхлая паренхима с развитыми межклеточными пространствами (межклетниками), в которые проникает воздух, служит для снабжения тканей кислородом. Встречается у некоторых видов болотных растений.

Клетки паренхимы играют также важную роль в транспорте веществ по растению. У травянистых растений выполняют функцию опоры.

5. **Выделительные (секреторные) ткани** представлены смоляными и эфирномасляными ходами, железами, жезистыми волосками, нектарниками, млечниками, образованиями, выделяющими капельно-жидкую воду.

Капельно-жидкая вода выделяется в основном у обитателей влажных мест особыми водяными устьицами. Секреты, образуемые выделительными тканями, выполняют разнообразные функции (защитная, участие в опылении, выделение нерастворимых веществ).

ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

У растений выделяют органы вегетативные и репродуктивные (органы размножения). **Вегетативные органы** высших растений: корень и побег (стебель и лист). **Генеративные органы** растения — цветок, плод, семя.

Корень

Корень — осевой подземный орган, радиально симметричный, выполняет следующие функции:

1. Закрепление растения в почве.
2. Поглощение из почвы воды и минеральных веществ.
3. Накопление запасных питательных веществ (в корнеплодах, корневых клубнях).
4. Синтез физиологически активных веществ (витамины, гормоны, аминокислоты и др.).
5. Образование новых надземных побегов.
6. Проведение растворов питательных веществ по проводящим тканям.

Движение растворов по сосудам в восходящем направлении обеспечивается *корневым давлением* — активным нагнетанием растворов в сосуды живыми клетками корня.

В процессе приспособления растений к различным условиям существования корни приобрели некоторые дополнительные функции: развитие сократительных, или втягивающихся корней (втягивает в почву у многолетних растений основания побегов с почками возобновления), дыхательных корней, образование микоризы с грибами.

Корневая система — совокупность корней одного растения. В состав корневой системы входят главный корень, боковые и придаточные корни. *Главный корень* происходит от зародышевого корешка, *боковой* — возникает сбоку на другом корне, благодаря его ветвлению, *придаточный* — корень от листьев или стебля.

Известны два типа корневых систем — стержневая и мочковатая. У **стержневой корневой системы**, свойственной большинству двудольных растений (лопух, клевер, одуванчик), главный корень хорошо выражен, другие корни занимают подчиненное положение. Если зародышевый корешок быстро отмирает, вместо него у основания побега образуются *придаточные корни*, от которых отходят боковые корни. Так формируется **мочковатая корневая система**, свойственная однодольным растениям и многим травянистым двудольным (лютик, первоцвет, пшеница).

На **продольном разрезе** растущего корня можно выделить ряд зон, не имеющих резких границ (рис. 28):

1. Корень обладает неограниченным ростом. Растет **верхушкой** (конус нарастания), защищенной **корневым чехликом** — колпачком из нескольких слоев клеток. Корневой чехлик определяет также направленность роста корня.

2. Под ним находится **зона деления**, где клетки интенсивно размножаются, обуславливая рост корня в длину.

3. Клетки, переставшие делиться, вытягиваются вдоль оси корня и увеличиваются в размерах — это **зона активного роста** или **растяжения**.

4. Затем клетки начинают изменяться (дифференцироваться) и приобретают вид и свойства той ткани, в которую они войдут. Эта часть корня — **зона дифференциации**. За ней, выше по корню, находятся первичные по происхождению постоянные ткани — покровная ткань (ризодерма), основная и проводящая ткани.

5. Далее расположена **зона всасывания** — участок корня с ризодермой (корневыми волосками) — на расстоянии 1–3 мм от кончика корня. Часть клеток ризодермы образует выросты — *корневые волоски*, поглощающие воду и минеральные соли из почвы. Корневые волоски врастают в почву, увеличивая всасывающую поверхность корня и его опорные свойства. Выше этой зоны покровная всасывающая ткань (ризодерма) отмирает и слущивается, однако снова восстанавливается за счет зоны дифференциации по мере роста корня в длину. Выше зоны всасывания, где ризодерма отсутствует, защитную функцию выполняет наружный слой клеток коры — **экзодерма**.

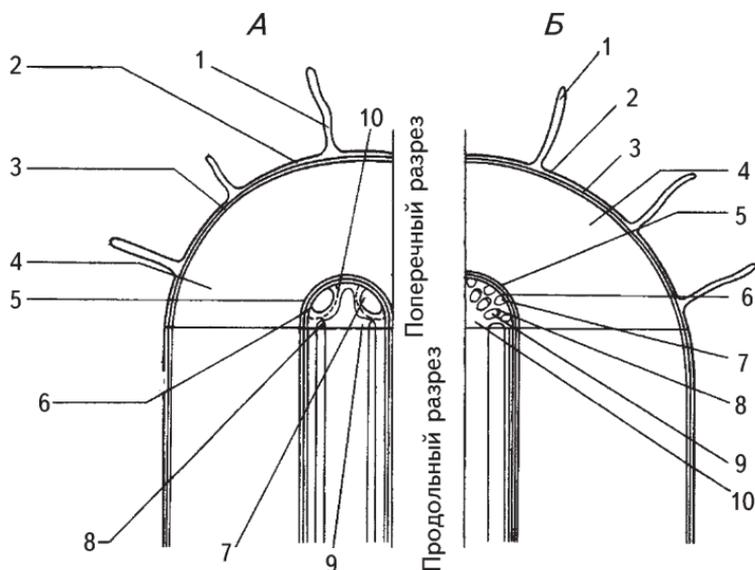


Рис. 28. Анатомическое строение корня:

А — двудольное растение: 1 — корневой волосок; 2 — слой клеток с корневыми волосками (видоизмененный эпидермис); 3 — экзодерма; 4 — кора; 5 — эндодерма; 6 — перикл; 7 — флоэма (чередуются с ксилемой); 8 — протоксилема; 9 — метаксилема; 10 — камбий (имеется у некоторых двудольных); Б — однодольное растение: 1 — корневой волосок; 2 — слой клеток с корневыми волосками; 3 — экзодерма; 4 — кора; 5 — эндодерма; 6 — перикл; 7 — флоэма; 8 — протоксилема; 9 — метаксилема; 10 — сердцевина

6. За зоной всасывания следует **зона ветвления** (здесь отрастают боковые корни).

7. **Зона проведения веществ** обеспечивает транспорт всасываемых веществ к другим органам растения.

На **поперечном срезе корня** в зоне всасывания можно под микроскопом рассмотреть его внутреннее строение на клеточном и тканевом уровне (рис. 28).

На поверхности корня — **ризодерма**, под ней — **кора**. Наружный слой коры — **экзодерма**, вовнутрь от нее — **основная паренхима**. Ее тонкостенные живые клетки выполняют запасную функцию, проводят растворы питательных веществ в радиальном направлении — от всасывающей ткани к сосудам древесины. В них же происходит синтез ряда жизненно важных для растений орга-

нических веществ. Проведение веществ к коре осуществляется по **симпласту** (через протопласт) и **апопласту** (по межклетникам и оболочкам клеток). Внутренний слой коры — **эндодерма**. Растворы питательных веществ, поступающие из коры в центральный цилиндр, через клетки эндодермы проходят только по симпласту. Пройти растворам по апопласту через эндодерму невозможно из-за отсутствия межклетников и наличия у эндодермальных клеток видоизмененных оболочек, не пропускающих растворы.

Кора окружает **центральный цилиндр корня**. Она граничит со слоем клеток, долго сохраняющих способность к делению — **перикциклом**. Клетки перикцикла дают начало боковым корням, придаточным почкам и вторичным образовательным тканям. Вовнутрь от перикцикла, в центре корня, находятся проводящие ткани: луб и древесина. Вместе они образуют проводящий пучок.

Надземная часть растений — система ветвящихся побегов.

Стебель

Побег — орган растения, состоящий из стебля, листьев и почек. **Стебель** — часть побега, осуществляющая связь между корнями и листьями. Участок стебля, от которого отходит лист (или листья) — **узел**, а расстояние между соседними узлами — **междоузлие**. Первый (главный) побег растения образуется из зародышевого побега. Побеге второго, третьего и т. д. порядков развиваются из боковых почек.

Почка — зачаточный побег состоит из укороченного стебля с зачаточными листьями и окружена почечными чешуями, выполняющими защитную функцию. **Чешуи** — видоизмененные листья. Различают верхушечные и боковые почки. **Верхушечная почка** — верхушка стебля, включающая конус нарастания, размножение клеток которого обеспечивает рост стебля в длину, формирование листьев и боковых почек. Из верхушечной почки вырастает главный побег, а из **боковых** — боковые побеги (побеги второго порядка). Боковые почки возникают в пазухе листа и располагаются определенным образом. **Придаточные почки** на любой части стебля, корнях, листьях обеспечивают вегетативное размножение растений. **Цветочные почки** образуют цветки (рис. 29).

Ветвление стебля (рис. 30) необходимо для увеличения площади соприкосновения со средой. Различают верхушечное и боковое ветвление. **Верхушечное ветвление**, наиболее простое и древнее, встречается у разных групп растений — от водорослей до плаунов. Верхушка главной оси растения дихотомически ветвится и дает начало двум

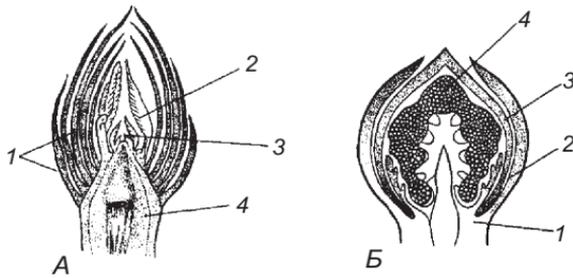


Рис. 29. Строение почек:

А — листовая почка: 1 — почечные чешуевидные листья; 2 — зеленые листья; 3 — конус нарастания стебля; 4 — стебель; **Б** — цветочная почка: 1 — стебель; 2 — почечные чешуевидные листья; 3 — зеленые листья; 4 — соцветие

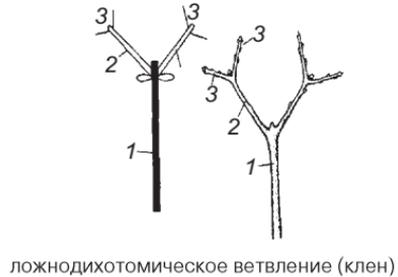


Рис. 30. Типы ветвления:

1 — ось ветвления I порядка; 2 — ось ветвления II порядка; 3 — ось ветвления III порядка

осям следующего порядка. *Боковое ветвление* — от главной оси растения отходят боковые оси. При моноподиальном боковом ветвлении верхушечная почка активна на протяжении всей жизни растения и главная ось имеет неограниченный верхушечный рост (характерно для многих голосеменных и части травянистых покрытосеменных).

Большинству покрытосеменных свойствен *симподиальный тип ветвления* — верхушечная почка отмирает или прекращает рост, в то время как боковые побеги усиленно развиваются, формируются наземная часть кустарников, кроны деревьев.

Формы побегов очень разнообразны по направлению роста, очертаниям.

По *направлению роста*: прямостоячие (щавель конский), вьющиеся (вьюнок полевой), лазающие (живучка ползучая), ползучие побеги (клевер ползучий).

По *степени одревеснения*: одревесневшие (деревья и кустарники) и травянистые растения.

Стебель — осевая часть побега выполняет следующие функции.

- 1) Опорная — опора для листьев, почек, генеративных органов.
- 2) Транспортная — проведение растворов питательных веществ.
- 3) Запасующая — накопление запасных веществ.
- 4) Газообмена — через устьица в кожице и чечевички в пробке.
- 5) Синтетическая — участие зеленых стеблей в фотосинтезе.
- 6) Вегетативного размножения растений и защиты их от поедания.

Строение стебля древесного растения. На поперечном разрезе стебля различаются несколько слоев (рис. 31). Наружный слой — **кора**, под корой — широкий слой **древеси́ны**, в центре — **сердцевина**.

Молодые (однолетние) стебли снаружи покрыты **кожицей** — первичной покровной тканью, которая затем замещается пробкой. Уже в первый год жизни побега под кожицей закладывается пробковый камбий (боковая меристема), который, делясь, порождает **пробку** (вторичную покровную ткань). Пробка более надежно защищает внутренние ткани стебля от высыхания, механических повреждений, проникновения болезнетворных микроорганизмов, и т. д.

Под вторичной покровной тканью находятся основные ткани, образующие **первичную кору стебля**: слои **колленхимы** (механическая ткань), граничащие с тонкостенными клетками **паренхимы**. Внутренний слой основной ткани — **крахмалоносное влагалище** (клетки содержат крахмальные зерна).

Первичная кора прилегает к **лубу** — проводящей ткани, состоящей из ситовидных трубок с клетками-спутницами, паренхимы

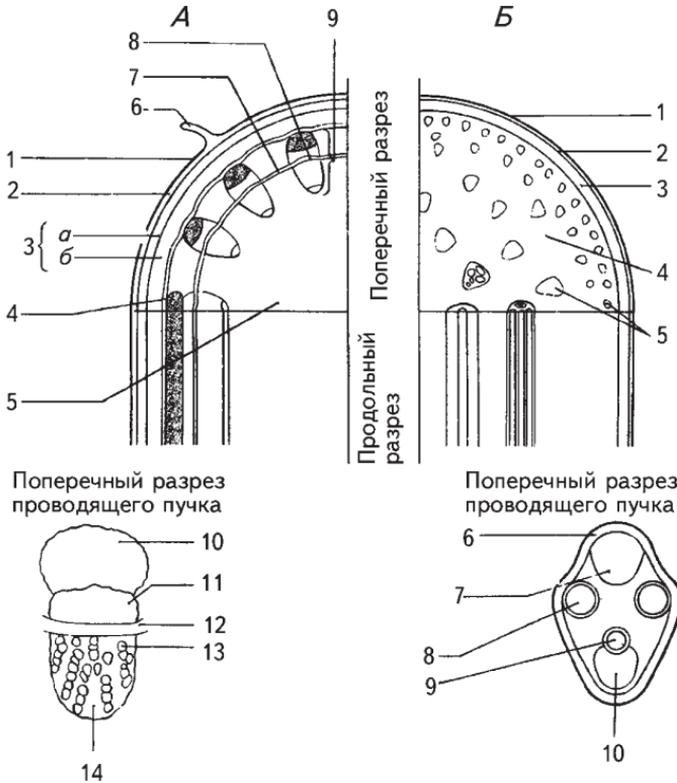


Рис. 31. Анатомическое строение стебля:

А — двудольное растение: 1 — кутикула (образована из кутина); 2 — эпидермис (однослойный); 3 — кора: а — колленхима, б — паренхима; 4 — эндодерма; 5 — сердцевина (паренхима); 6 — эпидермальный волосок; 7 — межпучковый камбий; 8 — внутрипучковый камбий; 9 — проводящий пучок; 10 — перичкл (волокна склеренхимы); 11 — флоэма (ситовидные трубки, клетки-спутницы, паренхима, волокна); 12 — внутрипучковый камбий; 13 — метаксилема (зрелые сосуды ксилемы, волокна и паренхима); 14 — протоксилема; сосуды с кольчатыми и спиральными утолщениями;

Б — однодольное растение: 1 — кутикула (как у двудольных); 2 — эпидермис (как у двудольных); 3 — гиподерма (колленхима, в наружных клетках могут быть хлоропласты); 4 — основная ткань (паренхима; нет деления на кору и сердцевину); 5 — сосудистые пучки (многочисленные, разбросанные, к центру крупнее); 6 — перичкл, или обкладка проводящего пучка (склеренхима, окружающая пучок); 7 — флоэма (только ситовидные трубки и клетки-спутницы); 8 — метаксилема (два больших сосуда); 9 — протоксилема; 10 — лизигенный канал (образовался в результате разрушения протоксилемы)

и волокон. **Ситовидная трубка** образована живыми клетками (члениками трубки), на поперечных стенках которых имеются многочисленные отверстия («сита»). Характерной особенностью клеток трубки является отсутствие ядра, исчезающего по мере превращения меристематических клеток в членики трубки. По ситовидным трубкам идет ток растворов органических веществ от листьев ко всем частям растения.

За лубом, ближе к центру стебля, находится **древесина** — проводящая ткань, проводящими элементами которой являются сосуды и трахеиды, а также в древесине содержатся паренхима и волокна. **Сосуды** — серия мертвых клеток (члеников сосуда), расположенных друг под другом, с отверстиями на поперечных стенках клеток. **Трахеиды** — удлиненные мертвые клетки.

Между лубом и древесиной находится **камбий** — слой клеток боковой меристемы, деление клеток которого обуславливает рост стебля в толщину и обеспечивает формирование проводящей системы. Древесина составляет основную часть стебля, прирастает ее больше, чем луба. **Годичное кольцо** — прирост древесины по толщине стебля за год.

В центре стебля расположена **сердцевина**, образованная паренхимными клетками, в которых накапливаются питательные вещества. У древесных растений сильно развиты механические ткани.

Видоизменения стебля — клубни, луковицы, корневища, колочки.

Лист

Лист занимает боковое положение на стебле. По строению лист включает листовую пластинку, черешок, основание. Без черешка — сидячие листья. У некоторых видов при основании черешка развиваются прилистники.

По *форме* листья бывают округлыми, ланцетовидными, стреловидными (рис. 32).

Листья подразделяют на простые и сложные. **Простой лист** состоит из листовой пластинки и черешка. Простые листья могут быть *цельными* (свойственны многим деревьям) и *лопастными* (пластинка рассечена на лопасти). **Сложный лист** имеет несколько листовых пластинок на одном черешке. У сложных листьев несколько листовых пластинок могут прикрепляться в одной точке — *пальчато-сложные листья* (у каштана, люпина). Различают также *перистосложные листья*, у которых листовые пластинки прикрепляются по всей длине черешка. Перистосложные листья бывают парноперистые и непарноперистые. *Парноперистые* заканчиваются парой листо-

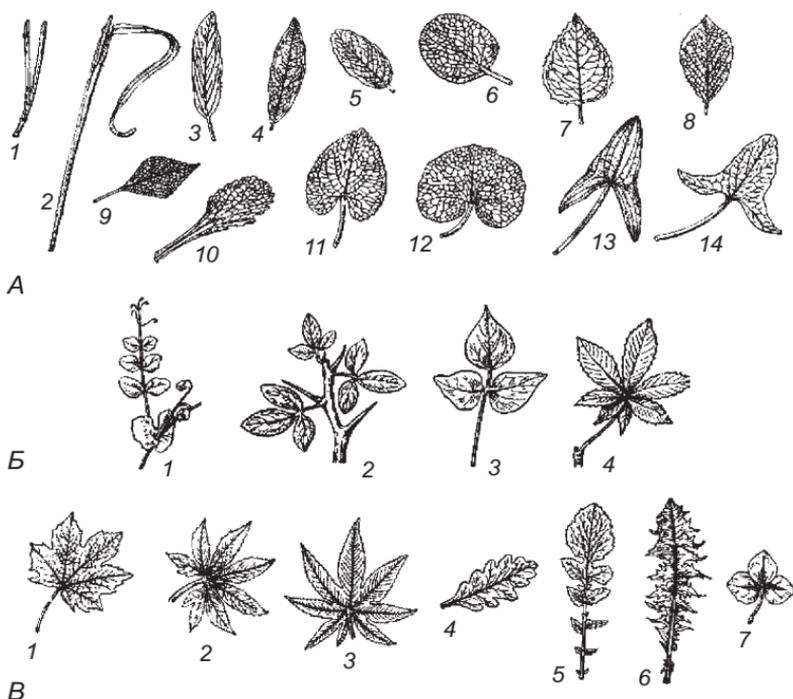


Рис. 32. Форма листьев:

А — **простые листья**: 1 — игольчатый; 2 — линейный; 3 — продолговатый; 4 — ланцетный; 5 — овальный; 6 — округлый; 7 — яйцевидный; 8 — обратнояйцевидный; 9 — ромбический; 10 — лопатчатый; 11 — сердцевидно-яйцевидный; 12 — почковидный; 13 — стреловидный; 14 — копьевидный; *Б* — **сложные листья**: 1 — перисто-сложный; 2, 3 — тройчатые; 4 — пальчатосложный; *В* — **листья с расчленённой пластинкой**: 1 — пальчатолопастный; 2 — пальчаторассечённый; 3 — пальчатораздельный; 4 — перистолопастный; 5 — лировидный; 6 — струговидный; 7 — тройчатолопастный

вых пластинок (например, у гороха), *непарноперистые* — одним листком (рябина). Так, пластинку листа характеризуют с учетом формы листа и его края, жилкования.

Листовые пластинки пронизаны **жилками** (проводящие пучки). Жилкование бывает перистое или сетчатое (у двудольных растений), параллельное или дуговое (у однодольных).

Листья располагаются на стеблях в определенном порядке (рис. 33). Различают *очередное* листорасположение — на узле один

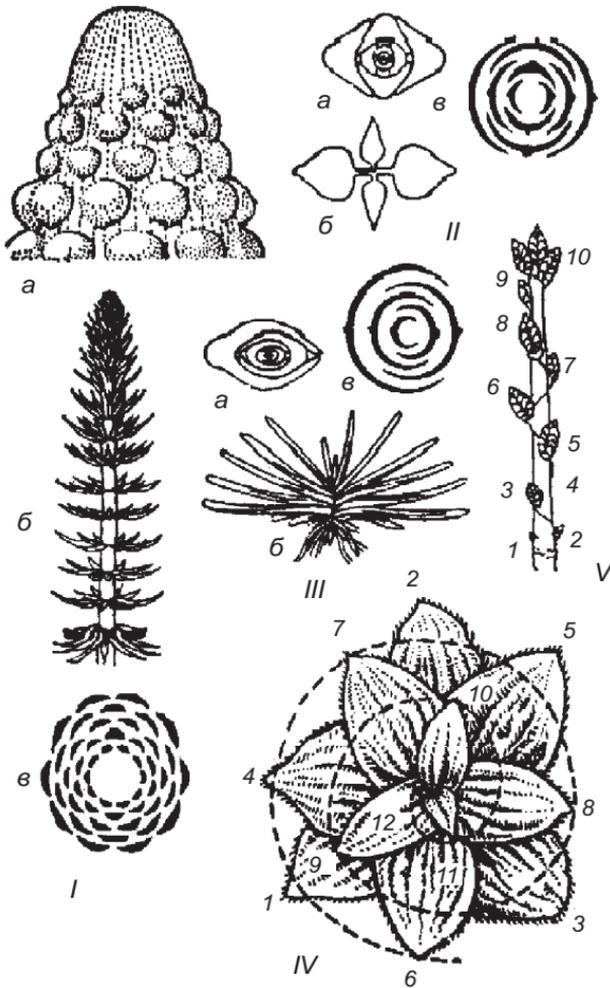


Рис. 33. Листорасположение:

I — мутовчатое (водяная сосенка): *a* — конус нарастания побега с листовыми зачатками, *б* — часть побега, *в* — его диаграмма; *II* — накрест супротивное (сирень): *a* — схема поперечного среза почки, *б* — вид побега сверху, *в* — его диаграмма; *III* — очередное двурядное с формулой $1/2$ (гастерия): *a* — поперечный срез почки (схема), *б* — общий вид растения, *в* — его диаграмма; *IV* — спиральное (очередное) с формулой $3/8$ (подорожник); *V* — спиральное (очередное) с формулой $2/5$ (дуб); ветка в безлистном состоянии, положение почек соответствует листорасположению

лист (береза, липа, рябина), *супротивное* — два листа (клен, калина, крапива), *мутовчатое* — более трех листьев (элодея, ветреница, вороний глаз).

Лист осуществляет следующие основные функции:

1) Фотосинтез — синтез органических веществ из неорганических (углекислого газа и воды) под действием энергии солнечного света.

2) Газообмен — поглощение и выделение углекислого газа и кислорода.

3) Транспирацию — испарение воды.

Строение листа. На рис. 34 представлено анатомическое строение листа. Сверху и снизу лист покрыт **эпидермисом (кожицей)**, выполняющим защитную функцию. Клетки эпидермиса плотно прилегают друг к другу, наружные их стенки утолщены и пропитаны жироподобными веществами — кутином, воском. Защитная функция эпидермиса усиливается в результате развития кроющих, секретирующих, жгучих волосков. Связь внутренних тканей листа с внешней средой осуществляется через устьичные щели, окаймленные замыкающими клетками устьиц. При недостатке воды днем, а также ночью устьица закрываются, предохраняя растение от потери воды.

Таким образом, *газообмен и испарение воды* осуществляются через **устьица** (рис. 35), состоящие из двух замыкающих клеток эпидермиса и щели, открывающейся в зависимости от величины

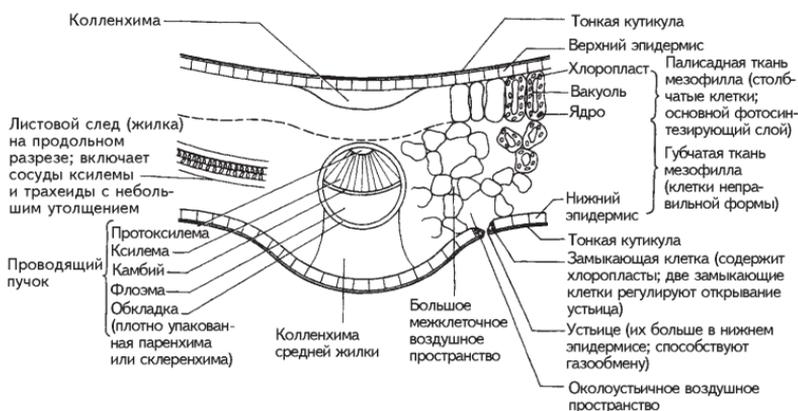


Рис. 34. Анатомическое строение листа (поперечный разрез листа двудольного растения)

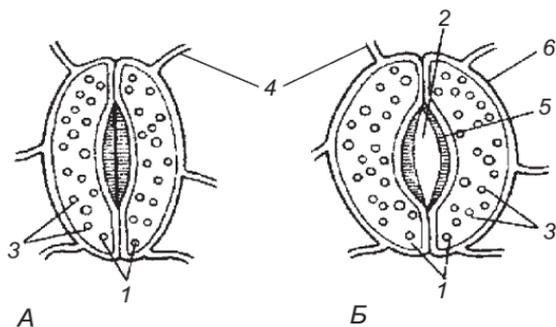


Рис. 35. Строение устьица и механизм его работы:

1 — замыкающие клетки устьица содержат хлоропласты и имеют утолщенную клеточную стенку со стороны устьичной щели; на свету процесс фотосинтеза идет только в замыкающих клетках, образующиеся сахара повышают концентрацию клеточного сока, что в силу законов осмоса вызывает поступление воды в эти клетки, повышается тургорное давление, клетки разбухают, увеличиваясь в объеме, растягиваются, устьице открывается, ночью фотосинтез не происходит, замыкающие клетки смыкаются — устьице закрывается; 2 — щель устьица (отверстие в кожице (эпидерме)) окружена двумя замыкающими клетками, служит для газообмена и транспирации; 3 — хлоропласты; 4 — прилегающие клетки кожицы листа (основная эпидерма) выполняют защитную функцию; 5 — утолщенная клеточная стенка; 6 — тонкая клеточная стенка; А — закрытое устьице; Б — открытое устьице

тургорного давления в клетках. Процесс испарения воды листьями способствует передвижению воды и растворенных в ней веществ от корней к листьям, охлаждению растения и служит защитой от перегрева.

Внутри листа расположена **хлорофиллоносная паренхима**. Клетки, примыкающие к верхнему эпидермису, располагающиеся перпендикулярно поверхности листа, образуют **палисадную (столбчатую) ткань**. Клетки этой ткани содержат множество хлоропластов, осуществляющих *фотосинтез*.

К нижнему эпидермису примыкает **губчатая ткань** из клеток неправильной формы с межклетниками. Хлоропластов в клетках губчатой ткани меньше; помимо фотосинтетической функции эта ткань осуществляет функцию газообмена.

Пластинку листа пронизывают **жилки** — пучки проводящих тканей. По лубу проводящих пучков идет отток растворов органических веществ, образовавшихся в листьях, ко всем клеткам растения. По

древесине в лист поступают вода и растворенные в ней питательные вещества. Механическая ткань обеспечивает упругость и эластичность листа (волокна жилок выполняют опорную функцию).

Видоизменение листьев в колючки, усики, чешуи выполняет защитную и влагосберегающую, запасующую роль.

Цветок

Цветок — орган семенного размножения растений, видоизмененный, укороченный и ограниченный в росте побег.

Строение цветка. Схема строения цветка представлена на рис. 36. Часть стебля под цветком, лишенная листьев, — **цветоножка** — продолжается в **цветоложе**. Если цветоножки отсутствуют — цветки *сидячие* (подорожник).

В центре цветка — **пестик**, образующий плодолистики, состоит из *рыльца, столбика и завязи*, защищающей семязачатки. В завязи образуются семязачатки, а после опыления и оплодотворения — семена. Различают цветки с *верхней завязью* — завязь располагается выше остальных частей цветка (горох, картофель, редька, гвоздика) и *нижней завязью* — находится под остальными частями цветка (подсолнечник, огурцы, колокольчик).

Пестик окружен **тычинками**, состоящими из *тычиночной нити* и *пыльника*, каждая тычинка несет 4 микроспорангия (пыльцевых мешка). Внутри пыльника образуется пыльца.

Тычинки и пестики окружены **венчиком** из *лепестков*, вокруг

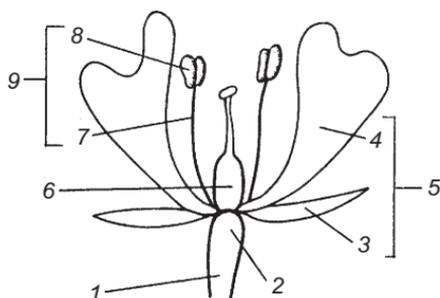


Рис. 36. Схема строения цветка:

1 — цветоножка; 2 — цветоложе; 3 — чашелистики; 4 — лепестки венчика; 5 — двойной околоцветник; 6 — пестик; 7 — тычиночная нить; 8 — пыльник; 9 — тычинка

которых расположены *чашелистики*. Лепестки и чашелистики образуют **околоцветник**. *Двойной околоцветник* представлен чашечкой, окружающей венчик внутри нее (яблоня, горох, колокольчик, картофель). *Простой околоцветник* не разделен на чашечку и венчик.

Раздельнолистная чашечка состоит из отдельных чашелистиков. *Сростнолистная чашечка* — чашелистики срастаются друг с другом. Также различают *раздельнолепестный венчик* (яблоня, шиповник, лютик, герань) и *сростнолепестный* (колокольчик, табак, сирень). Чашелистики происходят от листьев и выполняют защитную функцию. Лепестки произошли от тычинок либо листьев и служат для привлечения насекомых-опылителей.

Число частей околоцветника, количество тычинок и пестиков у каждого вида постоянно. В состав цветка входят особые железы — **нектарники**, образующие нектар.

Различают следующие типы цветка: *правильные цветки* — через цветки можно провести несколько плоскостей симметрии (лилия, гвоздика, огурцы) и *неправильные* — можно провести только одну плоскость симметрии (шалфей, горох, львиный зев) (рис. 37).

Цветки, несущие и тычинки, и пестики — **обоеполые**, цветки, имеющие только тычинки или только пестики — **однополые**.

Растение, на котором образуются тычиночные (мужские) и пе-

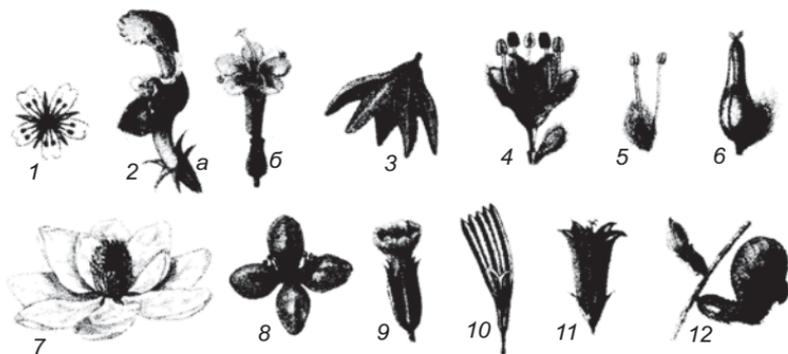


Рис. 37. Типы цветка:

с двойным околоцветником: 1 — *правильный* (звездчатка); 2 — *неправильный*: а — яснотка, б — валериана; *с простым околоцветником*: 3 — *венчиковидный* (пролеска); 4 — *чашечковидный* (ильм); *без околоцветника* (ива): 5 — *тычиночный*; 6 — *пестичный*; *с раздельнолепестным венчиком*: 7 — магнолия; 8 — чистотел; *со спайнолепестным венчиком*: 9 — первоцвет; 10 — цикорий; 11 — колокольчик; *с мотыльковым венчиком*: 12 — чина

стичные (женские) цветки — **однодомные (обоеполые)**, например, тыква, береза, кукуруза. Если мужские цветки располагаются на одном растении, а женские — на другом, растения — **двудомные (однополые)**, например, тополь, верба, конопля.

Соцветия — группа из нескольких цветков, расположенных на одной цветоножке (рис. 38). Число цветков и размеры соцветий

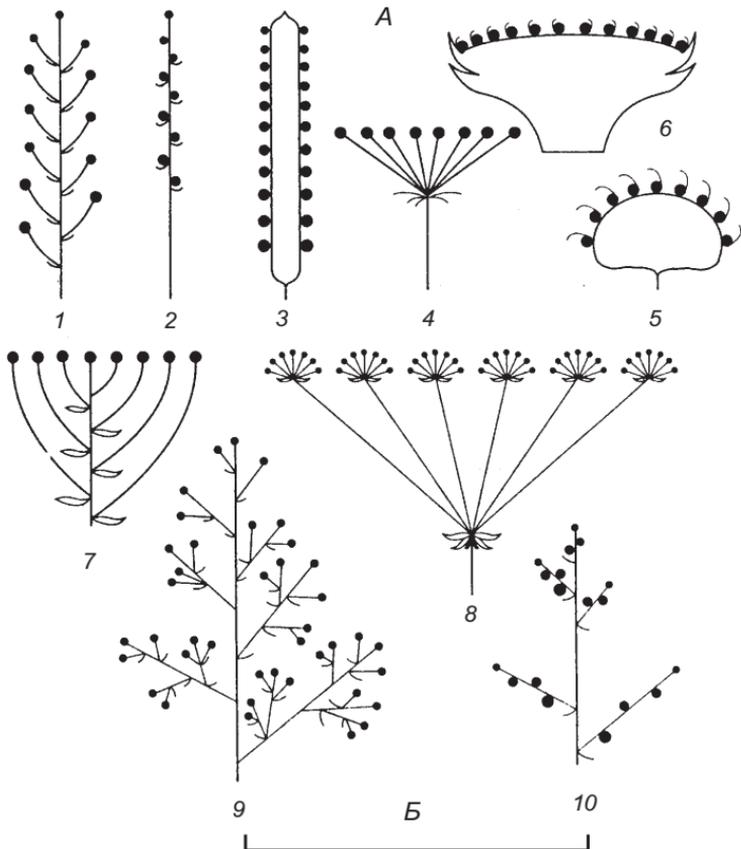


Рис. 38. Типы соцветий:

А — простые соцветия: 1 — кисть; 2 — простой колос; 3 — початок; 4 — зонтик; 5 — головка; 6 — корзинка; 7 — щиток; *Б — сложные соцветия:* 8 — сложный зонтик; 9 — метелка; 10 — сложный колос

различны. Различают *простые соцветия* — имеют только главную ось, и *сложные* — имеют главную и боковые оси.

Типы простых соцветий:

- простой зонтик (от верхушки стебля отходят короткие цветоножки: вишня, яблоня, лук, примула);
- простой колос (соцветие из цветков на цветоносном стебле: подорожник);
- кисть (с цветками на ножках, выходящих из пазух листьев: черемуха, ландыш, капуста);
- корзинка (мелкие цветки расположены на цветоложе: одуванчик, подсолнечник);
- початок (белокрыльник, кукуруза);
- щиток (груша);
- головка (клевер).

Типы сложных соцветий:

- сложный зонтик (морковь, укроп, петрушка);
- сложный колос (пшеница, рожь, ячмень);
- сложный щиток (тысячелистник);
- метелка (овес, сирень, рябина).

Опыление — перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Известны самоопыление и перекрестное опыление.

Самоопыление в пределах одного цветка происходит у растений, образующих нераскрывающиеся цветки, либо у обоеполых цветков, когда на одном растении образуются и мужские и женские цветки. Распространено у культурных растений.

Перекрестное опыление — перенос пыльцы между цветками разных особей осуществляется разными способами: с помощью насекомых, птиц, летучих мышей, ветра и воды. У растений выработались различные приспособления, облегчающие опыление. *Насекомоопыляемые растения* имеют обоеполые цветки, крупные размеры цветков и соцветий, ярко окрашенные лепестки, сильный запах, источаемый цветками, клейкую пыльцу и т. д. У *ветроопыляемых растений* мелкие размеры, невзрачный простой околоцветник, отсутствует запах, легкая мелкая сухая пыльца, переносимая ветром, и др. Биологическая целесообразность перекрестного опыления состоит в увеличении генетического разнообразия внутри вида.

Строение семени. У высших растений процессы, развивающиеся после двойного оплодотворения, завершаются формированием **семени** из семязачатка (рис. 39, 40). Ткань, покрывающая семязачаток снаружи, превращается в **семенную кожуру**. Из оплодотворенной яйцеклетки — зиготы — формируется **тело зародыша**, состоящее из *корешка, стебелька, семядолей и почечки*. Стебелек переходит в корешок — зачаток главного корня. Вверху стебелька находятся семядоли (зародышевые листья) с запасными питательными веществами. Из

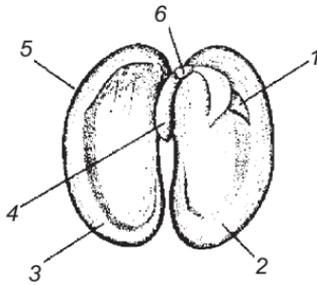


Рис. 39. Строение семени двудольного растения фасоли:

1 — почечка (зачаточный побег); 2, 3 — две семядоли (зародышевые листья с запасными питательными веществами); 4 — корешок (зачаток главного корня); 5 — семенная кожура; 6 — стебелек

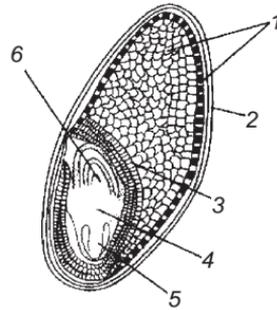


Рис. 40. Строение зерновки однодольного растения пшеницы:

1 — эндосперм (триплоидная запасная питательная ткань); 2 — околоплодник сростается с кожурой семени (зерновка — сухой плод); 3 — одна семядоля (щиток); 4 — стебелек; 5 — корешок; 6 — почечка

центральной клетки, сливающейся в ходе оплодотворения с одним из спермиев, образуется **эндосперм** — запасная питательная ткань, из стенки завязи — стенки плода — **околоплодник**.

Форма семян различных растений показана на рис. 41.

Плод. После образования зародыша, цветок вступает в новую фазу развития, которая завершается образованием плода. **Функция** плода — защита и распространение семян.

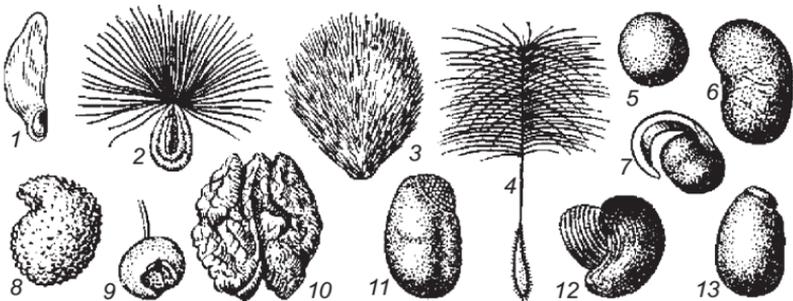


Рис. 41. Форма семян:

1 — сосны; 2 — ваточника; 3 — хлопчатника; 4 — строфанта; 5 — гороха; 6 — фасоли; 7 — хохлатки; 8 — ясенки; 9 — бересклета; 10 — грецкого ореха; 11 — фиалки; 12 — чистотела; 13 — клещевины

Классификация плодов по признакам:

- 1) консистенция околоплодника (сухой или сочный плод);
- 2) количество семян (одно- или многосеменной плод);
- 3) нераскрывающийся (замкнутый) плод или раскрывающийся и др. Различные типы плодов представлены на рис. 42.

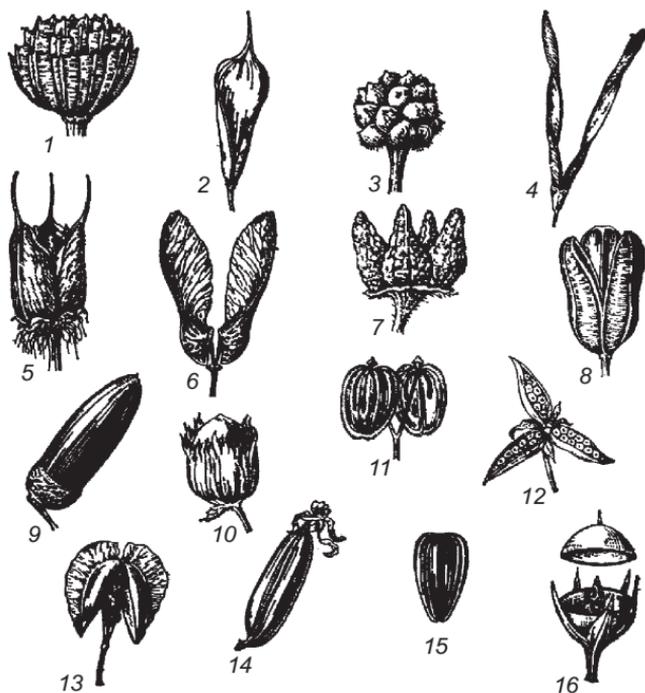


Рис. 42. Типы плодов

апокарпные: 1 — многолистовка (купальница европейская); 2 — однолистовка (живокость полевая); 3 — многоорешек (чистяк весенний); 4 — боб (желтая акация); **синкарпные:** 5 — верхняя синкарпная коробочка (зверобой продырявленный); 6 — двукрылатка (клен татарский); 7 — ценобий (воробейник полевой); 8 — нижняя синкарпная коробочка (касатик сибирский); 9 — желудь (дуб черешчатый); 10 — орех (лещина обыкновенная); 11 — вислоплодник (борщевик сибирский); **паракарпные:** 12 — верхняя паракарпная коробочка (фиалка полевая); 13 — стручочек (ярутка полевая); 14 — нижняя паракарпная коробочка (ятрышник); 15 — семянка (подсолнечник); 16 — лизикарпная крыночка (очный цвет)

У плодов коробочковидных семян много и они свободно высыпаются при растрескивании созревшего плода. К *многосеменным сухим плодам* относят:

- боб (горох, акация);
- стручок (капуста);
- коробочку (мак).

К *ореховидным* (плод односеменной, при созревании не растрескивается, семена не высыпаются) принадлежат:

- орех с жестким деревянистым околоплодником (лещина);
- семянка — семя не срывается с околоплодником (подсолнечник);
- крылатка — семянка, околоплодник которой имеет крыло-видный вырост (вяз);
- зерновка — околоплодник срывается с семенной кожурой (пшеница, рожь).

Плоды с сочным околоплодником:

- 1) ягодовидные (томат, картофель, яблоко);
- 2) костянковидные (плод с деревянистым внутриплодником, чаще односеменной) — вишня, боярышник, абрикос.

3.2.2. Ткани и органы животных

Все разнообразие тканей организма человека и животных может быть сведено к четырем типам тканей: эпителиальные, или пограничные, ткани; соединительные, или ткани внутренней среды организма; сократимые мышечные ткани и ткани нервной системы. Среди них различают:

1) *ткани общего назначения* (эпителиальные и внутренней среды (кровь, лимфа и соединительная ткань: собственно соединительная, хрящевая, костная));

2) *специальные ткани* (мышечная, нервная).

Эпителиальная ткань

Эпителиальная ткань — пограничная ткань, покрывающая организм снаружи, выстилающая внутренние полости и органы, входящая в состав печени, легких, желез.

Клетки эпителиальной ткани располагаются в виде пласта. Особенностью клеток эпителия является их *полярность*, так различают верхнюю часть клетки (апикальную) и нижнюю часть (базальную). Эпителиальные клетки обладают высокой способностью к регенерации (восстановлению). В эпителиальной ткани

отсутствуют кровеносные сосуды, питание клеток происходит диффузно через базальную пластинку, состоящую из коллагеновых волокон нижележащих тканей.

Классификация эпителия по *форме клеток* (рис. 43–45):

- 1) Плоский эпителий.
- 2) Кубический.
- 3) Цилиндрический.

Классификация эпителия по *взаимному расположению клеток* (рис. 46–48):

1. Однослойный (все клетки располагаются в виде одного слоя — пласта — либо касаются базальной мембраны).

1.1. Однорядный (ядра всех клеток расположены на одном уровне).

1.2. Многорядный (ядра всех клеток расположены на разных уровнях).

2. Многослойный (не все клетки касаются базальной мембраны).

Классификация эпителия по *локализации в организме и выполняемым функциям*:

- 1) Покровный (эпителий кожи).
- 2) Эпителий паренхимы внутренних органов (легкого, печени).
- 3) Железистый (эпителий желез, секретирующих различные вещества).
- 4) Эпителий слизистых оболочек (выстилает полые органы, покрытые слизью, например, всасывающий эпителий кишечника).
- 5) Эпителий серозных оболочек (выстилает стенки полостей тела, например, перикардиальной, брюшной, плевральной).



Рис. 43. Однослойный плоский эпителий



Рис. 44. Кубический эпителий

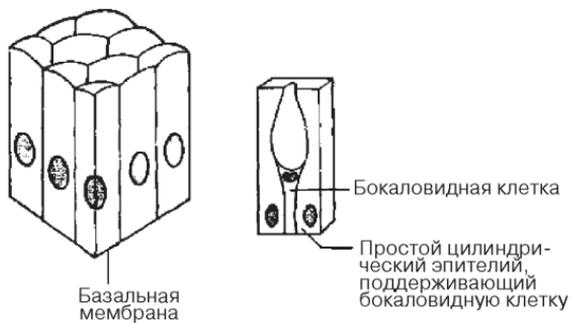


Рис. 45. Цилиндрический эпителий

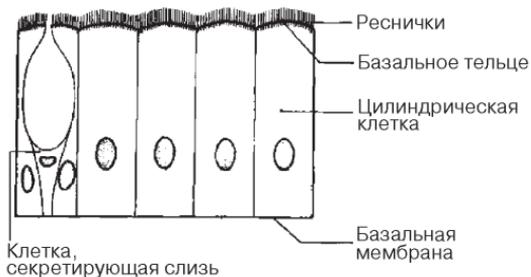


Рис. 46. Однослойный мерцательный эпителий

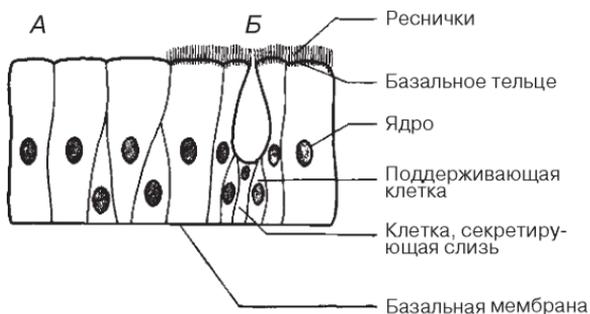


Рис. 47. Псевдомногослойный эпителий:
А — цилиндрический; *Б* — мерцательный

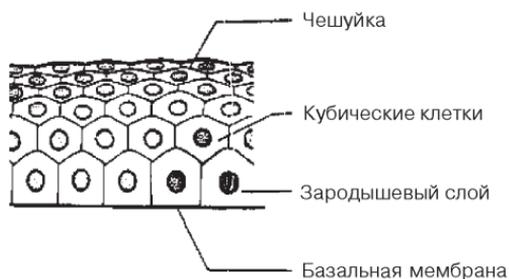


Рис. 48. Многослойный ороговевающий эпителий

Таким образом, эпителиальной ткани присущи следующие функции:

- покровная;
- защитная;
- трофическая (питательная);
- секреторная.

Ткани внутренней среды

Представлены кровью, лимфой и соединительной тканью. Особенностью организации соединительной ткани является наличие, наряду с клеточными элементами, большого количества **межклеточного вещества**, представленного *основным веществом* и *волокнистыми структурами* (образованы фибриллярными белками — коллагеном, эластином и др.).

Соединительная ткань в свою очередь делится на:

- собственно соединительную;
- хрящевую;
- костную.

Собственно соединительная ткань формирует прослойки внутренних органов, подкожную клетчатку, связки, сухожилия и др.

Хрящевая ткань образует (рис. 49):

- 1) гиалиновый хрящ (локализован на суставных поверхностях);
- 2) волокнистый (локализован в межпозвоночных дисках);
- 3) эластический (входит в состав надгортанника, ушных раковин).

Костная ткань формирует различные кости скелета (рис. 50), прочность которых обусловлена отложением в них нерастворимых кальциевых солей. Так костная ткань участвует в минеральном обмене организма.

Функции соединительной ткани:

- опорная;
- защитная;
- трофическая (питательная).

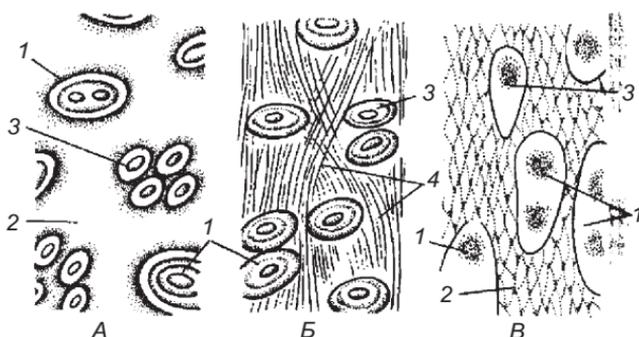


Рис. 49. Виды хрящевой ткани:

A — гиалиновая; *B* — эластическая; *B* — волокнистая; 1 — хондробласты; 2 — межклеточное вещество; 3 — группы хондроцитов (зрелые хрящевые клетки); 4 — эластические волокна

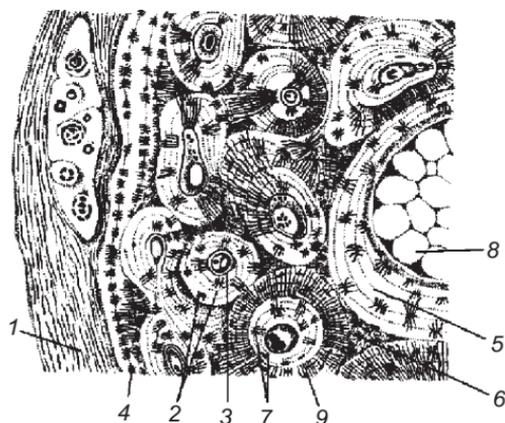


Рис. 50. Строение пластинчатой костной ткани (поперечный шлиф):

1 — надкостница; 2 — пластинки остеона; 3 — каналы остеона (гаверсовы каналы); 4 — наружные главные пластинки; 5 — внутренние главные пластинки; 6 — вставочные пластинки; 7 — остеоциты; 8 — костномозговая полость; 9 — остеон

Мышечная ткань

Клетки мышечной ткани обладают особыми свойствами возбудимости, сократимости, проводимости. Различают три типа мышечной ткани в организме:

- гладкую;
- поперечно-полосатую;
- сердечную.

Гладкая мышечная ткань образует мускулатуру внутренних органов, входит в состав стенок кровеносных и лимфатических сосудов. Гладкомышечные клетки имеют веретенообразную форму, содержат одно ядро и не имеют поперечной исчерченности. Гладкие мышцы иннервируются вегетативной нервной системой и осуществляют относительно медленные движения и тонические сокращения.

Поперечно-полосатая мышечная ткань формирует скелетную мускулатуру, а также мышцы языка, глотки, начальной части пищевода. Структурно-функциональной единицей поперечно-полосатой мышечной ткани является *мышечное волокно* — длинная многоядерная клетка с поперечной исчерченностью, обусловленной определенным составом и расположением мышечных белков (актин, миозин и др.), участвующих в мышечном сокращении. Скелетные мышцы содержат множество независимо сокращающихся волокон. Поперечно-полосатые мышцы сокращаются в ответ на импульсы, приходящие от двигательных нейронов спинного и головного мозга.

Отдельное мышечное волокно (рис. 51) (А) состоит из множества миофибрилл, тесно связанных с системой трубочек. В структуре миофибриллы (Б) выделяются функциональные единицы мышечного сокращения — саркомеры. *Саркомер* — участок миофибриллы, расположенный в промежутке между двумя Z-линиями. На макромолекулярном уровне (В) каждый саркомер состоит из чередующихся толстых и тонких филаментов. Толстые филаменты содержат белок миозин, тонкие состоят в основном из белка актина.

Сердечная мышечная ткань (миокард) сочетает свойства гладкой и поперечно-полосатой мышечных тканей. Так, сердечная мышца имеет исчерченность, но не поддается произвольному управлению и обладает *автоматией*. Клетки сердечной мышцы соединены друг с другом с помощью особых отростков (вставочных дисков) с образованием единой структурно-функциональной единицы, отвечающей на раздражение одновременной сократительной реакцией всех мышечных элементов.

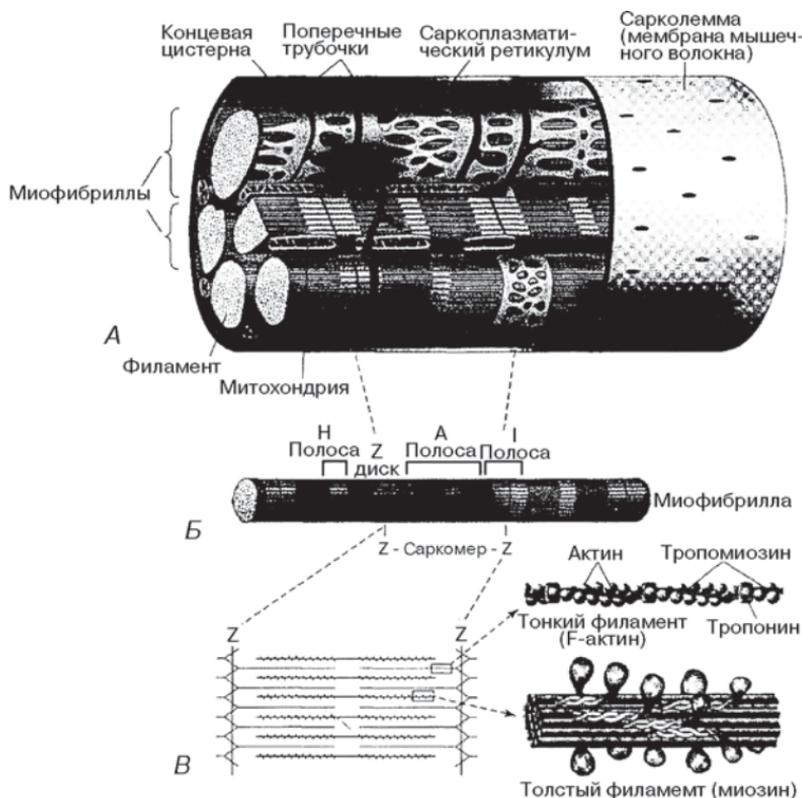


Рис. 51. Уровни организации скелетной мышцы

А — мышечное волокно; Б — миофибрилла; В — саркомер

Функции мышечной ткани:

- перемещение тела в пространстве;
- смещение и фиксация частей тела;
- изменение объема полости тела, просвета сосуда, движение кожи;
- работа сердца.

Нервная ткань

Нервная ткань формирует головной и спинной мозг, нервные ганглии и волокна. Клетками нервной ткани являются нейроны и глиальные клетки.

Нервная клетка: структура и функция. Нейрон (нервная клетка) является основной функциональной единицей нервной системы (рис. 52, 53). Он состоит из *тела клетки (сомы)* и двух видов отростков — дендритов, аксонов и концевых пластин.

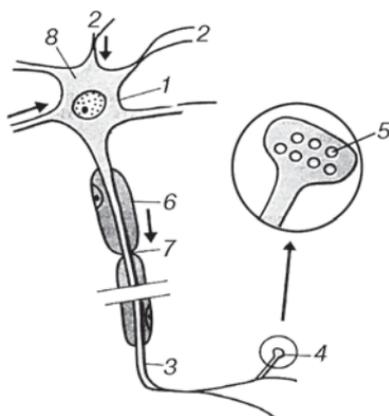


Рис. 52. Строение нейрона:

1 — тело нейрона, 2 — дендриты, 3 — аксоны, 4 — концевые пластинки, 5 — синаптические пузырьки, 6 — миелиновая оболочка, 7 — перехват Ранвье, 8 — вещество Ниссля

Дендриты (обычно нейрон имеет несколько дендритов) — короткие, толстые, сильно ветвящиеся отростки, проводящие нервные импульсы (возбуждение) к телу нервной клетки. *Аксон* — один длинный (до 1,5 м) неветвящийся отросток нервной клетки, проводящий нервный импульс от тела клетки к ее концевому отделу (к периферии). Отростки по сути дела представляют собой полые трубочки, наполненные цитоплазмой, которая течет по направлению к *концевым пластинкам*. Цитоплазма увлекает с собой ферменты, образовавшиеся в структурах гранулярного эндоплазматического ретикулума (8) и катализирующие синтез *медиаторов* в концевых пластинках. Медиаторы запасаются в **синаптических пузырьках** (5). Будучи окруженными мембраной, медиаторы биологически инертны. Аксоны некоторых нейронов защищены с поверхности **миелиновой оболочкой** (6), образованной *шванновскими клетками*, обвивающими аксон. Места, в которых он не покрыт миелиновой оболочкой, называют *перехватами Ранвье* (7). Миелин является остатком мембран мертвых клеток. На 78 % он состоит из липидов и на 22 % — из белков. Состав миелина обеспечивает хорошие изолирующие свойства клетки.

Нервные клетки соединяются друг с другом посредством синапсов. **Синапс** — место контакта двух нейронов, где происходит передача нервного импульса от одной клетки к другой. В зависимости от механизма передачи нервного импульса различают *химические* и *электрические синапсы*. Синапс состоит из:

- пресинаптической мембраны;
- синаптической щели;
- постсинаптической мембраны.

В пресинаптической области нейрона содержатся везикулы с *нейромедиатором* — веществом, высвобождающимся в синаптическую щель при поступлении нервного импульса в клетку и воздействующим на постсинаптическую мембрану, вызывая изменение ее проницаемости, и как следствие, мембранного потенциала. По характеру воздействия нейромедиатора различают *возбуждающие* и *тормозные синапсы*.

В зависимости от типов нервных отростков, участвующих в формировании синапса, наиболее часто встречаются:

1) Аксодендритические синапсы — аксон образует синапс на дендрите.

2) Аксосоматические — аксон образует синапс на теле клетки.

По положению в рефлекторной дуге и функционально выделяют следующие группы нейронов:

1. Рецепторные (афферентные) — ответственны за восприятие информации извне.

2. Вставочные (ассоциативные) — являются посредниками передачи информации между рецепторными и двигательными нейронами.

3. Двигательные (эфферентные или мотонейроны) — ответственны за передачу импульса на исполнительный рабочий орган.

Клетки **глии** различаются по форме, расположению в нервной ткани. Они могут формировать плотные миелиновые оболочки вокруг аксонов, изолируя нервное волокно и способствуя тем самым значительному увеличению скорости передачи нервного импульса. Так, глия выполняет вспомогательные функции:

- изолирующую;
- опорную;
- трофическую;
- защитную.

Функции нервной ткани заключаются в:

- получении, переработке, хранении, передаче информации, поступающей из внешней среды и внутренних органов;

- регуляции и согласовании деятельности всех систем организма.

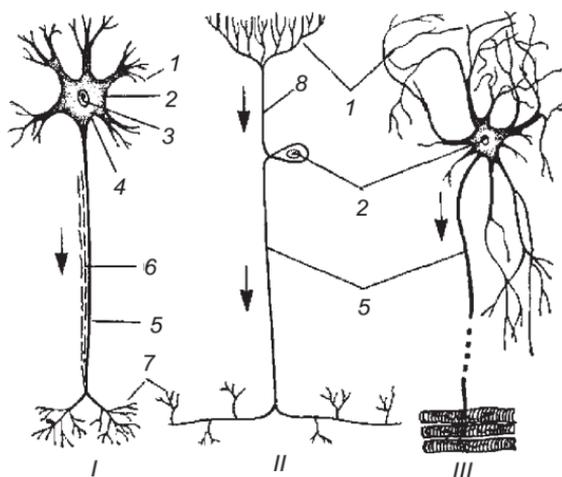


Рис. 53. Типы нейронов:

I — униполярный (двигательный, центробежный); *II* — псевдобиполярный (чувствительный, центростремительный); *III* — мультиполярный (входит в состав головного мозга): 1 — дендриты; 2 — тело нейрона; 3 — клеточное ядро; 4 — цитоплазма; 5 — аксон; 6 — иванновская клетка; 7 — окончатая аксона; 8 — дендрон

Перечисленные выше ткани организма животного и человека формируют органы и **физиологические системы органов**: покровную, систему опоры и движения, пищеварительную, кровеносную, дыхательную, выделительную, половую, эндокринную, нервную.

Покровная система включает кожу и слизистые оболочки, предохраняющие организм от внешних воздействий.

Система опоры и движения представлена костями, образующими скелет, и мышцами, придающими телу форму, обеспечивающими опору и движение, защищающими внутренние органы.

Пищеварительная система включает органы ротовой полости (язык, зубы, слюнные железы), глотку, пищевод, желудок, кишечник, печень, поджелудочную железу. Эти органы обеспечивают переработку питательных веществ в организме.

Кровеносная система включает сердце и кровеносные сосуды, осуществляющие процесс кровообращения и обмен веществами между организмом и средой.

Дыхательная система образована носовой полостью, носоглоткой, гортанью, трахеями и легкими, обеспечивающими газообмен.

Выделительная система включает почки, мочеточники, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал, удаляющие из организма конечные токсичные продукты обмена веществ.

Половая система представлена *мужскими органами* (семенниками, мошонкой, предстательной железой, penisом) и *женскими органами* (яичниками, маткой, влагалищем, наружными женскими половыми органами), обеспечивающими размножение.

Эндокринная система включает железы внутренней секреции (щитовидную, половые, поджелудочную, надпочечники и др.), вырабатывающие гормоны, регулирующие функции и метаболизм в органах и тканях.

Нервная система образована нервной тканью, пронизывающей все органы и ткани и регулирующей согласованное функционирование всех систем и целостного организма в изменяющихся условиях окружающей среды.

3.3. РАЗМНОЖЕНИЕ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМОВ

Размножение — свойство, присущее всем живым существам от бактерий до млекопитающих воспроизводить себе подобных. В природе встречаются два типа размножения живых организмов — бесполое и половое.

3.3.1. Бесполое размножение

Бесполое размножение характеризуется развитием новой особи из *соматических клеток одной особи без образования гамет*. При этом образующиеся дочерние клетки по содержанию наследственной информации, морфологическим, анатомическим и физиологическим особенностям полностью идентичны родительским.

Выделяют несколько *способов бесполого размножения*:

1. Развитие из одной клетки:

1.1. *Обычное митотическое деление* клетки надвое (характерно для прокариот и одноклеточных эукариот, например, амёбы, эвглены зеленой, хламидомонады).

1.2. *Множественное деление* (характерно для одноклеточных эукариот, например, жгутиковых, споровиков).

1.3. *Неравномерное деление, или почкование* (характерно для одноклеточных эукариот, например, некоторых инфузорий, дрожжей).

1.4. *Спорообразование* (свойственно некоторым низшим грибам, водорослям (хлорелла), простейшим (малярийному плазмодию) и

споровым растениям (мхам, высшим грибам, многоклеточным водорослям, папоротникам)).

Так, различают несколько видов **митотического деления**, лежащего в основе бесполого размножения клетки.

1) *Монотомия* — способ деления, сопровождающийся образованием из одной материнской клетки двух дочерних половинного объема, с последующим их ростом до исходного размера.

2) *Палитомия* — способ деления, сопровождающийся образованием из одной материнской клетки двух дочерних половинного объема, с последующим повторным делением без роста, не достигая исходного размера материнской клетки.

3) *Шизогония* — способ деления, когда ядро материнской клетки сначала делится многократно, без разделения цитоплазмы (много ядер в одной клетке), а затем дает начало нескольким дочерним клеткам.

4) *Изотомия* — способ деления, когда материнская клетка делится на равные части.

5) *Анизотомия* — способ деления, когда материнская клетка делится на неравные части (большую и меньшую дочерние клетки).

Спорообразование — размножение с помощью **спор** — клеток с защитной покровной оболочкой. Споры могут быть различных размеров, подвижными (зооспоры со жгутиком) или неподвижными. Процесс образования спор у многих растений протекает в особых структурах — *спорангиях*.

Спора может быть единицей расселения либо особой стадией жизненного цикла, позволяющей переносить неблагоприятные условия среды.

2. Развитие из группы клеток:

2.1. *Вегетативное размножение, или деление частями тела* — черенками, корневищами, почками, усами, клубнями, луковицами — широко распространено у растений, например, картофеля, ивы, винограда, земляники, бегонии.

2.2. *Упорядоченное деление* — характерно для радиально-симметричных медуз, морских звезд, кольчатых червей.

2.3. *Неупорядоченное деление* — характерно для ресничных, ленточных червей.

2.4. *Почкование* — характерно для губок, кишечнополостных, кольчатых червей.

2.5. *Полиэмбриония (в эмбриональном развитии)* — характерно для некоторых млекопитающих, встречается у человека при образовании однояйцевых близнецов.

Если вегетативное размножение свойственно различным группам растений (от водорослей до цветковых), то у животных говорят о фрагментации и почковании.

Фрагментация — деление частями тела, основанное на способности живых существ восстанавливать утраченные органы или части тела. Например, у плоских червей (планария), кольчатых червей, иглокожих бесполое размножение осуществляется делением тела на две или более частей, из которых развиваются полноценные особи.

Почкование — способ бесполого размножения многоклеточных, связанный с формированием на теле материнской особи небольшого растущего бугорка, приобретающего зачатки всех структур и органов материнского организма. Затем происходит его отделение (отпочковывание) с последующим ростом до размера исходного материнского организма.

Таким образом, бесполое размножение, эволюционно возникшее раньше полового, — эффективный процесс. На его основе в благоприятных условиях численность вида может быстро увеличиваться. Однако при любых формах бесполого размножения все потомки имеют генотип, идентичный материнскому. Новые признаки, которые могут оказаться полезными при изменении условий среды, появляются только в результате относительно редких мутаций.

3.3.2. Половое размножение

Половое размножение — смена поколений и развитие организмов на основе слияния специализированных *половых клеток* — гамет, образующихся в половых железах. Половое размножение дает огромные эволюционные преимущества по сравнению с бесполом. Это обусловлено тем, что генотип потомков формируется благодаря комбинации генов, принадлежащих обоим родителям. В половом размножении участвуют две физиологически различные особи — женская и мужская. Появление новых комбинаций генов обеспечивает более успешное и быстрое приспособление вида к изменяющимся условиям обитания, освоению новых экологических ниш и т. д. Таким образом, сущность полового размножения заключается в объединении в наследственном материале потомка генетической информации из двух разных источников (родителей) и в увеличении генетического разнообразия потомства.

Половое размножение характеризуется обменом генетической информацией между женскими и мужскими особями. Такой обмен осуществляется несколькими способами.

1. *Конъюгация* — временное соединение и обмен участками хромосом посредством образования цитоплазматических мостиков, по которым мужская хромосома передвигается в женскую клетку (характерно для прокариот, инфузорий и др.).

2. *Гаметогамия* — половое размножение с образованием особых гаплоидных половых клеток — гамет (характерно для большинства эукариот). У разных видов животных и растений половые клетки имеют различные размеры, форму, строение и развитие.

2.1. Гаметогамия без оплодотворения (нерегулярные типы полового размножения):

1) *Партеногенез* — развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки (характерно для пчел, муравьев, тлей, рачков).

2) *Гиногенез* — развитие зародыша из яйцеклетки без участия ядра сперматозоида, однако начало дробления яйцеклетки стимулируется после воздействия сперматозоидом, который ее не оплодотворяет и погибает (характерно для круглых червей, некоторых рыб).

3) *Андрогенез* — развитие зародыша за счет генетического материала сперматозоида, проникающего в яйцеклетку, с последующей гибелью ядра яйцеклетки (встречается у тутового шелкопряда, в эксперименте у некоторых растений).

4) *Апомиксис* — развитие из неоплодотворенной яйцеклетки либо возникновение зародыша вообще не из гамет (например, из различных клеток зародышевого мешка у цветковых растений).

2.2. Гаметогамия с оплодотворением:

1) *Изогамия* — половые клетки не отличаются друг от друга (характерно для зеленых и бурых водорослей).

2) *Оогамия* — яйцеклетка во много раз больше сперматозоида (почти все животные и растения).

3) *Анизогамия* — половые клетки отличаются друг от друга, но не так сильно, как при оогамии (характерно для некоторых водорослей, жгутиковых).

Жизненный цикл (цикл развития) — последовательность процессов, совокупность всех фаз развития особи от момента образования зиготы до достижения половой зрелости и способности формировать гаметы. В зависимости от характера полового процесса (от места редукционного деления (мейоза) в жизненном цикле, последовательности чередования ядерных фаз) у разных групп организмов жизненные циклы значительно различаются.

В зависимости от положения мейоза в жизненном цикле выделяют следующие *виды редукции*.

1. *Гаметическая* — мейоз непосредственно предшествует образованию гамет (характерно для большинства животных). В жизненном цикле преобладает *диплоидная* стадия развития, гаплоидная фаза представлена только гаметами.

2. *Зиготическая* — мейоз осуществляется сразу после образования зиготы (характерно для некоторых простейших, например, споровиков). В жизненном цикле преобладает *гаплоидная* стадия развития, диплоидная фаза представлена только зиготой.

3. *Спорическая* — мейоз происходит перед образованием спор, а не гамет (характерно для всех высших растений). Это *смешанный* тип редукции, так как и диплоидная и гаплоидная фазы жизненного цикла существуют значительное время. При этом у мхов в жизненном цикле преобладает гаплоидная стадия — *гаметофит*, у всех других групп высших растений — диплоидная стадия — *спорофит*.

Развитие половых клеток и оплодотворение у цветковых растений

Развитие половых клеток и оплодотворение у цветковых растений происходит в цветке (рис. 54).

Мужские половые клетки созревают в **пыльнике** (пыльцевом мешке или микроспорангии), расположенном на тычинке (рис. 55). В нем содержится множество диплоидных клеток, каждая из которых делится путем мейоза и образует 4 гаплоидных пыльцевых зерна (микроспоры), из всех них затем развивается мужской гаметофит. Каждое пыльцевое зерно делится путем митоза и образует 2 клетки — вегетативную и генеративную. Генеративная клетка еще раз делится путем митоза и образует 2 спермия. Таким образом, **пыльца** (проросшая микроспора, созревшее пыльцевое зерно) содержит три клетки — 1 вегетативную и **2 спермия**, покрытые оболочкой.

Женские половые клетки развиваются в **семязачатке** (семяпочке или мегаспорангии), располагающемся в завязи пестика (рис. 56). Одна из ее диплоидных клеток делится путем мейоза и образует 4 гаплоидные клетки. Из них только одна гаплоидная клетка (мегаспора) трижды делится путем митоза и прорастает в зародышевый мешок (женский гаметофит), три другие гаплоидные клетки отмирают. В результате деления мегаспоры образуются 8 гаплоидных ядер зародышевого мешка, в котором 4 ядра располагаются на одном полюсе, а 4 — на противоположном. Затем от каждого полюса в центр зародышевого мешка мигрирует по

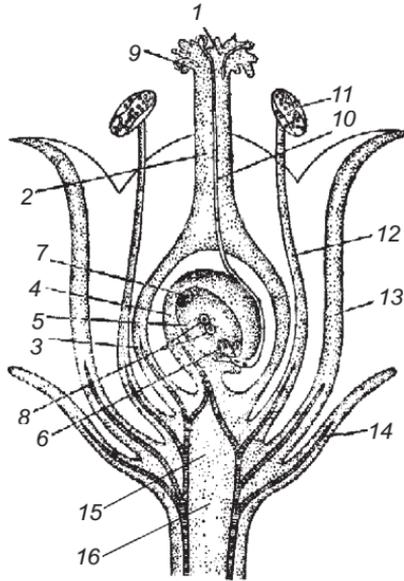


Рис. 54. Двойное оплодотворение у цветковых растений:

1 — рыльце пестика; 2 — столбик; 3 — завязь; 4 — семяпочка; 5 — зародышевый мешок (женский гаметофит); 6 — яйцеклетка (в центре) и две сопутствующие клетки; 7 — полярные ядра; 8 — два ядра перед слиянием и образованием центрального диплоидного ядра; 9 — прорастающее пыльцевое зерно; 10 — пыльцевая трубка, на конце которой видны два спермия; 11 — пыльник; 12 — тычиночная нить; 13 — венчик; 14 — чашечка; 15 — цветоложе; 16 — цветоножка

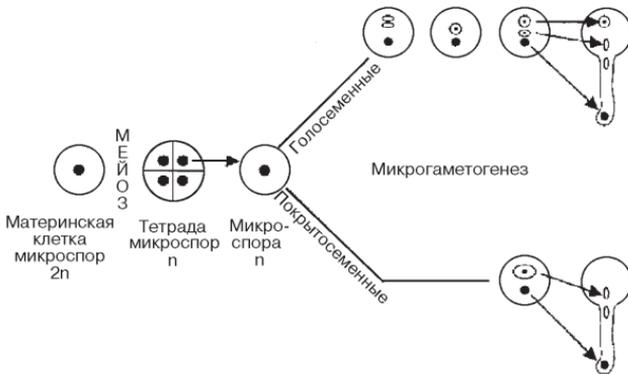


Рис. 55. Микроспорогенез — образование мелких спор внутри спорангия и микрогаметогенез — образование из микроспоры мужского гаметофита и прорастание пыльцевого зерна

одному ядру, сливаясь, они образуют центральное диплоидное ядро зародышевого мешка. Одна из трех гаплоидных клеток, расположенных у пыльцевхода, является крупной **яйцеклеткой**, две другие — вспомогательные клетки-синергиды.

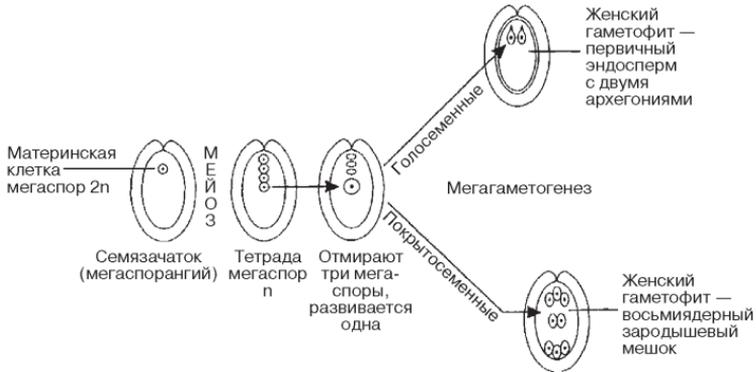


Рис. 56. Мегаспорогенез — образование крупных спор внутри семязачатка и **мегагаметогенез** — образование из мегаспоры женского гаметофита

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

Жизненный цикл цветкового растения показан на рис. 57.

Оплодотворение у животных

Оплодотворение — процесс слияния яйцеклетки и сперматозоида, при котором восстанавливается диплоидный набор хромосом,

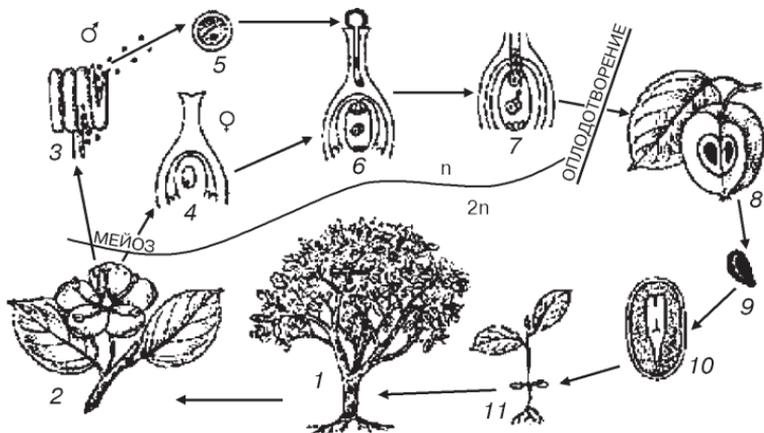


Рис. 57. Жизненный цикл цветкового растения (яблони) (доминирует спорофит, гаметофиты раздельнополые, крайне редуцированы, мужской гаметофит образуется внутри пыльцевого зерна, женский (зародышевый мешок) — внутри семязпочки):

1 — дерево (спорофит); 2 — цветок; 3 — тычинка; 4 — пестик (формирование семязпочки (мегаспоры) в завязи); 5 — микроспоры (пыльца); 6 — прорастание пыльцевой трубки в зародышевый мешок; 7 — оплодотворение; 8 — плод; 9 — семя; 10 — прорастание зародыша семени; 11 — проросток

в результате возникает одноклеточная стадия развития организма — **зигота** (оплодотворенная яйцеклетка).

Осеменение — процесс, обеспечивающий встречу сперматозоида и яйцеклетки и предшествующий оплодотворению. Различают следующие виды осеменения:

1. *Наружное* — взаимодействие сперматозоидов и яйцеклеток происходит во внешней среде (например, осеменение и оплодотворение у рыб, бесхвостых амфибий происходит в воде).

2. *Внутреннее* — введение семенной жидкости самцов, содержащей сперматозоиды, в половые пути самки (характерно для всех наземных позвоночных, рептилий, птиц, млекопитающих).

3. *Смешанное* — выведение самцами спермий, содержащихся в пакете-сперматофоре, в водную среду с последующим их захватыванием клоакой самками (характерно для хвостатых амфибий, например тритонов).

Оплодотворение может наступать сразу после осеменения, либо через время. В оплодотворении выделяют 2 этапа:

1) **Проникновение сперматозоида через оболочку яйцеклетки — слияние гамет.** Процесс оплодотворения начинается с *акросомальной реакции* — растворения оболочек яйца при соприкосновении сперматозоида с яйцеклеткой, посредством высвобождения содержащихся в акросоме сперматозоида протеолитических ферментов. Это обеспечивает проникновение ядра сперматозоида (клеточная оболочка сперматозоида разрушается) через образующийся акросомальный отросток, в яйцеклетку.

2) **Слияние ядер гамет, объединение наследственной информации.** Мужские и женские ядра набухают, образуя пронуклеусы, которые сливаются (происходит кариогамия). Так из двух гаплоидных половых клеток образуется одна диплоидная клетка — **зигота**.

3.3.3. Онтогенез. Эмбриональное и постэмбриональное развитие организмов

Индивидуальное развитие организмов — онтогенез — у животных делится на два периода — эмбриональный и постэмбриональный.

Эмбриональный период развития (эмбриогенез) — период с момента образования зиготы до рождения или выхода организма из яйцевых оболочек — состоит из нескольких этапов (рис. 58, 59).

1. **Дробление** — ряд последовательных митотических делений зиготы, с образованием клеток, называемых **бластомерами**. После оплодотворения или стимуляции яйцеклетка (зигота) начинает делиться. Характер дробления определяется строением яйцеклетки и зависит от запаса питательных веществ в яйцеклетке — количества и особенностей распределения желтка в цитоплазме.

По способу дробления выделяют 2 типа яиц:

1) **Глобластические** — характерно *полное дробление* (цитоплазма яйцеклетки полностью разделяется на бластомеры).

2) **Меробластические** — характерно *частичное дробление* (цитоплазма яйцеклетки не полностью разделяется на бластомеры).

Также различают следующие *виды дробления*:

1. **Полное равномерное дробление** с образованием бластомеров одинаковых размеров и формы (характерно для алецитальных и гомолецитальных яйцеклеток).

2. **Полное неравномерное дробление** на неравные по размерам бластомеры, более мелкие у анимального полюса и более крупные у вегетативного (характерно для телолецитальных яйцеклеток с умеренным содержанием желтка).

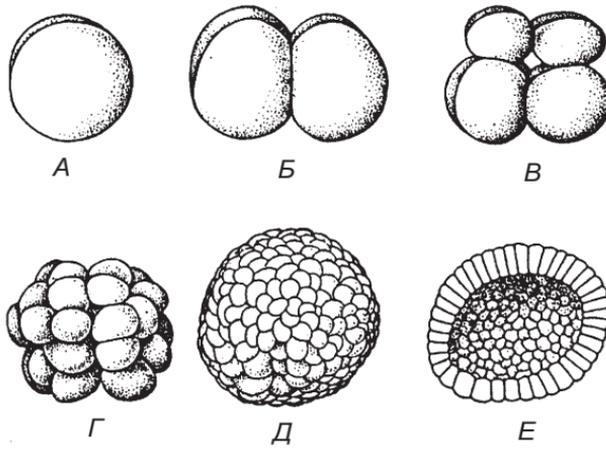


Рис. 58. Ранние стадии эмбрионального развития ланцетника:

А–В — дробление зиготы; *Г* — морула; *Д* — бластула; *Е* — бластула в разрезе (видна **бластоцель** — полость, заполненная жидкостью и окруженная одним слоем клеток)

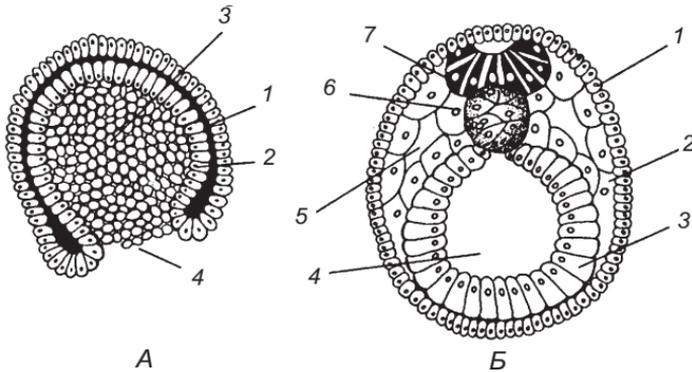


Рис. 59. Стадии эмбрионального развития:

А — **гастрола**: 1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — кишечная полость; 4 — первичное ротовое отверстие; *Б* — **нейрула**: 1 — эктодерма; 2 — мезодерма; 3 — энтодерма; 4 — кишечная полость; 5 — вторичная полость тела; 6 — хорда; 7 — нервная пластинка

3. *Частичное дискоидальное* дробление участка цитоплазмы, содержащего ядро, лишённого желтка, у анимального полюса с образованием *зародышевого диска* (характерно для телолецитальных яиц с большим количеством желтка, например, у рыб, рептилий, птиц).

4. *Поверхностное* дробление с образованием одного слоя бластомеров на поверхности яйца, при этом в центре содержится богатая желтком неразделившаяся цитоплазма (характерно для центролецитальных яйцеклеток).

Характерной отличительной особенностью дробления (по сравнению с обычным делением) является то, что интерфазы деления короткие и *бластомеры не растут* (не увеличиваются в размерах). Протоплазма при этом делится путем возникновения впячиваний оболочки клетки — *борозд дробления*. В последующем объём цитоплазмы уменьшается до некоторого критического значения и постепенно восстанавливается нормальное ядерно-плазменное соотношение.

Первая борозда дробления проходит меридиально (вдоль) с образованием двух бластомеров. Вторая борозда дробления проходит также меридиально, но перпендикулярно первой, с образованием четырех бластомеров. Третья борозда дробления проходит в экваториальной плоскости (поперек), несколько ближе к анимальному полюсу, с образованием восьми бластомеров.

Завершается дробление образованием полой шарообразной **бластулы**. В ней по периферии в один слой располагаются клетки — бластомеры, образующие стенку — **бластодерму**, а внутри находится полость — **первичная полость тела (бластоцель)**. Общий объём бластомеров не превышает объёма зиготы. Клетки неспециализированы и недифференцированы.

2. **Гастрюляция** — перемещение клеточных масс с образованием из бластулы двухслойного (или у большинства животных трехслойного) зародыша — **гастрюлы**. Зародыш состоит из пластов клеток — *зародышевых листков*. Наружный слой гастрюлы — **эктодерма**, внутренний слой — **энтодерма**. В дальнейшем между ними возникает третий слой — **мезодерма**.

Образование зародышевых листков у разных животных протекает неодинаково. Выделяют следующие способы гастрюляции (образования двухслойности).

1. *Впячивание (инвагинация)* — прогибание участка дна бластулы внутрь и соприкосновение его с противоположной стороной, образуя двухслойную структуру — **гастрюлу**. Полость гастрюлы —

гастроцель (полость первичной кишки), а отверстие в окружающую среду — **бластопор** (первичный рот). У первичноротых животных на месте первичного рта формируется ротовое отверстие, а у вторичноротых животных бластопор зарастает и на его месте образуется анальное отверстие, ротовое отверстие прорывается на противоположном полюсе.

2. *Иммиграция* — перемещение части клеток бластодермы в гастроцель с образованием энтодермы.

3. *Расслоение (деляминация)* — расслоение скопления бластомеров (при отсутствии бластоцеля внутри) на соответствующие зародышевые листки.

4. *Обрастание (эпиболия)* — обрастание более мелкими и быстрее делящимися бластомерами анимального полюса более крупных бластомеров вегетативного полюса с образованием из них эктодермы, а из клеток вегетативного полюса — энтодермы.

Мезодерма — третий зародышевый листок может формироваться 2 способами.

1. *Телобластический путь* — образование мезодермы в процессе гастрюляции из крупных клеток *телобластов*, формирующихся между экто- и энтодермой.

2. *Энтероцельный путь* — возникновение мезодермы из карманообразных выростов энтодермы между экто- и энтодермой. Так формируется вторичная полость тела — *целом*, или *энтероцель*.

На этапе гастрюляции клетки не делятся и не растут, появляются первые признаки дифференцировки.

3. **Органогенез** (у хордовых животных) — формирование комплекса осевых органов и тканей из зародышевых листков.

Процесс формирования *осевых структур* (нервной системы, хорды и пищеварительной трубки) начинается сразу же после завершения гастрюляции.

Нейруляция — процесс формирования **нервной трубки** (у позвоночных нервная система закладывается в виде нервной трубки). Эктодерма углубляется с образованием *нервной пластинки*, которая обособляется, прогибается и формирует нервную трубку. В нервной трубке в области головного отдела зародыша закладываются 3 мозговых пузыря, в результате дифференциации которых образуются 5 отделов головного мозга — передний, промежуточный, средний, мозжечок, продолговатый.

Одновременно с нейруляцией идут процессы закладки мезодермы и хорды. **Хорда** располагается под нервной трубкой и имеет энтодермальное происхождение. *Мезодерма* также возникает из

энтодермы энтероцельным путем. Из энтодермы развивается **пищеварительная система**.

В результате различные органы имеют следующее происхождение:

1) Из **эктодермы** формируется нервная трубка, из которой позднее образуются спинной и головной мозг и органы чувств, эпидермальный слой кожи и ее производные: роговые чешуи, перья, волосы, кожные железы, эмаль зубов.

2) Из **энтодермы** происходят пищеварительная система и ее железы (пищеварительный канал, печень, поджелудочная железа и др.) и дыхательная система (легкие и др. органы).

3) Из **мезодермы** образуются костный скелет, мышцы, кровеносная, выделительная, половая системы.

ДНК всех клеток зародыша, развившихся из одной зиготы, несет одинаковую генетическую информацию о его развитии. *Дифференциация клеток*, образование органов и тканей происходят за счет функционирования на различных этапах в разных клетках и тканях неодинаковых генов. Стимулируют деятельность генов специфические для каждого из них вещества — индукторы. Вначале развития зародыша эти вещества выделяются разнородными участками цитоплазмы яйцеклетки, а при образовании органов и тканей индукторы выделяются определенными частями зародыша. Опытным путем доказано, что развитие нервной трубки совершается под воздействием мезодермы. Аналогичное влияние установлено на развитие других органов. Таким образом, важную роль в развитии организма играет *эмбриональная индукция*.

Гомология (сходство) зародышевых листков большинства животных — одно из доказательств единства происхождения животного мира.

Закон зародышевого сходства К. Бэра. Эмбрионы обнаруживают на ранних стадиях развития общее сходство в пределах типа. Сходство зародышей разных систематических групп свидетельствует об общности их происхождения.

Позвоночных животных условно делят на 2 группы.

1. **Анамнии** — группа животных, зародыш которых развивается в воде и не нуждается в особых защитных приспособлениях (рыбы, амфибии).

2. **Амниоты** — группа наземных животных, размножение которых осуществляется на суше; развитие зародыша сопровождается формированием *специальных зародышевых органов*, эмбриональных оболочек, защищающих зародыш от высыхания и воздействий окружающей среды.

Амнион (амниотическая полость) — водная оболочка, ограниченное эктодермой пространство, содержащее амниотическую жидкость — водную среду, необходимую для развития зародыша в наземной среде.

Аллантоис — оболочка, развивающаяся из эктодермы задней кишки, и служащая резервуаром для продуктов обмена зародыша и органом газообмена.

Постэмбриональное развитие начинается с момента рождения или выхода организма из яйцевых оболочек и продолжается до смерти живого организма. Постэмбриональное развитие сопровождается **ростом**, который может быть **определенным** (ограниченным определенным сроком) или **неопределенным** (продолжается в течение всей жизни).

Выделяют два типа постэмбрионального развития:

1. **Прямое развитие** — развитие, при котором у родившихся из тела матери или яйца молодых особей заложены все основные органы, свойственные взрослым организмам (у птиц, млекопитающих, человека, некоторых насекомых и др.).

2. **Непрямое развитие с превращением (метаморфозом)** — развитие, при котором новый организм появляется на свет из яйца в виде *личинки*, порой внешне совершенно непохожей и отличающейся по ряду признаков от взрослой особи. Личинка имеет более простое строение, чем взрослое животное, обладает личиночными органами, в последующем заменяющимися, приспособлена к активному питанию, росту, развитию, но обычно не способна размножаться (исключение составляет *неотения* — способность размножаться на личиночной стадии). Личинка претерпевает в своем развитии ряд превращений — *метаморфозов* (у амфибий, насекомых и др.). Неполное непрямое развитие исключает некоторые стадии.

Непрямое развитие (с метаморфозом) имеет определенное биологическое значение. Личинки и взрослые организмы приспособлены к жизни в различных условиях среды, таким путем они избегают конкуренции за пищу и места обитания, что способствует сохранению и процветанию вида.

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

А.Н. Северцов дополнил биогенетический закон: в индивидуальном развитии повторяются признаки не взрослых предков, а их зародышей.

3.4. ГЕНЕТИКА — НАУКА О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ, ЕЕ МЕТОДЫ И ЗАДАЧИ

Генетика — наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости.

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

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

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

Современная генетика располагает комплексом различных методов.

1. *Метод гибридологического анализа* — метод скрещивания особей с альтернативными признаками; анализ проявления у гибридов только исследуемых признаков, без учета остальных; выращивание и анализ потомства каждой особи отдельно от других; ведение строгого количественного учета гибридов, различающихся по исследуемым признакам.

2. *Цитологический* — микроскопическое изучение хромосом, ДНК на клеточном и субклеточном уровнях.

3. *Цитогенетический* — изучение хромосомного набора (кариотипа) — количества, формы, размеров хромосом у различных организмов, а также изменения их количества, строения.

4. *Генеалогический* или *метод родословных* — изучение наследования какого-либо признака у человека в ряду поколений родственников. Позволяет установить тип и характер наследования признаков.

5. *Близнецовый* — изучение проявления признаков у однояйцевых близнецов с оценкой роли внешней среды в реализации действия генов.

6. *Математический* — количественный учет наследования признаков.

7. *Биохимический* — изучение нарушений обмена веществ, возникающих в результате генных наследственных изменений.

8. *Онтогенетический* — изучение действия генов в процессе индивидуального развития организма, выявление присутствия рецессивных генов в гетерозиготном состоянии.

9. *Популяционно-статистический* — определение частот встречаемости различных генов в популяциях, позволяющее вычислить количество гетерозиготных организмов и прогнозировать количество особей с патологическими (мутантными) проявлениями действия генов.

Основными понятиями генетики являются следующие.

Генотип — совокупность всех генов одного организма.

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

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

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

Доминантный признак (ген) — преобладающий признак, подавляющий развитие другого альтернативного признака. Проявляется всегда как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии. Ген, его контролирующий, обозначается заглавной буквой, например *A*.

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

Гомозиготный организм (гомозигота) — особь (зигота), дающая при самоопылении однородное, нерасщепляющееся потомство. В гомологичных хромосомах содержит одинаковые аллельные гены (*AA* или *aa*) и образует один сорт гамет: только с геном *A*, или только с геном *a*.

Гетерозиготный организм (гетерозигота) — особь (зигота), дающая расщепление. В гомологичных хромосомах содержит разные аллели (*Aa*) и образует два сорта гамет: с геном *A* и *a*.

В генетике используют следующие общепринятые символы:

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

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

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

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

F — обозначают **гибридное потомство** с цифрой, соответствующей номеру поколения (например F₁ — первое поколение, F₂ — второе, и т. д.).

3.4.1. Хромосомная теория наследственности

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

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

1. Единицей наследственной информации является ген, локализованный в хромосоме.

2. Каждая хромосома содержит десятки тысяч генов, расположенных в ней линейно с образованием групп сцепления. Гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно, сцепленно.

3. Сцепление генов может нарушаться в процессе мейоза в результате кроссинговера.

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

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

В результате кроссинговера число комбинаций генов в гаметах увеличивается.

3.4.2. Законы наследственности

Основные законы наследственности были открыты Г. Менделем.

Моногибридное скрещивание

Скрещивание по одной паре признаков. Скрещиваются гомозиготные родители, отличающиеся друг от друга по проявлению одного признака, например, по окраске цветков гороха (красной и белой).

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

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

P	AA (красные) × aa (белые)
F ₁	Aa, Aa, Aa, Aa (все красные)

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

P	Aa (красные) × Aa (красные)
F ₂	AA, Aa, Aa, aa (расщепление по фенотипу — красные : белые = 3 : 1, по генотипу = 1 : 2 : 1)

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

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

С открытием мейоза гипотеза чистоты гамет получила цитологическое подтверждение. Например, предшественники половых

клеток (как и все соматические клетки) имеют диплоидный набор хромосом, после мейоза (редукционного деления) в каждую гамету попадает только одна из пары гомологичных хромосом, а следовательно, только один из *аллельных генов* — генов, расположенных в идентичных участках гомологичных хромосом.

Промежуточное наследование

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

P **AA** (красные) × **aa** (белые)

F_1 **Aa, Aa, Aa, Aa** (розовые)

P **Aa** (розовые) × **Aa** (розовые)

F_2 **AA, Aa, Aa, aa** (красные: розовые: белые = 1 : 2 : 1)

Анализирующее скрещивание

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

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

P **AA** × **aa**

F_a **Aa, Aa, Aa, Aa** (единообразное потомство, нет расщепления)

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

P **Aa** × **aa**

F_a **Aa, Aa, aa, aa** (происходит расщепление 1:1 по фенотипу и генотипу)

Дигибридное скрещивание

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

P **AABB** (желтые гладкие) \times **aabb** (зеленые морщинистые)
F₁ **AaBb** (все желтые гладкие, дигетерозиготы)

P **AaBb** \times **AaBb** (желтые гладкие)

Все возможные сочетания мужских и женских гамет можно установить с помощью решетки Пеннета:

Гаметы	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

F_2 9 : 3 : 3 : 1 = желтые гладкие : желтые морщинистые :
 : зеленые гладкие : зеленые морщинистые,
 где

9/16 — с генотипом $A_B_$ — желтые гладкие;

3/16 — с генотипом A_bb — желтые морщинистые;

3/16 — с генотипом $aaB_$ — зеленые гладкие;

1/16 — с генотипом $aabb$ — зеленые морщинистые.

Так, после самоопыления гибридов F_1 в F_2 появлялись особи четырех фенотипов: два — сходные с родительскими (желтые гладкие и зеленые морщинистые), а два — новые, сочетающие признаки матери и отца (желтые морщинистые и зеленые гладкие). При дигибридном скрещивании наблюдается независимое наследование признаков (рис. 60). Количественный анализ этих гибридов показывает, что дигибридное расщепление представляет собой два моногибридных расщепления, идущих независимо друг от друга. Оно выражается отношением 9 : 3 : 3 : 1, или $(3 : 1)^2$. Такой характер наследования называется **законом независимого наследования (распределения) признаков (третий закон Менделя)**. Согласно этому закону, расщепление по каждому признаку идет независимо от другого признака. Вообще, расщепление любого количества пар

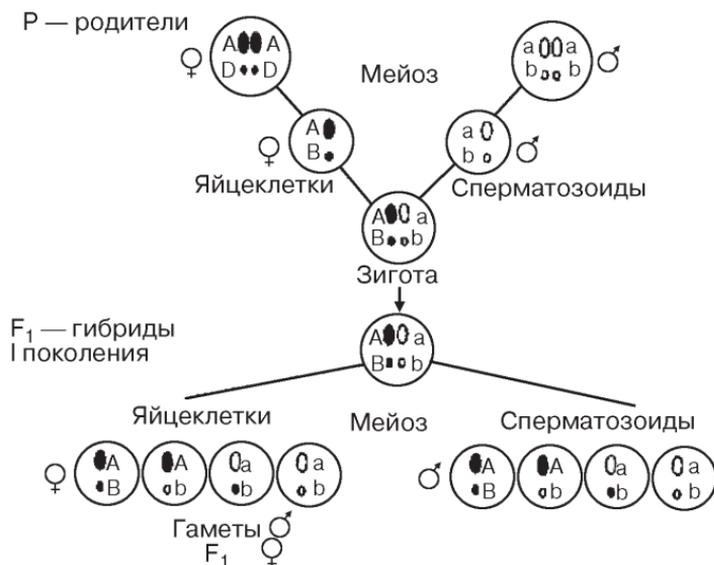


Рис. 60. Независимое наследование признаков при дигибридном скрещивании

альтернативных признаков (при условии, что их гены локализованы в разных хромосомах) можно рассчитать по формуле $(3 : 1)^n$, где n — количество изучаемых признаков.

Независимое наследование признаков при дигибридном скрещивании обусловлено независимым поведением хромосом в мейозе при образовании гамет гибридами F₁ ($AaBb$). Оно выражается в том, что в анафазе I с одинаковой вероятностью к одному полюсу могут отойти либо обе материнские хромосомы, а к другому — обе отцовские, либо вместе с материнской хромосомой с геном A отойдет отцовская с геном b, а вместе с отцовской хромосомой с геном a — материнская с геном B. Следовательно, гибриды из F₁ ($AaBb$) с одинаковой вероятностью могут образовывать 4 типа гамет: AB , ab , Ab и aB .

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

Развитие генетики XX в. показало, что далеко не все признаки наследуются в соответствии с законами Г. Менделя. Основные причины отклонения от этого следующие:

- сцепление генов;
- сцепление признаков с полом;
- взаимодействие генов;
- внеядерная наследственность;
- неравная вероятность образования всех типов гамет;
- неравная вероятность встречи разных типов гамет;
- случайное нерасхождение гамет;
- неодинаковая жизнеспособность зигот.

Закон сцепления генов

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

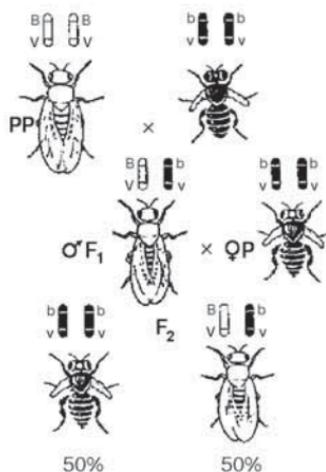
Он скрещивал дрозофил, различающихся по двум признакам: самка имела серое тело и нормальные крылья, самец — черное тело и короткие крылья. В F_1 все мухи оказались с серым телом и нормальными крыльями. Следовательно, эти признаки доминировали.

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

В анализирующем скрещивании гетерозиготного самца из F_1 (серое тело, нормальные крылья) скрещивали с самкой с рецессивными признаками (черное тело, короткие крылья). Среди потомков

оказалось не 4 фенотипических класса, как следовало бы ожидать при дигибридном скрещивании, а два (таких, как исходные родители) в отношении 1 : 1 (как при моногибридном скрещивании).

P	♀ черное тело, короткие крылья	×	♂ серое тело, нормальные крылья
Генотип	$\frac{a b}{a b}$	×	$\frac{A B}{a b}$
Гаметы	$\frac{a b}{\text{—}}$		$\frac{A B \text{ или } a b}{\text{—}}$
F _a	♀ серое тело, нормальные крылья	1 : 1	♂ черное тело, короткие крылья
Генотип	$\frac{A B}{a b}$ (50%)	и	$\frac{a b}{a b}$ (50%)



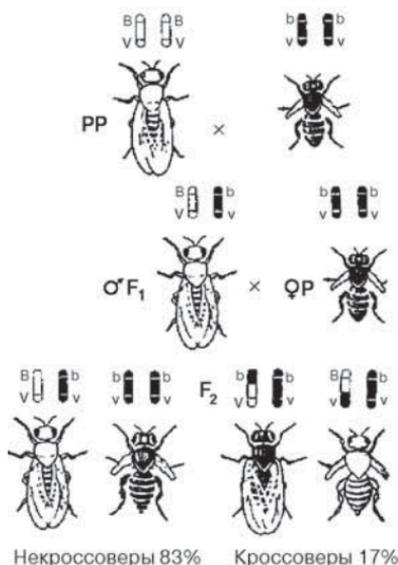
Такой характер наследования называется **законом сцепления генов (законом Моргана)** и объясняется тем, что исследуемые гены расположены в одной хромосоме, поэтому наследуются вместе сцепленно, как одна альтернативная пара, не обнаруживая независимого «менделевского» наследования. Гены, находящиеся в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

Нарушение сцепления

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

P	♀	серое тело, нормальные крылья	×	♂	черное тело, короткие крылья
Генотип		$\frac{A \quad B}{a \quad b}$	×		$\frac{a \quad b}{a \quad b}$
Гаметы		$\underline{A \quad B} \quad \underline{A \quad b} \quad \underline{a \quad b} \quad \underline{a \quad B}$	+		$\underline{a \quad b}$

F_a Aabb — серое тело, короткие крылья (8,5%);
 aaBb — черное тело, нормальные крылья (8,5%);
 AaBb — серое тело, нормальные крылья (41,5%);
 aabb — черное тело, короткие крылья (41,5%).



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

Следует отметить, что у **самцов** мухи *дрозофилы* кроссинговера не происходит, так как у них нет белкового комплекса для конъюгации гомологичных хромосом.

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

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

Взаимодействие генов

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

Взаимодействие аллельных генов:

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

2. *Множественный аллелизм* — явление существования более двух альтернативных аллельных генов, имеющих различные проявления в фенотипе. В приведенных выше закономерностях наследования один ген, представленный двумя аллелями (доминантной А и рецессивной а) определяет проявление одного признака. Эти состояния гена возникают вследствие мутирования. Ген А может мутировать неоднократно и возникает серия аллельных генов $a_1, a_2, a_3 \dots a_n$ — *множественный аллелизм*, что характеризует

разнообразии генофонда, т.е. совокупности всех генов в составе генотипов всех особей вида. Тогда как в генотипе отдельного диплоидного организма могут находиться только два гена из серии аллелей.

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

Взаимодействие неаллельных генов:

Комплементарное взаимодействие — взаимодополняемость действия генов, когда новый признак развивается при взаимном действии 2-х доминантных неаллельных генов, каждый из которых в отдельности не вызывает развития этого признака, а контролирует развитие какого-либо другого одинакового для них признака.

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

1. Гены А и В не имеют самостоятельного фенотипического проявления

Гаметы	AB	Ab	aB	ab		Цветки душистого горошка
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P ₁	белые x белые
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P ₂	красные x красные
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F ₂	9 красные : 7 белые
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb		9 : 7

2. Ген А имеет самостоятельное фенотипическое проявление

Гаметы	AB	Ab	aB	ab		Окраска шерсти мышей
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P ₁	черная x белая
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P ₂	серая x серая
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F ₂	9 серые : 3 черная : 4 белые
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb		9 : 3 : 4

3. Гены А и В имеют сходное фенотипическое проявление

Гаметы	AB	Ab	aB	ab		Форма плода у тыквы
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P ₁	сфера x сфера
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P ₂	диск x диск
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F ₂	9 диск : 6 сфера : 1 удлинен.
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb		9 : 6 : 1

Комбинативное взаимодействие — взаимодействие 2-х неаллельных доминантных генов, каждый из которых имеет собственное фенотипическое проявление, приводящее к развитию нового (третьего) признака.

4. Гены А и В имеют самостоятельное фенотипическое проявление

Гаметы	AB	Ab	aB	ab	Форма гребня у кур	
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P ₁	горох х роза
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P ₂	орех х орех
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F ₂	9 орех : 3 горох : 3 роза : 1 лист
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb		9 : 3 : 3 : 1

Эпистаз — взаимодействие неаллельных генов, при котором один ген подавляет действие другого неаллельного гена.

Это явление, противоположное комплементарности, заключается в том, что гены одной аллельной пары подавляют (ингибируют) проявление генов другой аллельной пары. Такие гены называются *супрессорами, ингибиторами, подавителями*.

1. Доминантный ингибиторный ген ($I > A$)

Гаметы	AI	Ai	aI	ai	Окраска пера у кур	
AI	AAII	AAIi	AaII	AaIi	P ₁	белый х белый
Ai	AAIi	AAii	AaIi	AaII	P ₂	белый х белый
aI	AaII	AaIi	aaII	aaIi	F ₂	3 окрашенный : 13 белый
ai	AaIi	AaII	aaIi	aaII		3 : 13

2. Генотип aaII имеет самостоятельное фенотипическое проявление

Гаметы	AI	Ai	aI	ai	Окраска плодов у тыквы	
AI	AAII	AAIi	AaII	AaIi	P ₁	желтый х белый
Ai	AAIi	AAii	AaIi	AaII	P ₂	белый х белый
aI	AaII	AaIi	aaII	aaIi	F ₂	12 белый : 3 желтый : 1 зеленый
ai	AaIi	AaII	aaIi	aaII		12 : 3 : 1

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

Полимерия — явление, когда несколько (два и более) неаллельных генов отвечают за развитие одного и того же признака, причем степень развития признака зависит от общего количества доминантных генов, влияющих на признак (*например, удой коров, яйценоскость кур, вес тела*).

1. Некумулятивная (развитие одного и того же признака)

Гаметы	AB	Ab	aB	ab	Глухота	
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P ₁	глухой х глухой
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P ₂	глухой х глухой
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F ₂	15 глухой : 1 здоровый
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb		15 : 1

2. Кумулятивная (количественные признаки)

Гаметы	AB	Ab	aB	ab	Цвет кожи человека
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	P ₁ негр х белый
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	P ₂ ср. мулат х ср. мулат
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	F ₂ 1 негр : 4 темн. : 6 ср. : 4 св. : 1 белый
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb	1 : 4 : 6 : 4 : 1

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

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

3.4.3. Генетика пола

В природе существуют различные механизмы определения пола.

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

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

Различают 5 типов хромосомного определения пола:

1) *Хромосомный набор млекопитающих (человека) и дрозофилы*: **XX — самка** и **XY — самец**. У человека в соматических клетках содержится 23 пары хромосом; из них 22 пары аутомосом и 1 пара половых хромосом. Хромосомный комплекс женщины = **44 A + XX**, мужчины = **44 A + XY**. У дрозофилы хромосомный комплекс самки = **6A + XX**, самца = **6A + XY**.

2) *Хромосомный набор бабочек, птиц, рептилий, некоторых рыб*: **XY — самка** и **XX — самец**.

3) *Хромосомный набор клопа протенора, кузнечика, пауков, жуков*: **XX — самка** и **X0 — самец**.

4) *Хромосомный набор тли*: **X0 — самка** и **XX — самец**.

5) *Гапло-диплоидный тип определения пола пчел, муравьев* (нет половых хромосом): **2n — самка** (диплоидная особь), **1n — самец** (гаплоидная особь).

Пол с одинаковыми половыми хромосомами (XX), образующий один тип гамет (с X-хромосомой) — *гомогаметный*. Другой пол, с разными хромосомами (XY), образующий два типа гамет (с X- и Y-хромосомой) — *гетерогаметный*. У человека, млекопитающих и большинства других организмов гетерогаметный пол — мужской, гомогаметный — женский; у птиц, бабочек, наоборот, гетерогаметный пол — женский, гомогаметный — мужской. Пол у млекопитающих наследуется в соотношении 1 : 1.

P XX (самка) × XY (самец)

F₁ XX : XX : XY : XY (50% самок : 50% самцов)

3. **Эпигамное определение пола** — после оплодотворения яйцеклетки.

Наследование признаков, сцепленных с полом

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

и рецессивные признаки. У гетерогаметных особей (XY) хромосомы непарные и признаки несет только X-хромосома.

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

1-й вариант наследования

	XX^h	×	XY
P	<i>Женщина (здоровая, носитель)</i>		<i>Мужчина (здоров)</i>
F ₁	XX, XY — женщина и мужчина (здоровые):		
	XX^h — женщина (здоровая, носитель):		
	X^hY — мужчина (больной гемофилией)		

2-й вариант наследования

	XX	×	X^dY
P	<i>Женщина (здоровая)</i>		<i>Мужчина (дальтоник)</i>
F ₁	XX^d — женщина (здоровая, носитель):		
	XY — мужчина (здоров)		

3-й вариант наследования

	XX^d	×	X^dY
P	<i>Женщина (здоровая, носитель)</i>		<i>Мужчина (дальтоник)</i>
F ₁	XX^d — женщина (здоровая, носитель):		
	XY — мужчина (здоров):		
	X^dX^d — женщина (дальтоник):		
	X^dY — мужчина (дальтоник)		

4-й вариант наследования

	X^dX^d	×	XY
P	<i>Женщина (дальтоник)</i>		<i>Мужчина (здоров)</i>
F ₁	XX^d — женщина (здоровая, носитель):		
	X^dY — мужчина (дальтоник)		

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

1. *Генеалогический* — изучение родословной человека, определение доминантных и рецессивных признаков, характера генных мутаций.

2. *Близнецовый* — изучение фенотипа и генотипа близнецов и степени влияния среды на развитие признака. В этом плане наиболее интересны для изучения однайцевые близнецы (образующиеся из одной зиготы и имеющие идентичный генотип).

3. *Цитогенетический* — микроскопическое исследование хромосомного набора и структуры хромосом. Метод позволяет диагностировать, предсказывать и лечить генетические аномалии.

4. *Биохимический* — изучение особенностей протекания биохимических реакций в организме при нарушении обмена веществ, детерминированного генетически. Этот метод позволяет проводить раннюю диагностику и лечение сахарного диабета, фенилкетонурии, серповидно-клеточной анемии.

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

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

Синдром Патау — трисомия по 13 паре хромосом.

Синдром Клайнфельтера — заболевание, вызванное наличием добавочной половой хромосомы X или Y (кариотип XXУ или ХУУ). Больные — мужчины различного склада.

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

3.4.4. Закономерности изменчивости

Выделяют 2 формы изменчивости.

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

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

Ненаследственная (модификационная) изменчивость

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

Норма реакции признака — пределы, степень, диапазон изменчивости признака в зависимости *от условий среды*. Широта нормы реакции обусловлена *генотипом* и зависит от *важности* признака в жизнедеятельности организма. Разные признаки одного организма имеют неодинаковую норму реакции. *Качественные признаки обладают узкой нормой реакции*, допускающей единственный вариант реализации (например, обеспечение постоянного для организмов данного вида строения, размеров органов, рост человека, цвет глаз). *Количественные признаки обычно имеют широкую норму реакции* (удойность коров, яйценоскость кур).

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

- Затрагивает только фенотип особи (генотип не изменяется, соответственно, эта форма изменчивости не наследуется).
- Определяется условиями существования; обычно имеет приспособительный характер к условиям среды.
- Имеет групповой характер сходных изменений, происходящих в соответствии с действием факторов среды и нормой реакции.

- Изменения носят постепенный характер.
- Способствуют выживанию особей, повышают жизнестойкость, приводят к образованию модификаций.

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

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

Наследственная (генотипическая) изменчивость представлена следующими формами.

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

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

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

Мутационная изменчивость

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

Таким образом, *мутационная изменчивость характеризуется следующими особенностями:*

- Затрагивает генотип и наследуется.
- Носит индивидуальный, скачкообразный характер.
- Неадекватна условиям среды.
- Может привести к образованию новых признаков, популяций либо к гибели организма.

Существуют различные подходы к классификации мутаций.

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

1) **Соматические мутации**, возникающие в соматических клетках, не наследуются (за исключением организмов, размножающихся

вегетативно). Соматические мутации распространяются на ту часть тела, которая развилась из измененной клетки. Для видов, размножающихся половым путем, они не имеют существенного значения, но для вегетативно размножаемых растений они важны.

2) **Генеративные** — мутации, возникающие в половых клетках, наследуются (передаются по наследству в ряду поколений).

Б. По причинам возникновения:

1) **Спонтанные (естественные)** — возникающие в природе без вмешательства человека.

2) **Индукцированные (искусственные)** — вызываемые специальным воздействием искусственных источников (химических, радиационных).

В. По степени приспособленности:

1) **Полезные.**

2) **Вредные** (чаще вредны).

3) **Безразличные.**

Г. По направлению протекания:

1) **Прямые.**

2) **Обратные.**

Д. По характеру проявления в гетерозиготе:

1) **Доминантные.**

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

Е. По локализации в клетке:

1) **Ядерные** — связаны с изменением хромосомного материала ядра клетки.

2) **Цитоплазматические** — связаны с изменением структуры ДНК митохондрий и хлоропластов.

Ж. По изменению в фенотипе:

1) **Биохимические.**

2) **Физиологические.**

3) **Анатомо-морфологические.**

4) **Летальные** — резко снижающие жизнеспособность.

З. По характеру изменений в геноме:

1) **Генные (точечные)** — связанные с заменой, выпадением или добавлением нуклеотидов в молекуле ДНК.

2) **Хромосомные** — связанные с изменением структуры хромосом.

3) **Геномные** — связанные с изменением числа хромосом.

Генные (точечные) мутации связаны с изменением нуклеотидной последовательности ДНК одного гена. При этом может про-

исходить либо замена одного основания нуклеотида на другое, либо изменение количества нуклеотидов: *выпадение* или *добавление* нуклеотидов в молекуле ДНК. Генные или точечные мутации встречаются наиболее часто. Они приводят к изменению кода ДНК, нарушению рамки считывания, что влияет на состав аминокислот в полипептидной цепи белка и его свойства. Часто такие изменения вызывают образование новых измененных белков, блокируют синтез фермента или другого вещества, что в свою очередь ведет к изменению признака и даже к гибели организма.

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

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

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

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

1. **Автополиплоидия (аутополиплоидия)** — кратное увеличение гаплоидного набора хромосом в клетке (кратное увеличение одного и того же генома). Мутация с кратным увеличением числа хромосом — *полиплоидия* — возникает при разрушении веретена деления во время митоза или мейоза либо выпадении процесса цитокинеза (образования клеточной перегородки), завершающего процесс деления, либо отсутствии редукционного деления во время мейоза. Все это приводит к образованию гамет с набором (2n) хромосом и особей с 4n, 6n и более хромосомами.

Полиплоидия почти не встречается у животных, но широко распространена у растений. Полиплоиды отличаются от диплоидов

более мощным ростом, большими размерами клеток, листьев, цветков, плодов, семян и др. Большинство культурных растений — полиплоиды.

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

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

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

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

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

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

Способность к мутированию — свойство гена. Каждый ген мутирует сравнительно редко, что имеет определенное биологическое значение, обеспечивая относительное постоянство видов и их приспособленность к окружающей среде. Установлена зависимость мутаций от физиологического состояния клетки, режима питания, температуры и других естественных факторов. При воздействии ряда химических веществ (иприта, этиленамина, колхицина и др.), радиоактивных изотопов, ионизирующих излучений, ультрафио-

летовых и рентгеновских лучей и др. количество мутаций увеличивается в сотни раз и возрастает прямо пропорционально их дозе.

Мутагены — факторы, вызывающие мутации у живых организмов.

Мутагенные факторы среды делят на группы:

1. **Физические** (излучения, температура).
2. **Химические** (токсичные вещества).
3. **Биологические** (вирусы).

Общие свойства мутагенов:

1) **Универсальность** — способность вызывать мутации во всех живых организмах.

2) **Отсутствие нижнего порога** действия — способность вызывать мутации даже в очень малых дозах.

3) **Спонтанность** (ненаправленность) возникающих мутаций.

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

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

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

Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова. Н.И. Вавилов, изучая мутации у родственных видов, установил *закон гомологических рядов наследственной изменчивости*. Виды и роды генетически близкие характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости. Причины гомологичных одинаковых мутаций — общность происхождения генотипов. Этот закон позволяет предсказать наличие определенного признака у различных родов одного

семейства, если его другие роды имеют данный признак. Примерами сходных мутаций у животных являются альбинизм и отсутствие шерсти у млекопитающих, альбинизм и отсутствие перьев у птиц, короткопалость у крупного рогатого скота, овец, собак, птиц. Этот закон имеет фундаментальное значение для селекции.

3.5. СЕЛЕКЦИЯ, ЕЕ МЕТОДЫ И ЗАДАЧИ

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

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

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

1. Генетическую гетерогенность вида — исходное разнообразие признаков организмов.
2. Законы наследственности и наследственной изменчивости.
3. Роль окружающей среды в развитии признака.
4. Формы искусственного отбора, производимого человеком, для выявления и закрепления признаков.

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

Этапы селекционной работы

I этап. Подбор родительских пар по хозяйственно-ценным признакам и месту происхождения. В качестве исходного материала в селекции используют *естественные мутации*, возникающие в природных популяциях, особенно в центрах происхождения культурных растений и животных, а также среди сортов и пород, и *искусственные*, созданные при воздействии физических и химических мутагенов, *комбинативную изменчивость*, образующуюся при скрещиваниях. В качестве исходных могут быть использованы также культурные сорта, созданные в других районах.

Центры многообразия и происхождения культурных растений

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

1. **Южно-Азиатский (Индия)** — рис, сахарный тростник, баклажан, огурец, манго, цитрусы.

2. **Восточно-Азиатский (Китай)** — просо, соя, гречиха, ячмень, лук, груша, яблоня, слива, хурма, чай, мак, редька, горчица, олива, шелковица.

3. **Юго-Западноазиатский (Средняя и Малая Азия)** — пшеница, рожь, бобовые, виноград, морковь, репа, лук, чеснок, хлопчатник, конопля, абрикос, персик, груша, яблоня, миндаль, грецкий орех.

4. **Средиземноморский** — чечевица, маслины, капуста, свекла, репа, кормовые культуры, пшеница, овес, горох, люпин, брюква, редька, спаржа, сельдерей, укроп, щавель.

5. **Абиссинский (Африка)** — твердая пшеница, ячмень, кофе, сорго, банан, кунжут, кориандр, лук.

6. **Центральноамериканский (Мексика)** — кукуруза, хлопчатник, какао, тыква, табак, перец, подсолнечник, томат.

7. **Андийский (Южная Америка)** — картофель, ананас, кокаиновый куст, табак, арахис, подсолнечник, какао, каучук, хинное дерево.

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

1. **Близкородственное скрещивание** (*инбридинг* у животных или *инцухт* при самоопылении растений) — скрещивание особей, состоящих в близком родстве (родители-дети, братья-сестры), позволяющее перевести полезные рецессивные гены в гомозиготное состояние.

2. **Неродственное скрещивание** (*аутбридинг*) — скрещивание неродственных особей, принадлежащих к разным породам, сортам, видам, помогающее объединить в одном организме ценные признаки разных форм.

2. 1. **внутривидовое (внутрипородное, внутрисортное)** — скрещивание особей разных сортов или пород одного вида;

2. 2. **отдаленная гибридизация** — скрещивание особей разных видов и родов.

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

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

1. **Массовый** — отбор, выделение группы особей, сходных *по фенотипу* (внешним признакам), без учета генотипа. При таком отборе признаки дают расщепление при размножении, поэтому отбор повторяют в ряде поколений.

2. **Индивидуальный** — отбор особей *по генотипу*, выделение ценных единичных форм и раздельное выращивание потомства каждой особи, что приводит к созданию сорта или породы, представляющих одну или несколько **чистых линий** — потомство одной самоопыляемой особи, сохраняющее постоянный генотип при размножении.

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

IV этап. Метод испытания производителей по потомству.

Селекция растений. Биологические особенности растений позволяют в селекционной работе с ними использовать близкородственное скрещивание, полиплоидию, искусственный мутагенез, отдаленную гибридизацию и другие методы.

Принудительное самоопыление, как специфический прием, используют в работе с перекрестноопыляемыми растениями. Его ведут в течение 6–7 лет. При этом рецессивные гены переходят в гомозиготное состояние. Гомозиготность по нежелательным генам ведет к депрессии, а по ценным — позволяет выделить чистые линии, дающие при скрещивании мощные, высокопродуктивные межлинейные гибриды.

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

Полиплоидию издавна использовали при создании сортов пшеницы, овса, картофеля, хлопчатника, плодовых, декоративных культур и др. Разработаны методы искусственного получения полиплоидов при воздействии на растущие ткани растений разными мутагенами (в основном колхицином), разрушающими веретено деле-

ния клетки. Так, из диплоидных ($2n$) образуются тетраплоидные ($4n$) формы. Большинство их неперспективны, но отдельные формы служат ценным материалом для гибридизации и отбора. Таким методом получены ценные полиплоиды сахарной свеклы, ржи, гречихи и других культур. При воздействии радиационных и других химических мутагенов на пыльцу, почки, прорастающие семена и другие делящиеся ткани растений получены искусственные мутанты пшеницы, томатов, хлопчатника, кукурузы.

Отдаленная гибридизация позволяет совместить признаки разных видов и родов в одном организме. Для преодоления преград нескрещиваемости исходных форм и бесплодия гибридов И.В. Мичурин и Д.Т. Карпеченко разработали эффективные методы смеси пыльцы, «посредника» и др. На основе отдаленной гибридизации созданы ценные сорта пшеницы, картофеля, табака и других культур. В разработку теории и практики селекции большой вклад внес И.В. Мичурин, скрещивая географически отдаленные формы, используя прием ментора (прививания) и другие методы, вывел много новых сортов плодовых растений. *Метод ментора* — воспитание в гибридном сеянце желательных признаков путем прививки его на растение-воспитатель.

П.П. Лукьяненко создал сорта озимой и безостой пшеницы. А.П. Шехурдин и В.Н. Мамонтова вывели сорта яровой пшеницы с высокими хлебопекарными качествами. В.С. Пустовойт путем отбора получил высокомасличный сорт подсолнечника. А.Н. Луттов увеличил сахаристость свеклы путем создания полиплоидов.

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

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

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

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

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

Получаемые мутантные штаммы используют для наработки антибиотиков, применяемых в медицине и животноводстве. Аналогичным методом получают штаммы продуцентов аминокислот, витаминов и других органических веществ. Селекция и *биотехнология* — технология получения необходимых человеку продуктов из живых клеток или с их помощью — направлены на получение новых штаммов микроорганизмов, используемых в хлебопечении, виноделии, пивоварении, сыроварении и других отраслях пищевой промышленности.

3.5.1. Биотехнология, клеточная и генная инженерия

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

тетических вакцин, использование клеточной технологии в племенном деле на животноводческих комплексах и др. Широкое распространение получили **гибридомы** и продуцируемые ими моноклональные (одной специфичности) антитела, используемые в качестве уникальных реагентов, диагностических и лечебных препаратов. Современная биотехнология использует достижения биохимии, микробиологии, молекулярной биологии и генетики.

Клеточная инженерия — метод конструирования клеток нового типа на основе их культивирования, гибридизации и реконструкции.

Клон — совокупность клеток или особей, произошедших от общего предка путем бесполого размножения. В основе образования клона лежит митоз, поэтому генетическая информация между дочерними и материнскими клетками распределяется поровну. Считают, что клон состоит из генетически однородных клеток. Однако спонтанные мутации приводят к генетической неоднородности.

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

В особых искусственных условиях, применяя специальные питательные среды, используя гормоны и другие биологически активные вещества, удается **культивировать** кусочки тканей или отдельные клетки и получать из них целые, нормально развитые организмы, а также изменяя условия среды, регулировать процессы индивидуального развития организмов. Благодаря клонированию удается сохранять особенности сортов культурных растений, выращивать целые растения из культивируемых клеток, используя методы клеточной инженерии. Особенно широко эксперименты по клонированию проводятся на растениях, обладающих высокой способностью к регенерации (восстановлению).

В 1997 г. в Великобритании осуществлен первый опыт клонирования млекопитающих путем пересадки ядра соматической клетки в лишённую ядра яйцеклетку, культивирования эмбриона и последующей его пересадки в организм приемной матери.

При **гибридизации** искусственно объединяют целые клетки (протопласты клеток) с образованием гибридного генома. С помощью ферментов или ультразвука удаляют клеточные стенки растительных клеток и соединяют «голые» протопласты клеток. После этого клеточные стенки восстанавливаются, и образуется **каллус** —

неорганизованная клеточная масса, вызывая дифференциацию клеток которой получают целое гибридное растение.

Клеточная реконструкция связана с созданием жизнеспособной клетки из отдельных фрагментов разных клеток (ядра, цитоплазмы, хромосом и др.).

С помощью клеточной инженерии удастся соединять геномы весьма далеких видов. Показана принципиальная возможность слияния соматических клеток животных с клетками растений. Изучение гибридных клеток позволяет решать многие теоретические проблемы биологии и медицины: выяснить взаимные влияния ядра и цитоплазмы, механизмы клеточной дифференцировки и регуляции клеточного размножения, превращения нормальной клетки в раковую и т. д.

Клеточная инженерия широко применяется в биотехнологии, например, использование **гибридом** (гибридных клеток) для получения моноклональных антител. На основе генетически измененных клеток возможно создание новых форм растений, обладающих полезными признаками и устойчивых к неблагоприятным условиям среды и болезням.

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

Генная инженерия — раздел молекулярной генетики, связанный с целенаправленным созданием *in vitro* (в пробирке) новых комбинаций генетического материала, способного размножаться в клетке-хозяине и синтезировать продукты обмена веществ. Сопровождается искусственным переносом нужных генов от одного вида живых организмов (бактерий, растений, животных) к другому, зачастую далекому по происхождению.

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

Контрольные вопросы

1. *Дайте характеристику многообразия организмов на нашей планете.*
2. *Охарактеризуйте организм как целостную биологическую систему.*
3. *Охарактеризуйте ткани и органы растений.*
4. *Охарактеризуйте ткани и органы животных.*
5. *Опишите способы бесполого размножения организмов.*
6. *Опишите способы полового размножения организмов.*
7. *Охарактеризуйте стадии эмбрионального развития организмов.*
8. *Охарактеризуйте пути постэмбрионального развития организмов.*
9. *Дайте характеристику генетике как науке, ее методам и задачам.*
10. *Перечислите и поясните основные положения хромосомной теории наследственности.*
11. *Охарактеризуйте законы наследственности Менделя.*
12. *Охарактеризуйте законы наследственности Морган.*
13. *Поясните закономерности наследования пола.*
14. *Охарактеризуйте закономерности изменчивости.*
15. *Дайте характеристику селекции как науке, ее методам и задачам.*
16. *Перечислите и поясните задачи и методы биотехнологии, клеточной и генной инженерии.*

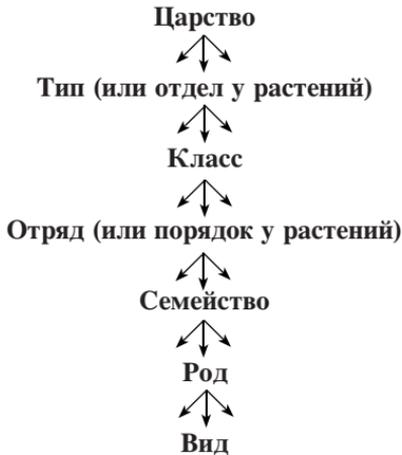
МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЗМОВ, ОСОБЕННОСТИ ИХ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

4.1. СИСТЕМАТИКА, ЕЕ ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ

Систематика — наука о многообразии растений, животных, грибов, бактерий и их объединении в группы (классификации). В рамках этой науки организмам присваивают наименования и объединяют их в группы, или **таксоны**, на основе определенных отношений между ними.

Биологическая номенклатура основана на **биномиальной системе**, основоположником которой является К. Линней.

В биномиальной системе организмы объединяют в группы, расположенные на различных иерархических уровнях, на основе видимых общих морфологических признаков, таких как форма, число и положение конечностей и т. д. Эта система сейчас общепринята и в нее входят следующие основные иерархические единицы:



Вид — элементарная единица в систематике. По этой системе каждый организм имеет два латинских названия: **родовое** и **видовое**. Человек, например, имеет систематическое название: *Homo sapiens*, полынь обыкновенная — *Artemisia vulgaris*, и т. д.

Все многообразие живых существ на нашей планете представлено *вирусами*, организмами *прокариотами* (бактерии и синезеленые водоросли) и *эукариотами*. Среди эукариот различают 4 *царства*:

1. Царство Слизевиков (миксомицетов);
2. Царство Грибов;
3. Царство Растений;
4. Царство Животных.

4.2. ОРГАНИЗМЫ РАЗНЫХ ЦАРСТВ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

4.2.1. Вирусы — неклеточные формы жизни

Вирусология — наука, изучающая неклеточные формы жизни — вирусы. Возникла в конце XIX в. как ветвь микробиологии в связи с открытием в 1892 г. Д.И. Ивановским вируса табачной мозаики. В 1917 г. был открыт бактериофаг — вирус, поражающий бактерии.

Вирусы (от лат. *virus* — яд) являются возбудителями ряда опасных заболеваний: оспы, гепатита, энцефалита, краснухи, кори, бешенства, гриппа, иммунодефицита и др.

Вирусы распространены в природе повсеместно. Поражают все группы живых организмов. Описано около 500 вирусов, поражающих теплокровных животных, более 300 вирусов, поражающих высшие растения.

Вирусы не имеют клеточного строения, не растут.

В отличие от клеточных организмов у вирусов отсутствует собственная система метаболизма, в том числе и система, синтезирующая белки. Вирусы могут проявлять свойства живых организмов только в живых клетках. Это внутриклеточные облигатные паразиты.

Вирусы не способны также и размножаться вне клетки. Вирусы вносят в клетку только свою генетическую информацию. С матрицы вирусной ДНК или РНК синтезируется м-РНК для образования вирусных белков рибосомами инфицированной клетки. Молекула ДНК вирусов, или их геном (совокупность генов), может встраиваться в хромосомы клетки хозяина, не проявляя себя неопределенно долгое время.

Вирусы передаются из клетки в клетку в виде инертных частиц. Таким образом, вирусы обладают собственным генетическим аппаратом, кодирующим синтез вирусных частиц, из биохимических предшественников клеток-хозяина. При этом используется биосинтетическая и энергетическая система этой клетки. Вирусы — внутриклеточные паразиты на генетическом уровне.

Строение вируса. Размер вирионов — 15–350 нм (длина некоторых нитевидных вирусов — до 2 000 нм), большинство видимы только в электронный микроскоп.

Вирусы существуют в 2-х формах:

1. покоящаяся форма — внеклеточная — вирусные частицы (**вирионы**);
2. репродуцирующаяся форма — внутриклеточная — комплекс вирус-клетка.

Многообразие вирусов представлено на рис. 61.

Все вирусы условно разделяются на простые и сложные.

1. **Простые вирусы** состоят из нуклеиновой кислоты и белковой оболочки — капсида. Оболочка вирусов обычно построена из идентичных повторяющихся субъединиц — **капсомеров**. Из них образуются структуры с высокой степенью симметрии, способные кристаллизоваться. Форма — палочковидная, нитевидная и сферическая. Просто организованные вирусы представляют собой нуклеопротеиды, т.е. состоят из нуклеиновой кислоты и нескольких белков, образующих оболочку — капсид (вирус табачной мозаики).

2. **Сложные вирусы** — помимо белкового капсида и нуклеиновой кислоты могут содержать липопротеидную мембрану, углеводы и неструктурные белки — ферменты. Сложноорганизованные вирусы имеют дополнительную оболочку — белковую или липопротеиновую (вирусы гриппа и герпеса).

Формы вирионов очень разнообразны:

- палочковидные вирусы со спиральной симметрией (вирус табачной мозаики);
- икосаэдры и додекаэдры (вирус герпеса, аденовирусы, полиомы);
- сложные вирусы (бактериофаг, вирус оспы, ВИЧ и др.).

Белки защищают нуклеиновую кислоту и обуславливают ферментативные и антигенные свойства вируса.

В вирусах всегда присутствует один тип нуклеиновой кислоты — либо ДНК, либо РНК, которая является носителем наследственной информации, поэтому различают **ДНК-** и **РНК-содержащие вирусы**.

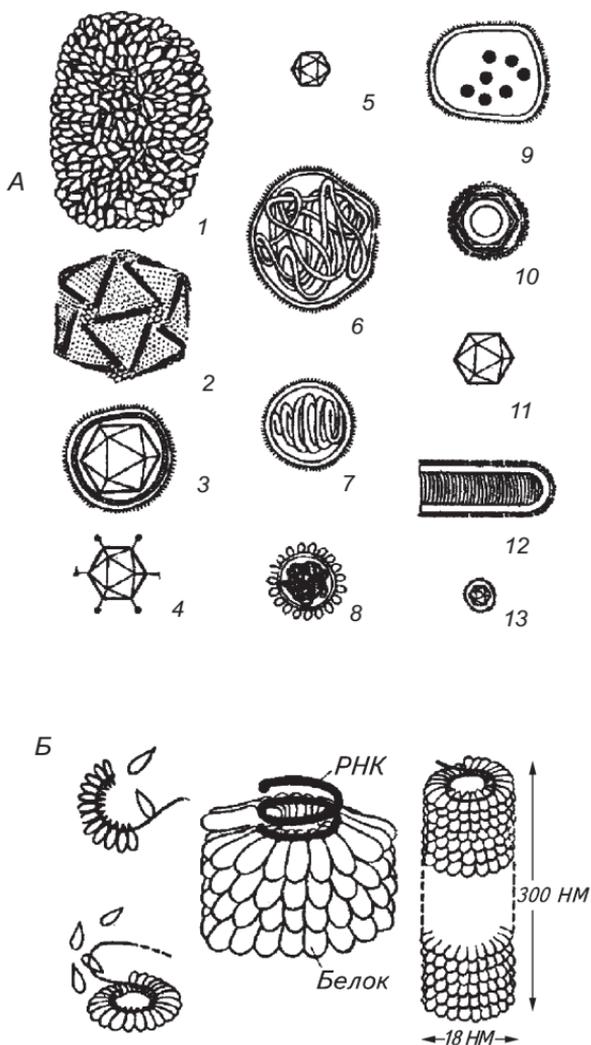


Рис. 61. Типы вирусов:

А — форма и относительные размеры вирусов животных; ДНК-содержащие вирусы: 1 — поксвирус; 2 — иридовирс; 3 — герпесвирус; 4 — аденовирус; 5 — паповавирус; РНК-содержащие вирусы: 6 — парамиксовирус; 7 — ортомиксовирус; 8 — коронавирус; 9 — аренавирус; 10 — лейковирус; 11 — реовирус; 12 — рабдовирус; 13 — тогавирус; Б — структура и самосборка частицы вируса табачной мозаики из белковых субъединиц и молекул РНК

Формы нуклеиновых кислот многообразны: 2- и 1-цепочечные ДНК и РНК линейной и кольцевой структуры.

Действие вируса на клетку. Вместе с капельками жидкости межклеточной среды случайно внутрь клетки могут попадать вирусы. Проникновению вируса в клетку предшествует связывание его с особым белком-рецептором на ее поверхности. Рецепторный механизм проникновения вируса в клетку обеспечивает специфичность инфекционного процесса. Так, вирус ВИЧ, вызывающий СПИД — синдром приобретенного иммунодефицита, содержащий в качестве носителя генетической информации РНК, специфически связывается с клетками крови — лейкоцитами, отвечающими за иммунологическую защиту организма.

Бактериофаг (рис. 62–63) вводит полый стержень в клетку и выталкивает через него ДНК (или РНК), находящуюся в головке. Геном бактериофага попадает в цитоплазму, а капсид остается снаружи. Инфекционный процесс начинается с проникновения в клет-

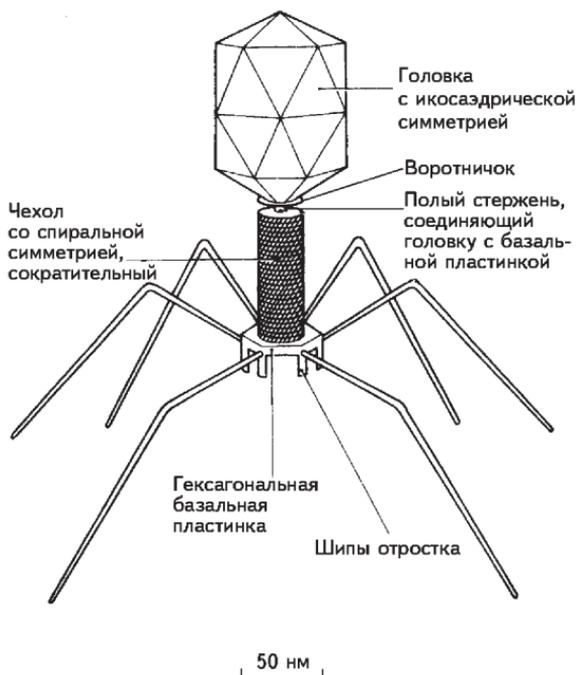


Рис. 62. Строение бактериофага

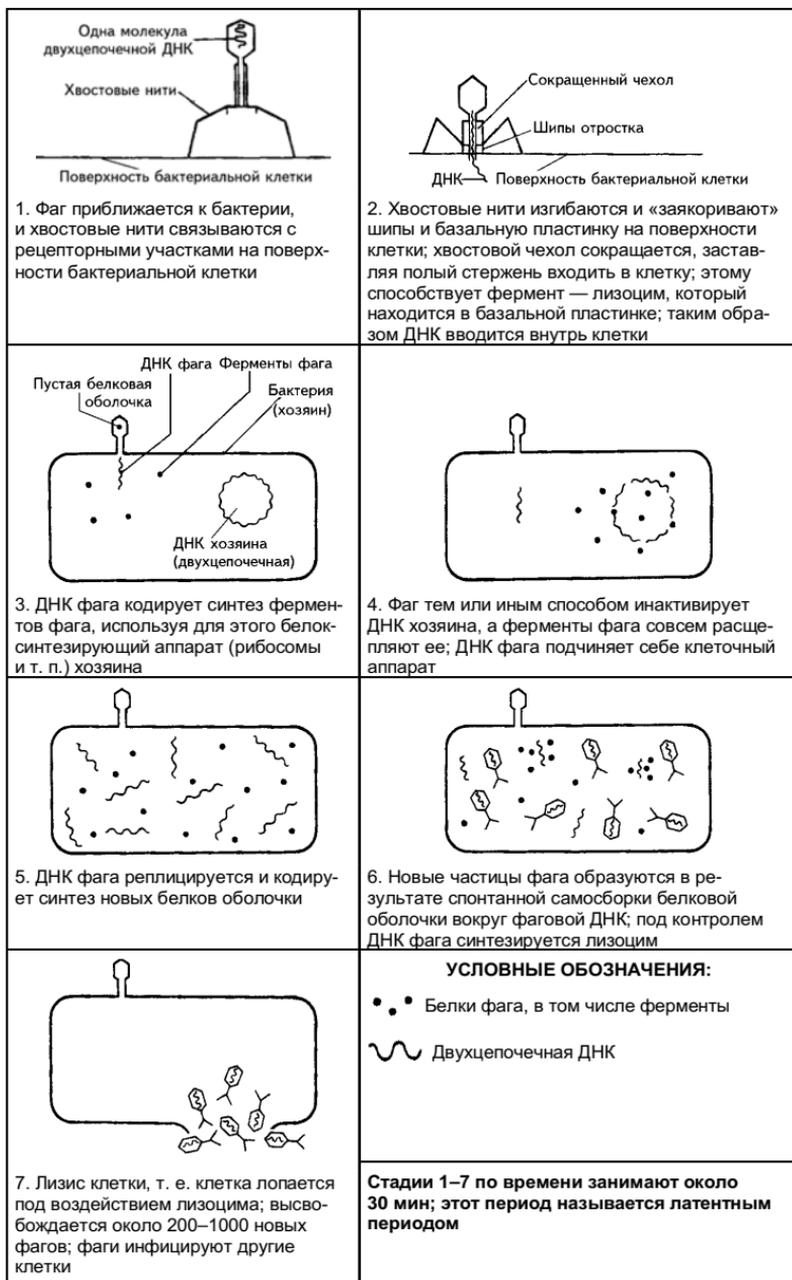


Рис. 63. Жизненный цикл бактериофага

ку вирусов и их размножения. Происходит редупликация вирусного генома и самосборка капсида. Образующиеся вирусные частицы в последующем покидают клетку путем «взрыва», вызывающего нарушение целостности клетки и ее гибель, либо путем «почкования».

4.2.2. Царство Дробянки

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

Подцарство Бактерии

Подцарство включает зубактерии и архебактерии. Архебактерии резко отличаются от истинных бактерий (зубактерий) химическим составом и физиологическими свойствами, сравнительно немногочисленны (более 40 видов).

Зубактерии — одноклеточные прокариотические организмы (без ядра). Это мельчайшие организмы, обладающие клеточным строением, видимые под микроскопом. Размер бактериальных клеток 0,1–10 мкм, редко в длину 30–100 мкм (серные пурпурные бактерии). Строение бактериальной клетки представлено на рис. 15 и в табл. 6. По форме бактериальные клетки очень разнообразны (рис. 64):

- шаровидные кокки (2 клетки — диплококки, цепочка — стрептококки, «виноградная гроздь» — стафилококки);
- палочковидные бациллы;
- изогнутые вибрионы;
- извитые в виде спирали — спирохеты и спириллы.

Многие бактерии неподвижны, другие имеют жгутики (от 1 до 50) и могут передвигаться.

Бактериальные клетки окружены плотной оболочкой — клеточной стенкой из гликопептида муреина, благодаря которой сохраняют постоянную форму. По составу и строению клеточной стенки бактерии существенно отличаются от растений и животных. Мно-

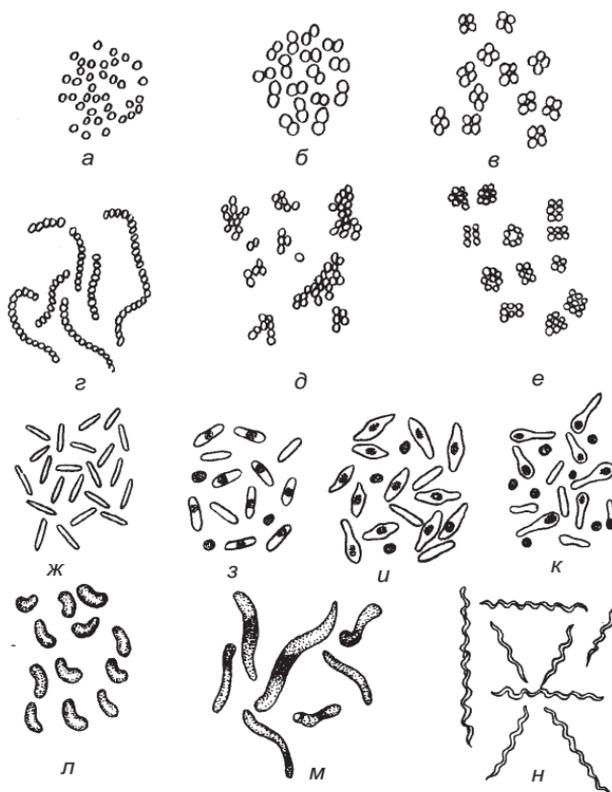


Рис. 64. Формы бактерий:

шаровидная: а — микрококки; б — диплококки; в — тетракокки; г — стрептококки; д — стафилококки; е — сарцины; *палочковидная*: ж — не образующие спор; з, и, к — спорообразующие (з — бациллярного, и — клостридияльного, к — плектридияльного типов спороношения); *извитая*: л — вибрионы; м — спириллы; н — спирохеты

гие виды бактерий образуют слизистую капсулу, обеспечивающую их устойчивость к фагоцитозу и болезнетворную активность.

В зависимости от строения клеточной стенки, окрашиваемой по Граму, выделяют 2 группы бактерий: грамположительные и грамотрицательные.

Тонкие выросты на клеточной стенке — пили (фимбрии) короче и тоньше жгутиков, служат для прикрепления, а, например, F-пили служат для полового размножения бактерий.

Под капсулой и клеточной стенкой располагается цитоплазматическая мембрана, которая образует впячивания в цитоплазму и формирует мембранные комплексы (мезосомы), выполняющие функции, аналогичные функциям митохондрий, эндоплазматической сети, аппарата Гольджи, структур, участвующих в фотосинтезе.

Ядра, хромосом, мембранных органоидов нет. Генетический материал представлен кольцевой суперспирализованной молекулой ДНК (**нуклеонид**), прикрепленной к цитоплазматической мембране, а также присутствуют **плазмиды** — малые кольцевые ДНК, свободно лежащие в цитоплазме. Рибосомы мельче, чем у эукариот, и расположены в цитоплазме.

Размножаются бактерии путем деления после удвоения бактериальной хромосомы — кольцевидной молекулы ДНК.

Бактерии обладают особыми *механизмами генетической рекомбинации*.

1. **Конъюгация** — прямая односторонняя передача участка ДНК от одной клетки другой через анастомозы, образуемые F-пилями.

2. **Трансдукция** — передача фрагмента ДНК от одной бактериальной клетки другой при помощи посредника (вируса — бактериофага).

3. **Трансформация** — передача участка ДНК от одной клетки другой без их непосредственного контакта, путем выделения ДНК в среду с последующим поглощением молекулы другой клеткой.

В цитоплазме бактериальных клеток имеются включения крахмала, гликогена, жиров, полифосфатов, серы.

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

Значительная часть бактерий синтезирует органические вещества своего тела путем усвоения углекислоты. Такие организмы называются *автотрофами*. Эту группу бактерий делят на *фототрофы*, для которых источником энергии служит солнечный свет, и *хемотрофы*, использующие для синтеза органических веществ собственного тела энергию химических реакций — окислительных или восстановительных.

Многие бактерии образуют **споры** путем формирования плотной оболочки вокруг молекулы ДНК с участком цитоплазмы. Споры обладают большой устойчивостью, сохраняя жизнеспособность в течение длительного времени.

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

Подцарство Синезеленые водоросли

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

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

Основной способ размножения — деление клеток надвое или образование спор (для перенесения неблагоприятных условий сре-

ды). Многие виды синезеленых водорослей могут фиксировать атмосферный азот. Обусловленная этим пищевая независимость позволяет им заселять необитаемые (без следов почвы) скалы, лавовые потоки, вулканические острова.

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

4.2.3. Царство Грибы

Грибы насчитывают около 100 тыс. видов, по ряду существенных признаков они отличаются и от растений, и от животных.

Грибы лишены хлорофилла, по типу питания гетеротрофны. Запасным питательным веществом у них служит гликоген. Опорная структура клеточных стенок — хитин, редко — целлюлоза (общность с растениями). В обмене веществ грибов присутствует мочевины, что сближает их с животными. По способу питания — путем всасывания, а не заглатывания, по неограниченному росту они приближаются к растениям.

Некоторые грибы (в основном сумчатые) вступают в симбиотические отношения с водорослями, в результате чего образуются лишайники. Грибы образуют микоризу с разными группами высших растений.

Таким образом, для грибов характерны следующие особенности:

- тело грибов имеет мицелиальную организацию и состоит из нитевидных образований — гиф; мицелий может быть неклеточным (циноотическим) и септированным (клеточным); некоторые низшие грибы не имеют мицелия и представляют собой комки голой протоплазмы;
- для многих грибов характерны плодовые тела, образованные ложной тканью — плектенхимой, которые могут быть замкнутыми, полужамкнутыми, открытыми, шляпковидными, коралловидными, цветковидными и др.;
- гетеротрофный тип питания: сапротрофный или паразитический; отсутствует хлорофилл;
- клеточная стенка содержит хитин, а также гликоген и пигменты (меланин);

- основными запасными веществами являются гликоген, волютин, масла, а не крахмал;
- образуются специфические метаболиты (пенициллин, циклоспорин, гиббереллин);
- ядро может быть одно или несколько;
- характерен гетерокариоз (в цитоплазме располагаются два гаплоидных, генетически различных ядра, которые могут сливаться с образованием диплоидного ядра);
- митотическое и мейотическое деление грибов идет без разрушения-восстановления ядерной оболочки (веретено деления образуется под ядерной оболочкой, после разделения хромосом ядро разделяется перетяжкой).

Строение грибов разнообразно — от одноклеточных форм до сложно устроенных шляпочных грибов (рис. 65, 66). Основа вегетативного тела гриба — грибница, или мицелий — система тонких ветвящихся нитей (гиф). Поверхность грибницы обычно очень

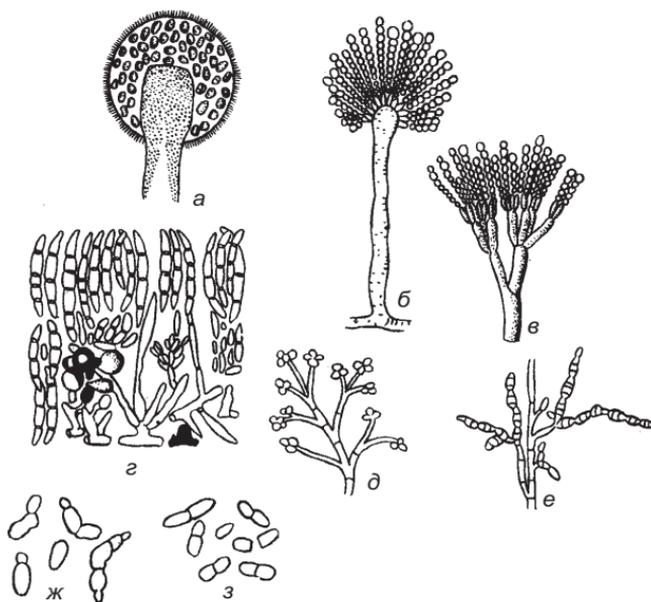


Рис. 65. Микроскопические грибы:

а — мукор; *б* — аспергилл; *в* — пеницилл; *г* — фузариум; *д* — триходерма; *е* — альтернария; *ж* — дрожжи почкующиеся; *з* — дрожжи делящиеся



Рис. 66. Строение шляпочного гриба

велика и служит для поглощения питательных веществ. Мицелий имеет разную продолжительность жизни: от нескольких дней (плесень) до многих лет (шляпочные грибы). Различают субстратный мицелий, непосредственно контактирующий со средой, из которой извлекаются питательные вещества (например, почвой), и воздушный — располагающийся на поверхности. На воздушном мицелии образуются органы размножения. Таким образом, выступающие над поверхностью земли плодовые тела шляпочных грибов — это сплетение гиф воздушного мицелия.

Внутреннее строение мицелия служит основанием для условного деления грибов на низшие и высшие. У низших грибов мицелий представляет собой как бы одну гигантскую клетку с множеством ядер, поскольку гифы не имеют клеточных перегородок. К низшим грибам относятся мукор, развивающийся на овощах, ягодах, плодах в виде белого пушка, и фитофтора, вызывающая гниль клубней картофеля. У высших грибов гифы многоклеточные, клетки содержат одно или несколько ядер. Параллельно растущие гифы образуют тяжи, достигающие иногда нескольких метров длины.

Грибы широко распространены и приспособлены к различным условиям обитания. Многие виды заселили почву, участвуют в минерализации органического вещества и образовании гумуса. Многие виды грибов образуют микоризу с высшими растениями, некоторые специализируются на разрушении лесной подстилки и древесины. Существуют так называемые *хищные грибы*, *сапротрофы*.

Половой процесс представлен разными формами и заключается в формировании мужских и женских гамет и последующем их слиянии. В жизненном цикле грибов выделяют гаплоидную и ди-

плоидную фазы. Есть грибы, у которых клетки вегетативного тела гаплоидны (гапобионты), а диплоидна только зигота. При ее прорастании происходит редукционное деление и в дальнейшем мицелий растет за счет размножения гаплоидных клеток. Другие грибы на протяжении всей жизни диплоидны и только при образовании гамет происходит редукционное деление. Существует и промежуточная группа, у которой гаплоидная и диплоидная фазы равны по продолжительности. Перед образованием спор бесполого размножения диплоидные ядра редукционно делятся и образующиеся споры, таким образом, гаплоидны. Наконец, у несовершенных грибов (называемых так из-за отсутствия полового процесса в жизненном цикле) клетки мицелия всегда гаплоидны. К этой группе относятся такие распространенные плесневые грибы, как пеницилл и аспергилл.

Широкое разнообразие и повсеместное распространение грибов обуславливают их важную роль в природе и жизни человека (образование плодородного слоя почвы, гниение, увядание (вилт) или усыхание растений, выделение ядовитых веществ и отравление, возбудители болезней человека (стригущий лишай, парша и др.)).

Известно более 150 видов съедобных шляпочных грибов. Некоторые из них (шампиньоны) культивируются. Плесневые грибы рода пеницилл служат источником антибиотика. Грибы находят применение в хлебопекарной промышленности (дрожжи), в изготовлении сыров, в виноделии и т. д.

4.2.4. Царство Растения

Ботаника изучает строение, жизнедеятельность, закономерности индивидуального и эволюционного развития, распространение и условия обитания растений.

Растения — царство эукариотических фотоавтотрофных организмов. Значение растений в биосфере огромно. Фотосинтезирующие растения являются источником органического вещества и кислорода на нашей планете, оказывают значительное влияние на климат. Растения характеризуются огромным многообразием форм и широким распространением. Жизнь современного человека зависит от использования культурных растений, которых в настоящее время насчитывается около 1 500 видов. Человек широко использует природные и культивируемые растения для изготовления лекарственных препаратов или в декоративных целях.

Размеры и строение растений колеблются — от 2–3 мкм у одноклеточных водорослей (хлорелла) до сложно устроенных покрытосеменных с высокодифференцированными тканями и органами (эвкалипты до 150 м).

Общие черты организации растений:

- По типу питания растения — фотоавтотрофы.
- *Особенности строения растительной клетки:* наличие в составе клеток твердой **клеточной оболочки из целлюлозы, пластид** (главным образом хлоропластов с фотосинтетическим пигментом хлорофиллом), **крупных вакуолей**, ограниченных тонопластом и наполненных клеточным соком, **отсутствие центриолей**, запасное питательное вещество — **крахмал**, в ходе метаболизма вырабатывают **фитогормоны** (ауксины, гиббереллины, цитокинины и др.).
- Способ питания — адсорбционный (всасывательный).
- Органы растения, обеспечивающие питание, — побеги и корни — достигают высокой степени расчлененности.
- Прикрепление к твердому субстрату и ограничение подвижности.
- Рост растений в течение всей жизни (неограничен) в участках тела, образованных меристемами (недифференцированными клетками). Характерны ростовые движения, вызванные воздействием определенных факторов среды (тропизмы) и общим диффузным действием факторов среды (настии).
- Расселение растений зачатками (спорами, семенами), находящимися в состоянии покоя.
- Закономерное чередование поколений при половом размножении.

Около 600 тыс. видов растений условно делят на низшие и высшие.

У **низших растений** тело не расчленено на органы и ткани и называется *слоевищем*, или *талломом*; характерны особенности строения клеток и пигментный состав, особенности размножения и жизненных циклов, строения генеративных органов. К ним относят водоросли и лишайники.

У **высших растений** имеются *органы* (корень, стебель и лист), образованные сложно дифференцированными тканями. Зигота высших растений развивается в многоклеточный зародыш. К высшим растениям относятся отделы: Моховидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Голосеменные и Покрытосеменные (Цветковые). Эволюция растений показана на рис. 67.

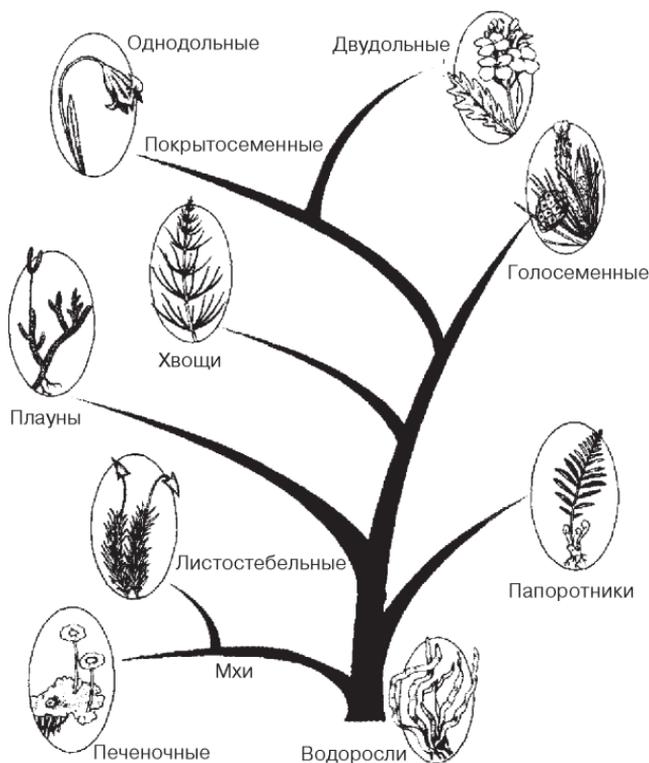


Рис. 67. Эволюция растений

Гаметогенез и развитие растений

У растений гаметогенез протекает значительно сложнее, чем у животных. При этом процесс мейоза имеет место не на стадии образования гамет, а на стадии образования спор. У растений наблюдается чередование поколений с диплоидным и гаплоидным набором хромосом.

Растительный организм, на котором формируются гаметы в процессе митоза (с гаплоидным набором хромосом) — **гаметофит**. Гаплоидные гаметы сливаются, образуя диплоидную зиготу, из которой развивается зародыш и вырастает взрослое растение — **спорофит** — поколение с диплоидным набором хромосом, образует споры в процессе мейоза. Гаметофит развивается из гаплоидных спор, а спорофит — из диплоидной зиготы. При чередовании

поколений гаметофит закономерно сменяется спорофитом, который затем вновь сменяется гаметофитом.

Зигота (2 n) → спорофит (2 n) → мейоз → споры (n) →
гаметофит (n) → митоз → гаметы (n) → оплодотворение →
зигота (2 n)

Чередование поколений у растений связано со сменой гаплоидной и диплоидной фаз развития. Диплоидный спорофит производит гаплоидные споры. Из них вырастает гаплоидный гаметофит, продуцирующий гаметы. При оплодотворении диплоидное число хромосом восстанавливается в зиготе, из которой вновь вырастает диплоидный спорофит.

В цикле развития мейоз всегда имеет место 1 раз. В зависимости от периода жизни спорофита и гаметофита, взрослое растение может быть гаплоидным или диплоидным.

Гаметофит и спорофит могут быть одинаковыми как по строению, так и по продолжительности жизни. Но у наземных растений оба поколения различны. При этом оба поколения могут быть самостоятельными или одно развивается на другом. Так, у мхов спорофит (коробочка со спорами) — часть одного растения, тело которого является гаметофитом. У семенных растений сильно редуцированный, лишенный хлорофилла, гаметофит представлен клетками зародышевого мешка. Эволюция растений шла в направлении увеличения размеров бесполого поколения (спорофита) и редукции полового поколения — гаметофита (рис. 68).

Размножение и развитие водорослей. У низших растений преобладающим поколением является гаметофит. Он размножается бесполом путем, образуя клетки, из которых развиваются взрослые особи. В определенный период гаметофит дает гаметы, разные или одинаковые по величине. После оплодотворения образуется зигота, которая сразу же делится мейозом и образует споры, дающие начало новым гаметофитам.

Размножение и развитие высших споровых растений. У мхов, папоротников, плаунов и хвощей размножение происходит спорами. Половое поколение развивается при прорастании споры (n). Из споры образуется заросток (n), в котором развиваются органы полового размножения — гаметангии — антеридии (мужские) и архегонии (женские). В **антеридиях** в процессе митоза образуются сперматозоиды, в **архегониях** — обычно 1 яйцеклетка. При наличии воды сперматозоиды проникают в архегонии и оплодотворяют

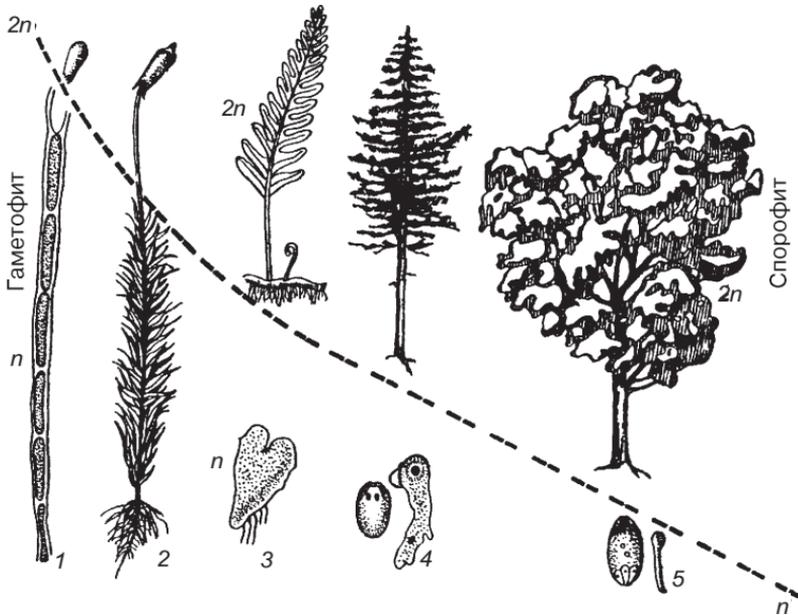


Рис. 68. Схема эволюционных изменений растений в направлении увеличения размеров бесполого поколения ($2n$) и редукции размеров полового поколения ($1n$):

1 — водоросли; 2 — мхи; 3 — папоротники; 4 — голосеменные;
5 — покрытосеменные

яйцеклетку, при этом образуется зигота ($2n$). Из зиготы развивается зародыш, а далее молодое растение — спорофит. У взрослого растения в специальных органах — спорангиях ($2n$) в результате мейоза образуются споры (n), которые дают начало новому поколению.

У **мхов** взрослым растением является гаметофит (n), развивающийся из спор, а спорофит образуется на гаметофите в виде коробочки на ножке.

У **папоротников, плаунов и хвощей** преобладающим поколением во взрослом состоянии является спорофит, на котором образуются споры. Гаметофит представлен в виде небольшого заростка и существует очень недолго.

Размножение и развитие семенных растений происходит семенами. Преобладающим поколением является спорофит, а гаметофит сильно редуцирован, развивается в спорофите и представлен лишь несколькими клетками.

Группа отделов Водоросли

Включает около 30 тыс. видов. Тело размером от одной клетки (25–30 мкм) до многоклеточного слоевища (10–50 м). Настоящих тканей нет, вегетативные органы отсутствуют. Распространены в морских и пресных водах, во влажной среде на суше (почва). Питание автотрофное. Запасные питательные вещества — крахмал, масла. В мировом океане водоросли являются основными продуцентами и выделяют кислород для дыхания гидробионтов.

Встречаются одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы (рис. 69). Одноклеточные водоросли могут иметь жгутики, или передвигаются другими способами. **По форме тела** (слоевища или таллома, не имеющего тканевой дифференциации) различают следующие группы водорослей:

- **Монадные** — одноклеточные жгутиконосцы и клетки, служащие для размножения (зооспоры, гаметы), характеризуются способностью к активному движению при помощи жгутиков.



Рис. 69. Формы зеленых водорослей

- **АмебOIDные** — клетки лишены клеточных стенок и способны образовывать цитоплазматические отростки — «ложноножки».
- **Капсальные** — неподвижные, одетые в оболочку или голые клетки, погруженные в общую слизь.
- **Коккоидные** — неподвижные, одетые оболочкой клетки, одиночные или объединенные в цепочки.
- **Нитчатые** — соединение клеток в нити, которые могут ветвиться.
- **Разнонитчатые** — имеют 2 типа нитей: стелющиеся по субстрату и отходящие от них вертикальные.
- **Пластинчатые** — имеют таллом в виде пластины.
- **Сифональные** — хорошо развитое тело водорослей состоит из клеток, не имеющих поперечных клеточных перегородок, и представлено по сути одной гигантской клеткой с обширной цитоплазмой и множеством ядер.
- **Сифонокладальные** — отличаются от сифональных тем, что на более поздних этапах онтогенеза образуются перегородки и тело делится на многоядерные сегменты.

Размножаются водоросли бесполом и половым путем. Одноклеточные размножаются путем деления надвое. У многоклеточных форм бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор, а половое — с помощью гамет (изогамия, гетерогамия, оогамия), образующихся в специализированных органах (архегониях и антеридиях). У некоторых нитчатых водорослей половое размножение происходит путем конъюгации (сближение вегетативных тел и обмен ядрами через мостики — анастомозы).

Таким образом, можно выделить следующие *способы полового размножения* (процесс слияния двух различных в генетическом отношении половых клеток (гамет) с образованием зиготы), характерные для большинства водорослей.

1. **Хологамия** — слияние жгутиковых форм особей друг с другом.
2. **Конъюгация** — соединение неподвижных форм между собой посредством образования цитоплазматических мостиков (анастомозов), по которым происходит обмен ядерным материалом между клетками.
3. **Гаметогамия** — половой процесс с помощью гамет, образующихся в особых половых структурах — гаметангиях.

В зависимости от строения гамет (форм, размеров, наличия или отсутствия жгутиков) выделяют 3 типа полового процесса:

- 1) *Изогамия* — сливающиеся гаметы подвижны (имеют жгутики) и внешне не отличаются друг от друга.
- 2) *Анизогамия (гетерогамия)* — мужские и женские гаметы имеют жгутики, но различаются по размерам.
- 3) *Оогамия* — гаметы различны: мужские гаметы мелкие, подвижные (с жгутиком), женские гаметы крупные, неподвижные (без жгутика).

Жизненные циклы водорослей разнообразны, наблюдается чередование ядерных фаз (гаплоидного и диплоидного поколений).

Водоросли имеют большое хозяйственное значение (употребление в пищу, производство агар).

Отдел Лишайники

Лишайники — симбиотические организмы, тело (слоевище) которых состоит из двух компонентов — автотрофного (водоросль) и гетеротрофного (гриб). Симбионты образуют устойчивые морфологические типы и характеризуются особыми физиологическими и биохимическими процессами.

Вегетативное тело лишайников целиком состоит из переплетения грибных гиф, между которыми располагаются водоросли. У большинства лишайников плотные сплетения грибных нитей образуют верхний и нижний корковые слои. Под верхним корковым слоем располагается слой водорослей, где осуществляется фотосинтез и накапливаются органические вещества. Ниже находится сердцевина, состоящая из рыхло расположенных гиф и воздушных полостей. Функция сердцевины — проведение воздуха к клеткам водорослей.

Стенки клеток гриба перфорированы, и клетки соединяются цитоплазматическими мостиками. Оболочки гиф утолщены, обеспечивая механическую устойчивость слоевища. У многих лишайников гифы могут ослизняться. Лишайниковые грибы также имеют жировые гифы в местах прикрепления к субстрату. Большинство лишайниковых водорослей встречаются в свободноживущем состоянии. Лишайнику присущи биологические свойства, которых нет у гриба и водоросли. При этом гриб обеспечивает водоросль водой и минеральными солями, а сам пользуется органическими веществами, синтезируемыми водорослью.

Известно более 20 тыс. видов лишайников. В зависимости от строения слоевища выделяют накипные, листоватые и кустистые лишайники. Многообразие форм лишайников представлено на рис. 70.

Лишайники широко распространены, являются пионерами в освоении скудных местообитаний. Характерен медленный рост.

Размножаются лишайники спорами, которые образует гриб, либо вегетативно — кусочками слоевищ. Лишайники размножаются с помощью особых образований, возникающих под верхней корой слоевища и состоящих из клеток водоросли, окруженных гифами гриба. При разрывании коркового слоя они разносятся ветром и, попав в благоприятные условия, сразу начинают разрастаться в новое слоевище.

Лишайники играют важную роль в наземных биоценозах, являясь пищей животных, образуя почвенный гумус, будучи индикаторами экологической обстановки в городах. Антибиотические свойства лишайников находят применение в промышленности.

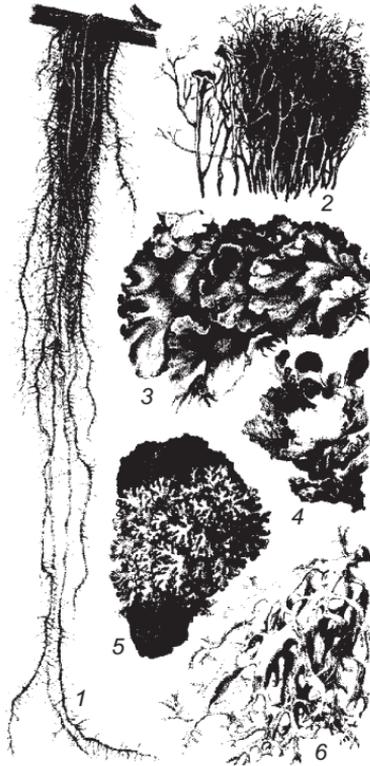


Рис. 70. Формы лишайников:
 1 — уснея длиннейшая; 2 — алектория бледноохряная; 3 — пельтигера собачья; 4 — нефрома арктическая; 5 — гипогимния вздутая; 6 — зверница сливовая

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ — СПОРОВЫЕ

К **высшим** относятся листостебельные растения, размножающиеся спорами или семенами (их развитие сопровождается образованием зародыша, а тело расчленено на стебель, корень и лист). Это сложные многоклеточные организмы, клетки которых дифференцированы и образуют различные ткани.

Высшие растения появились на суше в конце силурийского периода — около 415–430 млн лет назад — в виде небольших по

размерам и примитивных по строению риниофитов (ранее называемых *псилофитами*). Предками первых наземных растений были зеленые водоросли, предположительно те из них, у которых диплоидная фаза жизненного цикла преобладала над гаплоидной (за исключением моховидных). Основное направление эволюции наземных растений заключалось в совершенствовании спорофита, в наземных условиях значительно более жизнеспособного, чем гаметофит. Основную часть биомассы на Земле (около 90%) составляют наземные растения.

Отдел Моховидные

Моховидные, или мхи — обособленная группа высших растений, развитие которой привело к эволюционному тупику. В жизненном цикле мхов гаплоидный гаметофит преобладает над спорофитом и осуществляет функции фотосинтеза, обеспечения водой и минеральным питанием.

Моховидные существовали уже в каменноугольном периоде и в настоящее время их насчитывается около 25 тыс. видов. Это в основном многолетние растения, широко распространенные во влажных местообитаниях. Обычно размеры мхов от 1 мм до нескольких см. Водные и эпифитные мхи имеют стебли до 60 см и более. По строению мхи представляют собой слоевище или же имеют стебель и листья. Характерный признак — отсутствие корней, к грунту прикрепляются ризоидами. Строение листового мха представлено на рис. 71.

Половое и бесполое поколения не разделены и представляют одно растение. Гаметофит развивается из гаплоидной споры и может быть однополым (однодомным) или двуполым (двудомным). Органы полового размножения (гаметангии) образуют гаметы. Оплодотворение яйцеклетки осуществляется в капельно-жидкой среде внутри женского полового органа. Из зиготы медленно развивается диплоидный спорофит (коробочка (спорангий), находящаяся на гаметофите). В коробочке путем мейоза образуются гаплоидные споры. Мхам свойственно вегетативное размножение с помощью выводных почек, ветвей.

Отдел включает 3 класса: печеночные, антоцеротовые и листовые мхи (кукушкин лен, сфагнум).

Мхи образуют залежи торфа, играют роль в природе как накопители влаги и регуляторы водного баланса лесов.

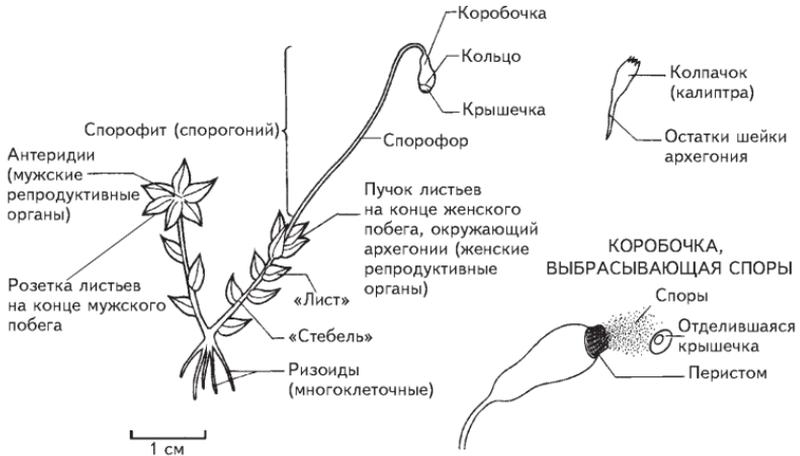


Рис. 71. Строение лиственного мха

Гаметофит изображен с прикрепленным к нему наполовину самостоятельным спорофитом. Антеридии представляют собой мужские репродуктивные органы. Спорофит (спорогоний) наполовину зависит от гаметофита. «Лист» хорошо развит с ясно выраженной средней жилкой; листорасположение спиральное. Коробочка способна к фотосинтезу; незрелая коробочка имеет зеленый цвет, зрелая — желтовато-коричневый. Когда коробочка созреет, крышечка открывается по месту, называемому кольцом. Колпачок (калиптра) представляет собой остатки архегония; он покрывает коробочку во время развития, а позднее отпадает. Перистом — двойной ряд зубцов, который открывается наружу при сухой погоде и способствует рассеиванию спор

Отдел Плауновидные

Плауновидные — древние растения, произошедшие от риниофитов в середине девонского периода палеозойской эры и достигшие расцвета в каменноугольном периоде. В настоящее время плауновидные представлены примерно 1 тыс. видов. Это травянистые, многолетние, обычно вечнозеленые растения, живущие на земле или стволах деревьев (рис. 72). Плауны имеют прямостоячие, полегающие, свисающие или стелющиеся побеги. Длина прямостоячих побегов у наземных растений — до 1–1,5 м, у стелющихся — до 10 м. У стелющихся видов от главного стебля отходят боковые, а также придаточные корни.

Верхушечные побеги заканчиваются спороносными колосками из стержня, покрытого мелкими и тонкими листочками. У основа-

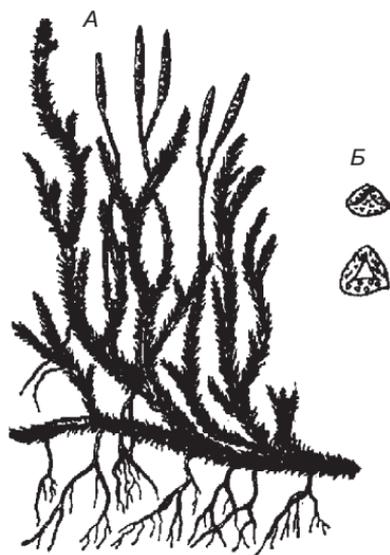


Рис. 72. Внешний вид плауна (плаун булавовидный):
A — общий вид растения со стробилами; *B* — споры

ния листочков развиваются спорангии, в которых споры созревают в зависимости от вида в течение нескольких месяцев или лет. Зрелые споры, прорастая, образуют мелкие (от 1 до 5 мм) обоеполюе гаметофиты (заростки). Мужские и женские половые органы созревают неодновременно, что повышает вероятность перекрестного оплодотворения. Из образовавшейся в результате оплодотворения зиготы развивается спорофит.

Плаунам свойственно также вегетативное размножение — почками, побегами. Плауны растут очень медленно, продолжительность жизни — несколько десятилетий. Некоторые — ядовиты.

Отдел Хвощевидные

Хвощевидные насчитывают около 20 видов. Расцвет — в позднем девонском и каменноугольном периодах.

В настоящее время хвощи представлены многолетними травянистыми растениями с хорошо развитым корневищем с придаточными корнями (рис. 73). Надземная часть стебля достигает 0,5–1 м и более.

Характерно особое строение побегов, состоящих из члеников (междоузлий) и узлов с мутновато расположенными листьями. Листья — сильно измененные боковые веточки.

Другая особенность хвощей — накопление кремнезема в стенках клеток всего растения, играющего механическую и защитную роль. Подземный стебель (корневище) располагается на разной глубине. Бывают горизонтальные и вертикальные корневища. Горизонтальные корневища толще, с более длинными междоузлиями, чем у вертикальных. На корневищах образуются клубни —

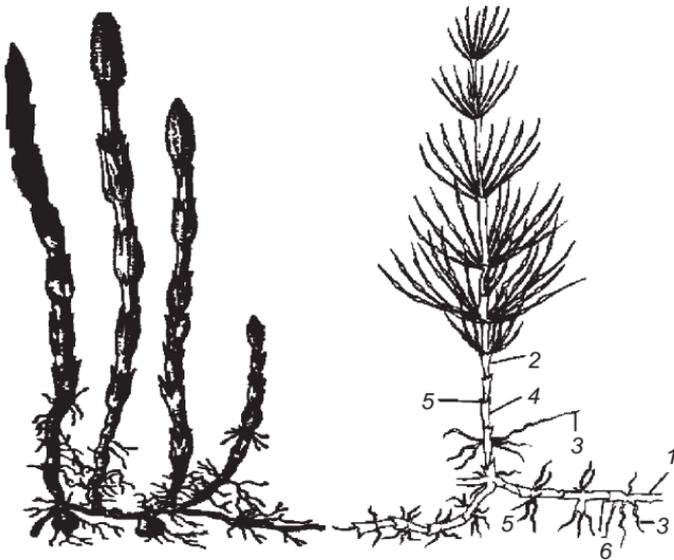


Рис. 73. Внешний вид и строение хвоща полевого:

1 — корневище — видоизмененный многолетний подземный побег с узлами, междоузлиями, чешуевидными листьями и почками, служащий для вегетативного размножения, возобновления и запасания питательных веществ; 2 — надземный побег (фотосинтезирует); 3 — придаточные корни; 4 — междоузлие; 5 — узел; 6 — чешуевидный лист с пазушной почкой

утолщенное и видоизмененное междоузлие ветви. Клетки клубней очень крупные и заполнены крахмальными зернами.

Хвощи довольно широко распространены в основном в северном полушарии. Они поселяются в местах с достаточным увлажнением.

Весной на корневищах вырастают побеги, на которых располагаются спороносные колоски. Колоски содержат спорангии, в которых путем митоза формируются гаплоидные споры. После раскрытия спорангия споры высыпаются и разносятся ветром. Из спор развиваются гаметофиты (заростки) в виде пластинок диаметром от нескольких мм до 3 см. На нижней стороне гаметофита возникают бесцветные ризоиды длиной до 1 см, с помощью которых он прикрепляется к почве и всасывает воду с растворенными в ней минеральными солями. У хвощей имеются три типа гаметофитов: мужские, женские и обоеполые, при этом женские гаметофиты крупнее мужских.

Оплодотворение у хвощей осуществляется в присутствии капельно-жидкой влаги на поверхности гаметофита. Зигота прорастает в спорофит.

Хвощи хорошо переносят засуху, лесные пожары. Осенью и зимой служат кормом для оленей и кабанов. Хвощ полевой — лекарственное растение. Многие виды хвощей — трудноискоренимые сорняки пастбищ и полей.

Отдел Папоротниковидные

Папоротниковидные, или папоротники, произошли от риниофитов в девоне и достигли расцвета в каменноугольном периоде палеозойской эры. Если большинство плауновидных и хвощевидных вымерли и в настоящее время немногочисленные виды этих растений играют незначительную роль в биоценозах, то папоротники сумели приспособиться к изменившимся условиям и распространены сейчас очень широко. Представлены разнообразными жизненными формами, имеют широкий диапазон размеров тела и встречаются в разных местообитаниях — в пустынях, болотах, озерах, солоноватых водах и особенно широко в лесах. Папоротников насчитывается около 10 тыс. видов. Это многолетние растения, возраст отдельных особей 300 лет и более. Внешний вид папоротника изображен на рис. 74.

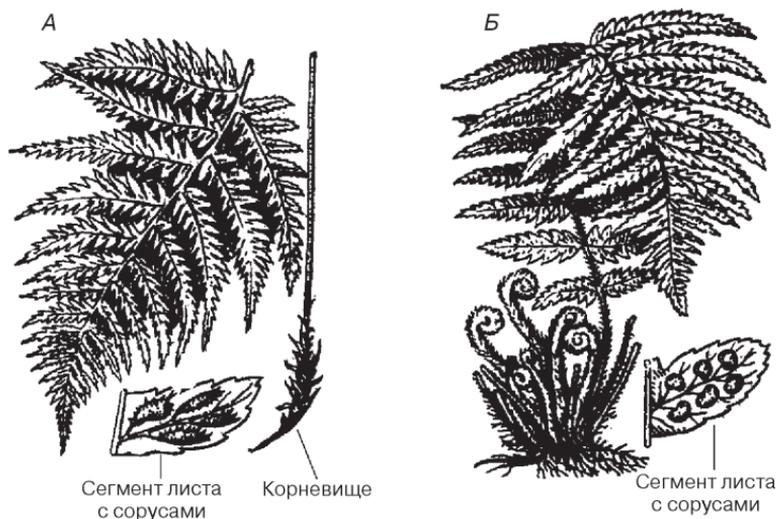


Рис. 74. Внешний вид папоротника:

А — папоротник женский; Б — папоротник мужской

Тело папоротника расчленено на корень, стебель и лист. Корни придаточные, т.е. первичный корень отмирает и вместо него развиваются корни из стебля. Стебли слабо развиты и листва преобладает над стеблем. Стебли содержат хорошо развитую проводящую ткань, между пучками которой — клетки паренхимы.

Листья соответствуют ветвям риниофитов, уплощены и дифференцированы на черешок и пластинку, совмещают функции фотосинтеза и спороношения. На нижней поверхности листа развиваются спорангии, в которых образуются гаплоидные споры (рис. 75).

В процессе эволюции число спор в спорангиях, прогрессивно уменьшается. Многие виды папоротников (равноспоровые) образуют споры, одинаковые по строению и физиологическим свой-

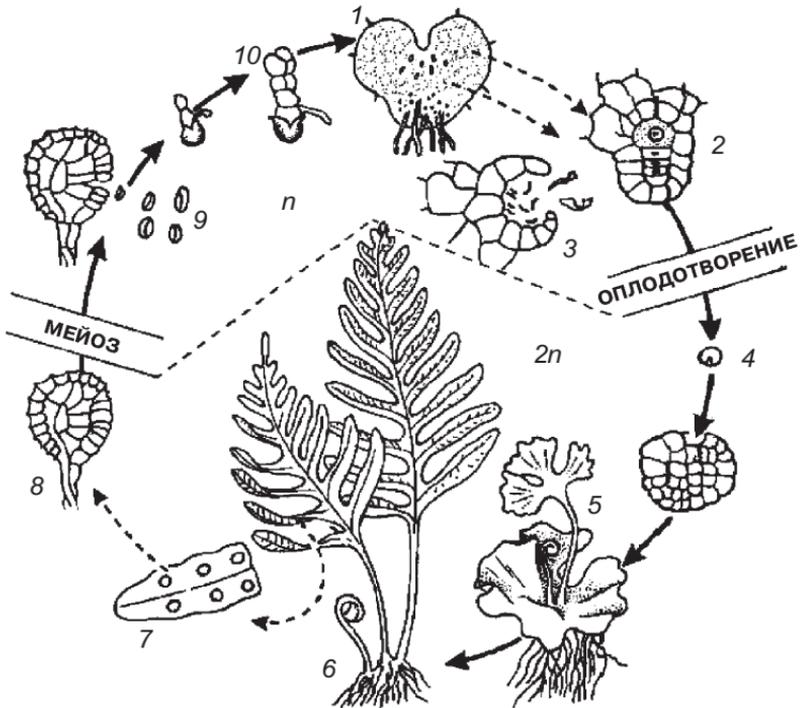


Рис. 75. Жизненный цикл папоротника:

1 — заросток (гаметофит); 2 — архегоний ♀ орган полового размножения); 3 — антеридий ♂ орган полового размножения); 4 — зигота; 5 — молодой спорофит; 6 — спорофит; 7 — сорусы на обратной стороне листа; 8 — спорангий; 9 — споры; 10 — прорастание споры

ствам. Из таких спор при прорастании развивается обоеполюый гаметофит — заросток.

У разнospоровых папоротников спорангии образуют споры неравной величины: мелкие микроспоры и более крупные мегаспоры. Из микроспор развиваются мужские гаметофиты, продуцирующие сперматозоиды, из мегаспор — женские гаметофиты (гаметофиты однополые, имеют более простое строение). Оплодотворение происходит в присутствии воды, и из диплоидной зиготы развивается спорофит.

Биологические преимущества разнospоровости в том, что гаметофит развивается внутри споры за счет накопленных в ней питательных веществ.

Высокая приспособленность папоротников обусловила большое разнообразие их жизненных форм в лесах, болотах, лугах, скалах.

Папоротники используют в хозяйстве как источник соединений азота, употребляют в пищу, корневище щитовника — в медицинских целях.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ — СЕМЕННЫЕ

Голосеменные — растения, размножающиеся семенами, но не образующие плодов и **Покрытосеменные** — растения, у которых семена заключены в плоды. Семенные растения отличаются наличием семени — маленький спорофит с корешком, почечкой, зародышевыми листьями — семядолями и запасом питательных веществ.

Семя образуется в мегаспорангии (семязачаток или семяпочка). Мегаспора постоянно находится внутри мегаспорангия. Здесь развивается женский гаметофит, образуется яйцеклетка и происходит оплодотворение. Из оплодотворенной яйцеклетки формируется зародыш, а сам семязачаток превращается в семя. Следовательно, процесс оплодотворения у семенных растений не нуждается в воде, и это громадное преимущество обусловило их повсеместное распространение и превратило в доминирующие группы во всех биоценозах. В связи с этим мужские гаметы (спермии), возникающие внутри микроспоры, утрачивают органоиды движения — жгутики и теряют подвижность.

Отдел Голосеменные

В отделе **голосеменных** растений выделяют 6 классов: семенные папоротники, саговниковые, беннеттитовые, гнетовые, гинкговые, хвойные. Из них классы семенных папоротников и беннетти-

товых полностью вымерли. Наиболее широко голосеменные были распространены в конце палеозойской и в мезозойскую эру. Ныне живущих голосеменных насчитывается около 720 видов, они широко распространены, особенно в северном полушарии, образуя массивы хвойных лесов.

Голосеменные представлены кустарниками и деревьями, наиболее распространены хвойные (сосна, ель, пихта, лиственница, кедр, кипарис, можжевельник).

Корень у хвойных стержневой, от которого отходят боковые. Корни часто содержат микоризу. Стебель включает кору, древесину и слабо выраженную сердцевину. Древесина содержит очень мало паренхимы и на 90% представлена проводящей тканью — трахеидами (мертвые клетки с толстыми стенками). Фильтрация жидкости с помощью трахейд осуществляется через поры, наибольшее число которых сосредоточено на концах трахейд, в местах соединения клеток. В коре и древесине — смоляные ходы, заполненные эфирными маслами, смолой.

У большинства хвойных в стволе имеются кольца прироста древесины, обусловленные сезонной периодичностью активности камбия. Стебель ветвится. Листья у листопадных видов (лиственница) мягкие, плоские, располагаются спирально или пучками. У большинства хвойных листья вечнозеленые, жесткие, игольчатые по форме и разной длины, покрыты слоем кутикулы, клетки эпидермы имеют сильно утолщенные стенки. Под эпидермой лежат 1–3 слоя толстостенных клеток, играющих роль своеобразного наружного скелета. Устьица глубоко погружены в ткань листа, что уменьшает испарение воды.

Мужские спорангии (пыльники) и семязачатки развиваются на чешуях соответственно мужских и женских шишек (рис. 76). Каждая шишка состоит из оси, одетой чешуйками. На нижней стороне чешуек располагаются два микроспорангия (пыльцевых мешка). В них в результате митотических делений возникают гаплоидные микроспоры, где развивается сильно редуцированный гаметофит, состоящий из нескольких клеток. В результате последовательных делений формируется пыльцевое зерно. Оно состоит из оболочек, вегетативной клетки, образующей пыльцевую трубку, и генеративной клетки (из нее формируется спермий).

Женские шишки также состоят из оси, на которой расположены семенные чешуйки. Женские шишки возникают на концах побегов текущего года. Чешуи состоят из двух частей: наружной — кроющей и внутренней — семенной. На семенных чешуях

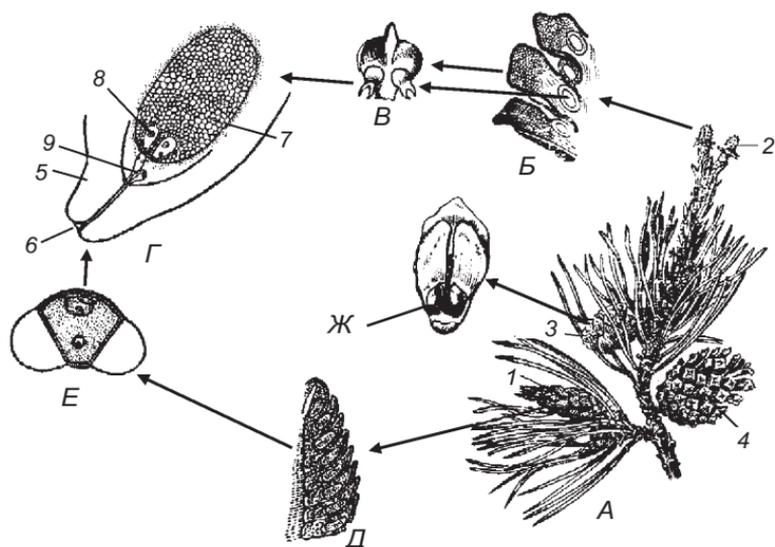


Рис. 76. Строение шишек и схема опыления у сосны:

А — ветка с шишками; *Б* — женская шишка в разрезе; *В* — семенная чешуя с семязачатками; *Г* — семязачаток в разрезе; *Д* — мужская шишка в разрезе; *Е* — пыльца; *Ж* — семенная чешуя с семенами; 1 — мужская шишка; 2 — молодая женская шишка; 3 — шишка с семенами; 4 — шишка после высыпания семян; 5 — покров; 6 — семявход; 7 — эндосперм; 8 — яйцеклетка; 9 — пыльцевая трубка со спермиями

формируются по два семязачатка. Семязачаток включает мегаспорангий, который одет оболочкой и имеет канал для проникновения пыльцевой трубки. В мегаспорангии возникает крупная мегаспора, которая путем ряда клеточных делений превращается в женский гаметофит. В гаметофите образуется яйцеклетка, а сам он превращается в гаплоидный эндосперм.

На женском гаметофите образуются архегонии, но антеридиев на мужских гаметофитах нет. Расселение осуществляется с помощью зачатков спорофита — семян. В отличие от покрытосеменных, питательная ткань семени у голосеменных растений — гаплоидна (а не триплоидна). Процесс размножения не связан с водой. При прорастании пыльцевого зерна образуется пыльцевая трубка. Семязачатки и семена развиваются открыто — на верхней поверхности семенных чешуй женских шишек.

Хвойные широко используются в хозяйственной деятельности, как строительный материал и сырье для целлюлозно-бумажной промышленности.

Отдел Покрытосеменные (Цветковые)

Покрытосеменные растения — эволюционно наиболее молодая и самая многочисленная группа растительного мира. Включает около 250 тыс. видов, произрастающих во всех климатических зонах.

Особенности организации покрытосеменных:

- Формирование **цветка** — органа, совмещающего функции полового и бесполого размножения.
- Образование в составе цветка завязи, заключающей в себе семязачатки (семяпочки) и предохраняющей их от действия неблагоприятных условий среды (в отличие от голосеменных, у которых семязачатки располагаются открыто на семенной чешуе).
- Различные способы опыления (насекомыми, ветром, водой).
- Двойное оплодотворение с образованием триплоидного эндосперма (запасяющей (питательной) ткани).
- Наличие плода, семени — как основной единицы расселения.
- Редукция гаметофитов (архегониев и антеридиев — нет). Мужской гаметофит — пыльцевое зерно — состоит из двух клеток: вегетативной и генеративной; генеративная делится, образуя 2 спермия. Женский гаметофит состоит из 8 клеток зародышевого мешка.
- Усложнение и высокая степень дифференциации вегетативных органов и тканей.
- Покрытосеменные имеют наиболее совершенную проводящую систему (ксилема представлена сосудами, а не трахеидами; ситовидные элементы флоэмы снабжены клетками-спутницами), обеспечивающую быстрый ток воды и минеральных солей от корней к листьям и цветкам и быстрый отток органических веществ от листьев к стеблю и корням.
- У покрытосеменных растений наблюдается наибольшее разнообразие их жизненных форм — деревья, кустарники, травы, образующие сложные многоярусные сообщества.

Классы Цветковых растений

Отдел Покрытосеменных, или Цветковых, растений делится на два класса: Двудольные и Однодольные (рис. 77, табл. 15).

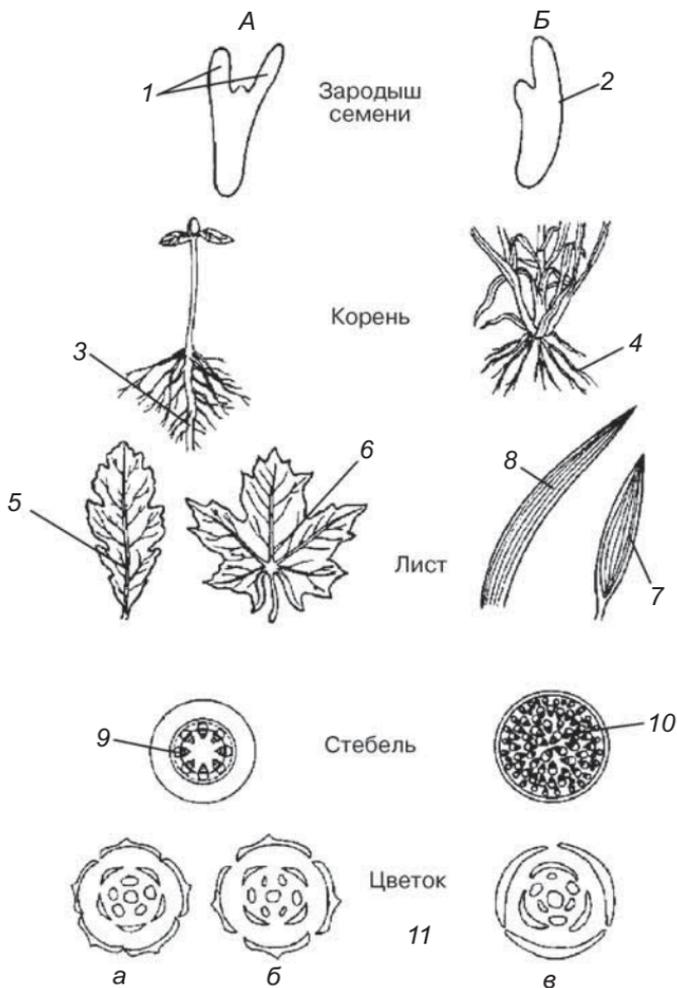


Рис. 77. Сравнение классов двудольных и однодольных растений:

А — двудольные; *Б* — однодольные; 1 — две семядоли в зародыше семени; 2 — одна семядоля; 3 — главный корень, стержневая корневая система; 4 — придаточные корни, мочковатая корневая система; 5 — лист с перистым жилкованием; 6 — лист с пальчатым жилкованием; 7 — лист с дуговидным жилкованием; 8 — лист с параллельным жилкованием; 9 — проводящие пучки в стебле расположены по кругу; 10 — проводящие пучки расположены беспорядочно; 11 — цветок пятимерного типа (а) или четырехмерного (б), или трехмерного типа (в), т. е. число частей цветка кратно 5, 4, 3

Сравнительная характеристика двудольных и однодольных растений

№	Признак	Класс Двудольные	Класс Однодольные
1	Морфология семени	Зародыш имеет 2 семядоли (первые листья развиваются в семени)	Зародыш имеет 1 семядолю
2	Морфология листа	Листовая пластинка и черешок	Ланцетовидный лист
		Сетчатое жилкование	Параллельное жилкование
3	Морфология корня	<i>Стержневая корневая система</i> (сохраняется первичный корень, от которого отходят боковые вторичные корни)	<i>Мочковатая корневая система</i> (придаточные корни, отходящие от основания стебля не отличаются от первичного корня)
4	Анатомия корня	Несколько групп ксилемы (2–8) В проводящих пучках имеется камбий, обеспечивающий вторичный рост	Много групп ксилемы (до 30) Камбия в проводящих пучках нет, вторичного роста нет
5	Анатомия стебля	Проводящие пучки формируют кольца В проводящих пучках имеется камбий, обеспечивающий вторичный рост	Проводящие пучки разбросаны Камбия в проводящих пучках нет, вторичного роста нет (исключение – пальмы)
6	Строение цветка	Число частей цветка кратно 4 или 5 Околоцветник состоит из чашечки и венчика	Число частей цветка кратно 3 Части околоцветника одинаковы, нет деления на чашечку и венчик
		Насекомоопыляемые	Ветроопыляемые
7	Основные семейства и представители	<i>Сложноцветные</i> (астра, ромашка, пижма, подсолнечник) <i>Крестоцветные</i> (капуста, редиска, пастушья сумка) <i>Бобовые</i> (горох, фасоль) <i>Пасленовые</i> (картофель, табак) <i>Розоцветные</i> (яблоня, роза)	<i>Злаковые</i> (пшеница, овес) <i>Лилейные</i> (лилия, тюльпан) <i>Луковые</i> (лук, чеснок) <i>Ландышевые</i> (ландыш, спаржа)

Для класса **Двудольных** характерны следующие признаки: зародыш несет две семядоли (редко больше), которые обычно прорастают надземно; листья имеют сетчатое жилкование, черешок обычно ясно выражен; в стебле хорошо различаются кора и сердцевина; корень у подавляющего числа видов стержневой (у многих травянистых мочковатый); цветки преимущественно пятичленные.

У класса **Однодольных** зародыш с одной семядолью, которая прорастает, как правило, подземно; листья с параллельным и дуговым жилкованием, не расчленены на черешок и пластинку; корневая система мочковатая; цветки трехчленные; в стебле нет ясно дифференцированных коры и сердцевины. Однодольные представлены травами, иногда вторично древесными формами (пальмы, бамбук).

Число видов у однодольных значительно меньше, чем у Двудольных. Основные семейства класса Двудольных — Сложноцветные, Крестоцветные, Бобовые, Пасленовые, Розоцветные; класса Однодольных — Злаковые, Лилейные.

Класс Двудольные растения

Семейство Сложноцветные (Астровые), представитель — *подсолнечник*; соцветие — корзинка (4 типа цветков: трубчатые, язычковые, ложноязычковые, воронковидные); плод — семянка, часто с летучкой, хохолком, прицепками (рис. 78).

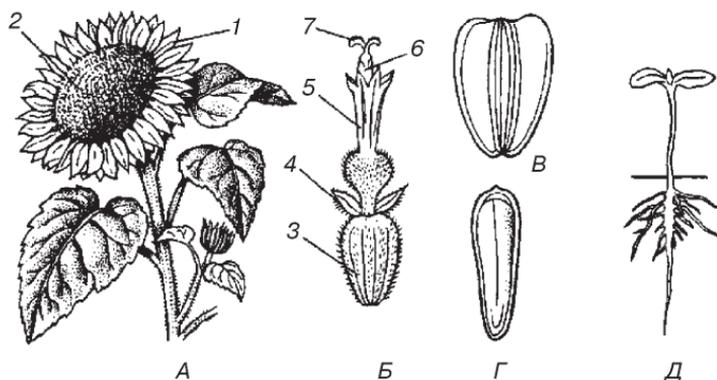


Рис. 78. Семейство Сложноцветные — подсолнечник:

А — побег с соцветием; *Б* — трубчатый цветок; *В* — плод семянка; *Г* — семя в разрезе; *Д* — проросток; 1 — ложноязычковые цветки; 2 — соцветие корзинка; 3 — нижняя завязь; 4 — чашечка; 5 — трубчатый венчик; 6 — тычинки; 7 — двулопастное рыльце пестика

Семейство Крестоцветные (Капустные), представитель — *капуста огородная*; соцветие — кисть; плод — стручок или стручок (рис. 79).

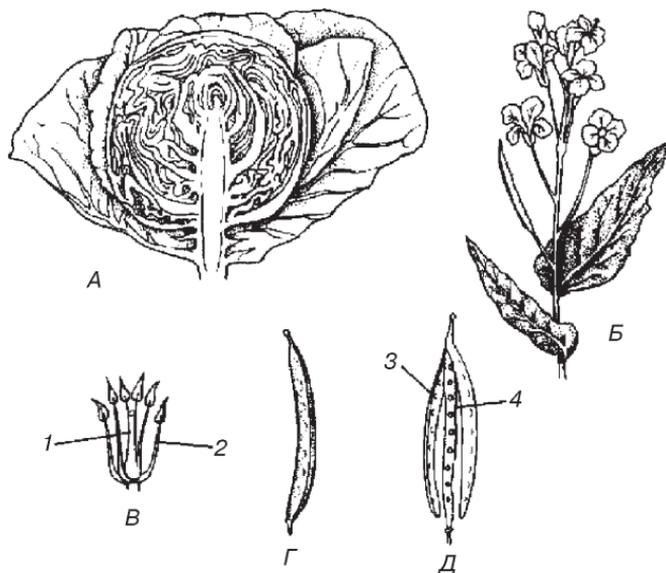


Рис. 79. Семейство Крестоцветные — капуста огородная:

А — кочан; *Б* — цветоносный побег; *В* — цветок без околоцветник; *Г* — плод стручок; *Д* — раскрывшийся стручок; 1 — пестик; 2 — тычинки; 3 — створка стручка; 4 — перегородка с семенами

Семейство Бобовые, представитель — *горох посевной*; цветки одиночные мотыльковые (мотыльковый венчик состоит из паруса, весел и лодочки) либо соцветия — кисть, головка; плод — боб (рис. 80).

Семейство Пасленовые, представитель — *картофель*; цветки одиночные или соцветия — разнообразные; плод — ягода или коробочка (рис. 81).

Семейство Розоцветные, представитель — *земляника*; цветки — одиночные или соцветия — кисть, зонтик, щиток; плод — сборная семянка (на сочном разросшемся цветоложе лежат многочисленные сухие плоды — семянки), а также орешек либо сочные плоды — яблоко, костянка, сборная костянка (рис. 82).

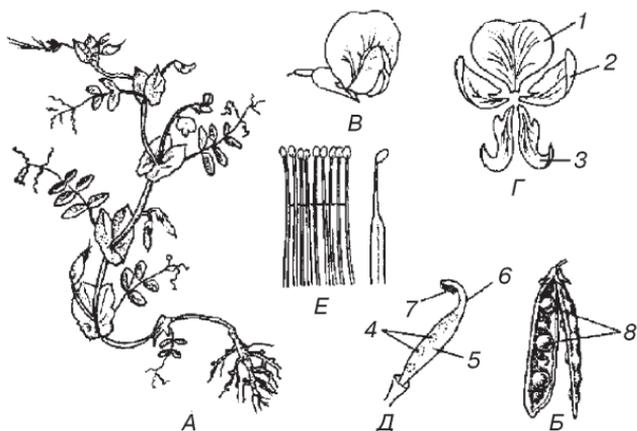


Рис. 80. Семейство Бобовые — горох посевной:

А — побег с цветками; *Б* — плод боб; *В* — цветок; *Г* — мотыльковый венчик; *Д* — пестик; *Е* — тычинки; 1 — парус; 2 — весла; 3 — лодочка; 4 — семязачатки; 5 — завязь; 6 — столбик; 7 — рыльце; 8 — раскрывающийся боб с семенами на створках

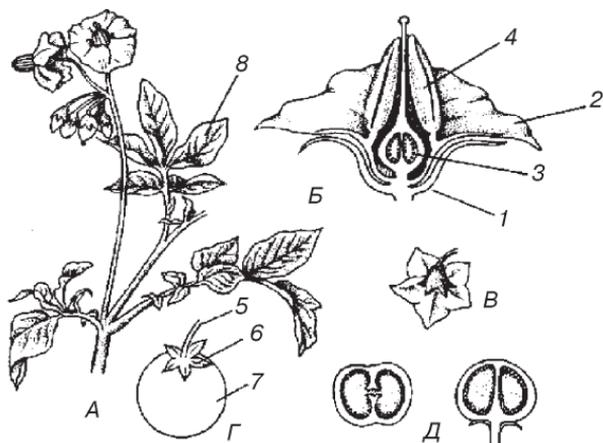


Рис. 81. Семейство Пасленовые — картофель (паслен клубненосный):

А — цветonoсный побег; *Б* — цветок в продольном разрезе; *В* — цветок со стороны сростнолистной чашечки; *Г* — плод ягода; *Д* — ягода на поперечном и продольном разрезе; 1 — чашелистик; 2 — спайнолепестный венчик; 3 — пестик; 4 — тычинки; 5 — плодоножка; 6 — чашечка; 7 — ягода; 8 — перисторассеченный лист

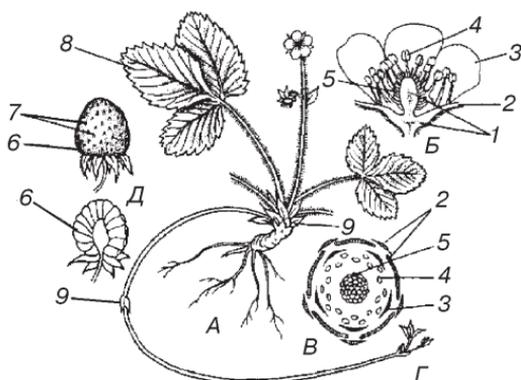


Рис. 82. Семейство Розоцветные — земляника лесная:

А — общий вид растения; *Б* — цветок в разрезе; *В* — диаграмма цветка; *Г* — видоизмененный побег-ус; *Д* — апокарпный плод многоорешек или сборная семянка (общий вид и на продольном разрезе); 1 — гипантий; 2 — чашечка с подчашием; 3 — венчик; 4 — тычинки; 5 — пестики; 6 — сочное разросшееся цветоложе (гипантий); 7 — сухие плоды семянки (орешки); 8 — тройчатосложный лист; 9 — прилистники

Класс Однодольные растения

Семейство Злаковые (Мятликовые), представитель — *рожь*; соцветия сложные — сложный колос, метелка, султан, початок; плод — зерновка (рис. 83).

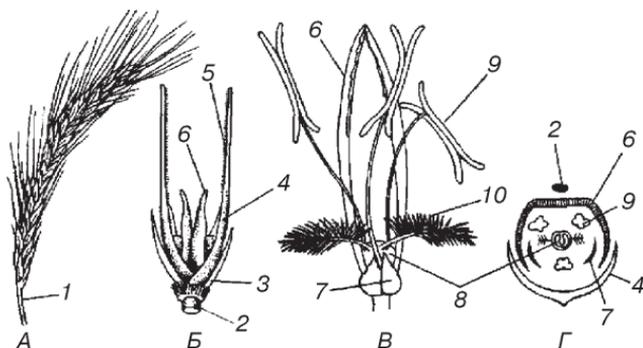


Рис. 83. Семейство Злаковые — рожь посевная:

А — соцветие сложный колос; *Б* — двухцветковый колосок; *В* — цветок; *Г* — диаграмма цветка; 1 — ось сложного колоса; 2 — ось колоска; 3 — колосковая чешуя; 4 — нижняя цветковая чешуя; 5 — ость; 6 — верхняя цветковая чешуя; 7 — цветковые пленочки (лодикули); 8 — завязь пестика; 9 — тычинки; 10 — два перистых рыльца

Семейство Лилейные, представитель — *лилия*; цветки одиночные или соцветия — кисть, зонтик; плод — ягода или коробочка (рис. 84).

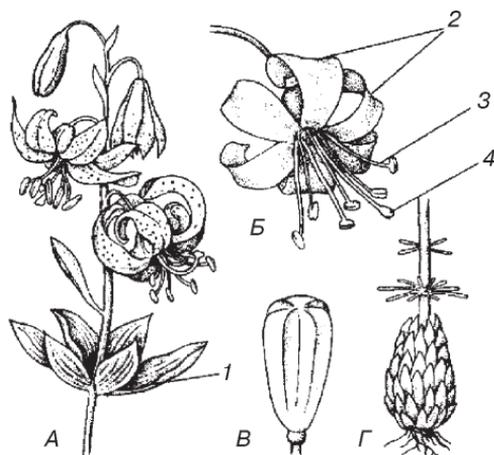


Рис.84. Семейство Лилейные — лилия саранка:

А — цветonoсный побег; *Б* — цветок; *В* — трехстворчатый плод коробочка; *Г* — луковица; *1* — мутовка листьев; *2* — листочки простого околоцветника; *3* — тычинки; *4* — пестик

Из всех групп растений цветковые наиболее широко используются человеком. Почти все важнейшие культурные растения, в том числе хлебные злаки, овощи, плодовые деревья и кустарники, относятся к цветковым. Они служат сырьем для строительной промышленности (древесина), для изготовления бумаги, одежды (хлопчатник, лен), получения различных масел. Многие растения используются в медицине (наперстянка, красавка, анис, облепиха, горичвет, ромашка аптечная, женьшень и др.).

4.2.5. Царство Животные

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

Животные — царство гетеротрофных эукариот. Животные на Земле представлены огромным разнообразием форм, отличаются от других организмов рядом *характерных особенностей организации*:

- по типу питания все животные — гетеротрофы (голозойное или паразитическое питание);
- клетки животных лишены целлюлозных стенок, имеются центриоли, основной запасной углевод — гликоген;
- подвижность, обеспечиваемая цитоплазматическими органоидами (у одноклеточных — реснички, жгутики);
- развитие опорно-двигательных систем (у многоклеточных);
- наличие цитоскелета (у одноклеточных) и скелета — наружного или внутреннего — у многоклеточных;
- реакция на внешние воздействия у животных реализуется в форме движения, у большинства многоклеточных с помощью развитой нервной системы (мышечные и нервные клетки обладают возбудимостью);
- животным присущи сложные поведенческие реакции, отсутствующие у растений (обусловленные развитой нервной системой);
- слабая регенерирующая способность (в отличие от растений);
- характерен ограниченный диффузный рост (всей поверхностью);
- жизненные циклы не так сложны, как у растений (гаплоидная стадия представлена гаметамии, характерна гаметиическая редукция);
- животные освоили все среды обитания;
- свойственны горизонтальные или вертикальные миграции.

Перечислим основные черты сходства и различия между растениями и животными:

Сходство между растениями и животными:

- общность происхождения одноклеточных форм;
- обмен веществ и энергии (питание, дыхание, выделение);
- клеточное строение;
- рост и способы размножения;
- кодирование, передача и реализация наследственной информации;
- раздражимость.

Основные черты *различия между растениями и животными* представлены в табл. 16.

Таким образом, сходство между растениями и животными доказывает родство и единство происхождения, а различия — дивергентный путь развития органического мира. Эволюция животных показана на рис. 85.

Основные черты различия между растениями и животными

Признаки	Растения	Животные
Способ питания	Автотрофное (фототрофное)	Гетеротрофное
Обмен веществ	Идет за счет расщепления органических веществ, образующихся в процессе фотосинтеза, из неорганических	Идет за счет расщепления органических веществ, полученных с пищей
Целлюлозная клеточная стенка	Имеется	Отсутствует
Способность к росту	На протяжении всей жизни	У большинства — только в молодом возрасте
Способность к передвижению	Не перемещаются (кроме жгутиковых организмов)	Активное передвижение
Активность в поисках пищи	Имеются тропизмы, таксисы	Активны
Роль в цепи питания	Продуценты	Консументы
Высшая нервная деятельность	Отсутствует	Имеется (кроме низкоорганизованных)
Цикл развития	Зигота → зародыш → проросток → молодое растение → цветущее растение → плодоносящее растение → стареющее растение → отмершее растение	Зигота → зародыш → детеныш (личинка) → молодое животное → взрослое животное → половозрелое активное животное → стареющее животное → умершее животное
Системы органов	Вегетативные: корневая, побеговая	Соматические: опорно-двигательная, кровеносная, дыхательная, пищеварительная, выделительная, покровная, эндокринная, нервная и органов чувств
Ткани	Репродуктивные: цветок, семя, плод Образовательная, покровная, проводящая, механическая, основная	Репродуктивные: половая Эпителиальная, мышечная, соединительная, нервная

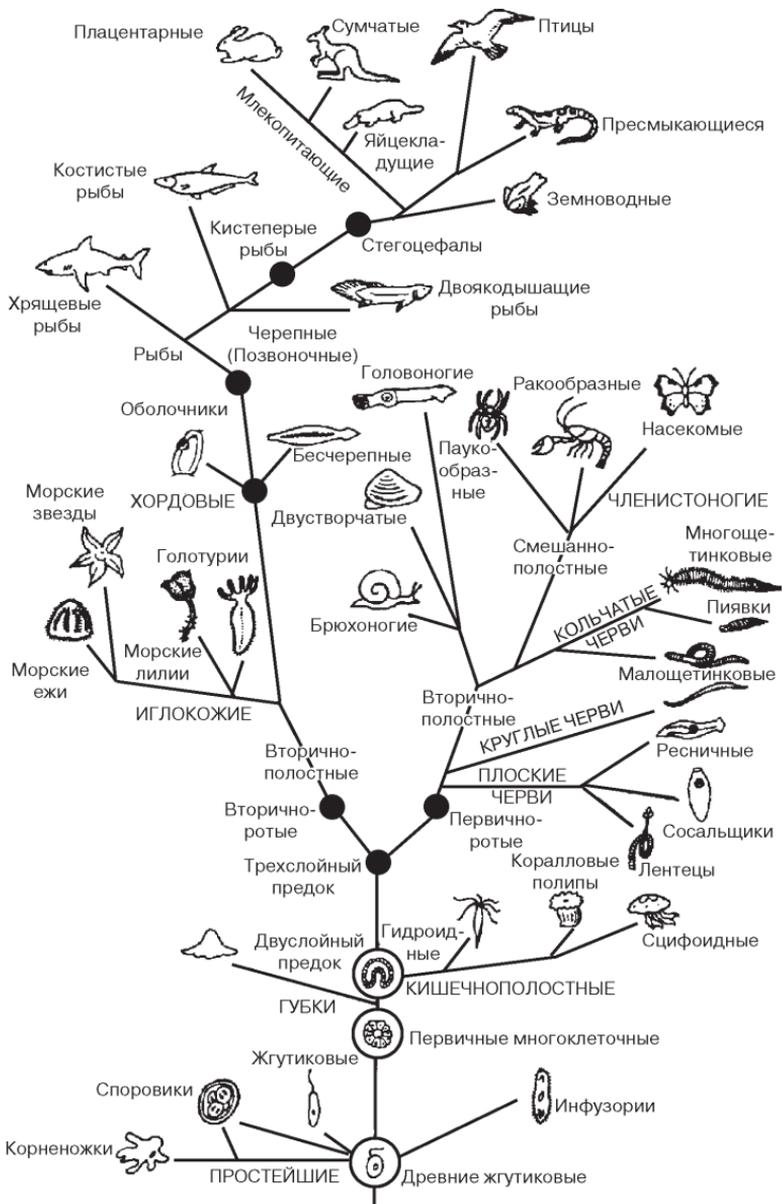


Рис. 85. Эволюция животных

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

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

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (ПРОСТЕЙШИЕ)

К одноклеточным относятся животные, тело которых состоит из одной клетки, по своим функциям являющейся самостоятельным организмом (рис. 86–88). Общее число видов простейших превышает 30 тыс. Форма тела разнообразна, постоянна (жгутиковые, инфузории) или изменчива (амебы). Относительное постоянство формы тела у простейших обусловлено наличием многослойной наружной оболочки, в состав которой входят фибриллы. Размеры этих организмов колеблются от 2–4 мкм до 1,5 мм (инфузории), 1 см (грегарина), 5–6 см (фораминиферы). Органоиды движения — ложноножки, жгутики или реснички. Дышат простейшие всей поверхностью тела. Питание автотрофное или гетеротрофное. Основные компоненты тела простейших: цитоплазма и ядро. В цитоплазме находятся органоиды, свойственные всем клеткам: митохондрии, рибосомы, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи и специальные органоиды: пищеварительные и сократительные вакуоли, опорные волокна, и др.

У простейших есть одно или несколько ядер, одинаковых или различных по форме и функциям. Основная форма деления ядра простейших — митоз. Наряду с бесполом размножением путем деления наблюдается половой процесс, заключающийся или в образовании зиготы с последующим бесполом размножением путем митоза, или в форме обмена генетическим материалом при контакте двух особей.

Важная биологическая особенность простейших — способность переносить неблагоприятные условия в виде цист. Среда обитания простейших чрезвычайно разнообразна (свободный образ жизни, живут в море и пресных водах, во влажной почве). Широкое распространение получил паразитизм. Многие виды паразитических простейших вызывают тяжелые формы заболеваний человека, домашних и промысловых животных, а также растений. Известны хищные простейшие, нападающие на представителей других видов.

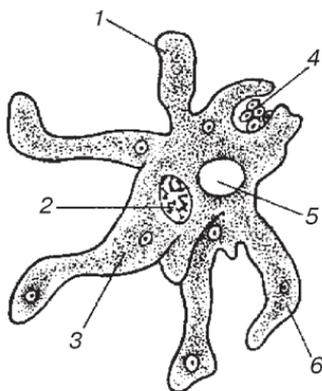


Рис. 86. Амеба обыкновенная:

1 — ложная ножка; 2 — ядро; 3 — цитоплазма; 4 — фагоцитоз и образование пищеварительной вакуоли; 5 — сократительная вакуоль; 6 — наружная клеточная мембрана

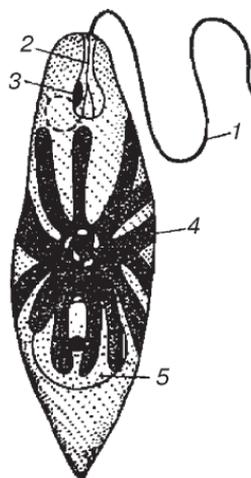


Рис. 87. Эвглена зеленая:

1 — жгутик; 2 — глотка; 3 — глазок; 4 — хлоропласт; 5 — ядро с ядрышком

К подцарству одноклеточных относят следующие типы. Тип Саркожгутиконосцы включает классы Саркодовые (Корненожки) — типичный представитель — амеба обыкновенная (рис. 86), класс Жгутиковые — эвглена зеленая (рис. 87). Тип Инфузории — типичный представитель — инфузория-туфелька (рис. 88).

Движение амебы происходит с помощью ложноножек, питание и выделение — посредством фагоцитоза и пиноцитоза.

В клетках жгутиконосцев имеются жгутики. Эвглена зеленая сочетает гетеротрофное питание с автотрофным (путем фотосинтеза).

Для инфузорий характерны наличие ресничек, постоянная

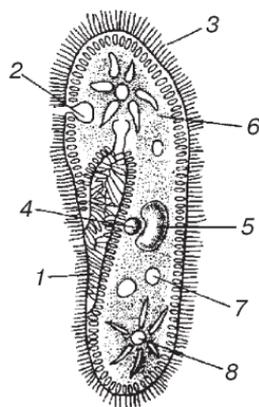


Рис. 88. Инфузория-туфелька:

1 — клеточное ротовое отверстие; 2 — порошица; 3 — ресничка; 4 — малое ядро; 5 — большое ядро; 6 — цитоплазма; 7 — пищеварительная вакуоль; 8 — сократительная вакуоль

форма тела, более двух ядер, ротовое отверстие и порошица, пищеварительная и сократительная вакуоли, бесполое и половое размножение.

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Многоклеточные характеризуются телом из множества клеток, дифференцированных по форме и функциям. Характерная особенность — сложный индивидуальный цикл развития, в процессе которого из оплодотворенной яйцеклетки (при партеногенезе — из неоплодотворенной) образуется взрослый организм. Среди современных многоклеточных выделяют две большие группы: лучистые, или двухслойные, и двусторонне-симметричные, или трехслойные. Отдельно стоят наиболее примитивные многоклеточные — пластинчатые и губки.

Для лучистых характерны несколько плоскостей симметрии и радиальное расположение органов вокруг главной оси тела. В теле лучистых существует одна главная ось симметрии, вокруг которой в радиальном порядке располагаются органы животных. От числа повторяющихся органов зависит порядок симметрии. Через тело лучистого животного можно провести несколько плоскостей симметрии (2, 4, 6, 8). В процессе онтогенеза у них образуются лишь два отчетливо выраженных пласта клеток: эктодерма и энтодерма, тогда как третий зародышевый листок находится в зачаточном состоянии и представлен студенистым веществом — мезоглеей. К лучистым относится тип кишечнополостные.

Двусторонне-симметричные обладают одной плоскостью симметрии, по обе стороны которой располагаются различные органы. Помимо эктодермы и энтодермы у этих животных всегда есть третий зародышевый листок (мезодерма), за счет которого развивается значительная часть внутренних органов.

Тип Кишечнополостные

Включает низших многоклеточных животных (более 9 тыс. видов). Кишечнополостные ведут водный образ жизни (в морях). Среди них есть свободноплавающие и прикрепленные ко дну формы.

Тело цилиндрической формы (гидры) или уплощено в направлении главной оси (медузы). Строение гидры показано на рис. 89.

Ротовое отверстие, окруженное щупальцами, ведет в слепозамкнутую пищеварительную полость. Непереваренные остатки пищи удаляются через ротовое отверстие. Наряду с полостным сохраняется внутриклеточное переваривание пищевых частиц энтодермой.

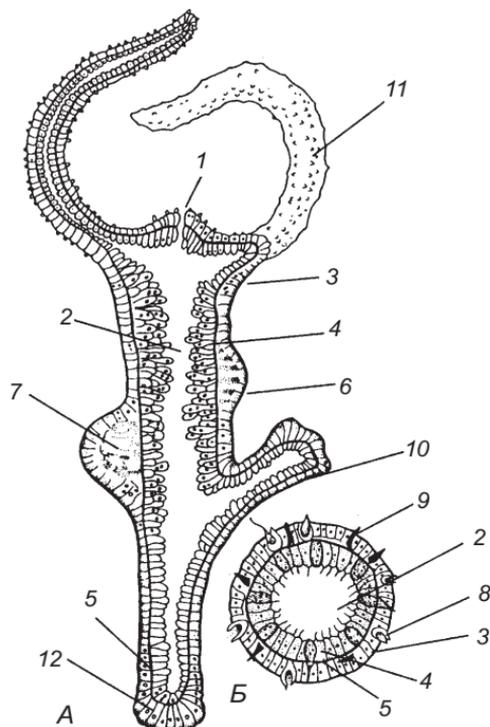


Рис. 89. Пресноводный полип — гидра:

А — продольный разрез; *Б* — поперечный срез; 1 — ротовое отверстие; 2 — кишечная полость; 3 — эктодерма; 4 — энтодерма; 5 — мезоглея; 6 — бугорок со сперматозоидами; 7 — бугорок с яйцеклеткой; 8 — стрекательная клетка; 9 — нервная клетка; 10 — «почка»; 11 — щупальце; 12 — подошва

Стенка тела образована двумя пластами клеток: эктодермой, выполняющей покровную и двигательную функции, и энтодермой, клетки которой снабжены жгутиками и выполняют пищеварительную функцию. Эктодерма и энтодерма разделены бесструктурной мезоглеей.

Характерная черта кишечнополостных — наличие стрекательных клеток в эктодерме.

У кишечнополостных впервые появляется диффузная нервная система, состоящая из разбросанных нервных клеток, соединенных отростками и образующих нервную сеть.

Дыхание осуществляется всей поверхностью тела.

Размножение половое и бесполое. Гаметы выводятся в воду, оплодотворение наружное. Раздельнополые, встречаются и гермафродиты. Живут в виде отдельных особей или образуют колонии.

Тип Кишечнополостные включает классы: Гидроидные (гидра), Сцифоидные медузы, Коралловые полипы.

Тип Плоские черви

Плоские черви встречаются почти во всех средах обитания: морских и пресных водах, влажной почве, многие перешли к паразитическому образу жизни. По своей организации стоят выше кишечнополостных, имеют третий зародышевый листок — мезодерму и ее производные — мышечную систему, паренхиму.

Мускулатура позволяет активно передвигаться в поисках пищи. Тело у плоских червей двусторонне-симметричное, т.е. различают правую и левую, брюшную и спинную стороны. Благодаря брюшной стороне тело имеет возможность перемещаться по твердой поверхности.

Появление мезодермы и двусторонней симметрии предопределило возможность выхода многоклеточных животных на сушу.

Строение плоского червя показано на рис. 90.

Для плоских червей характерен кожно-мышечный мешок. Внутри него — рыхлая ткань паренхима, заполняющая пространство между внутренними органами. Паренхима выполняет опорную роль и служит местом отложения резервных веществ, в частности гликогена.

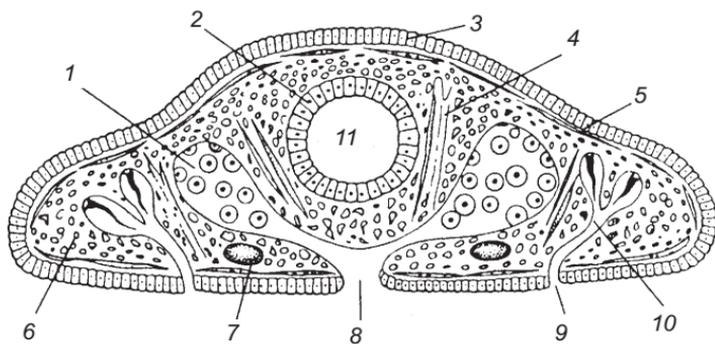


Рис. 90. Плоский червь на поперечном срезе:

1 — половые клетки; 2 — энтодерма; 3 — эктодерма; 4 — продольные и косые мышцы; 5 — кольцевые мышцы; 6 — паренхима; 7 — продольные нервные стволы; 8 — половое отверстие; 9 — выделительная пора; 10 — протонефридий; 11 — полость кишки

На головном конце тела концентрируются нервные клетки и органы чувств, что улучшает ориентацию в пространстве. Нервная система плоских червей представлена нервными узлами в головной части и отходящими от них двумя нервными стволами, есть органы зрения, отсутствующие у паразитических видов, а также органы химического чувства.

Кишечник состоит из передней кишки (глотки) и средней кишки, которая заканчивается слепо.

У плоских червей впервые появились органы выделения — протонефридии, регулирующие осмотическое давление, выводя из тела избыток воды и растворимые продукты обмена. Протонефридии — клетки грушевидной формы, со звездчатыми отростками, разбросанные в паренхиме.

Половая система плоских червей устроена очень сложно, включает половые железы, половые протоки и желточники. За редким исключением, все плоские черви — гермафродиты. Характерен сложный цикл развития (у сосальщиков и ленточных).

Включает три основных класса: Ресничные (молочная планария), Сосальщикообразные (печеночный сосальщик), класс Ленточные черви (бычий цепень).

Печеночный сосальщик обитает в желчных протоках печени и желчном пузыре. **Жизненный цикл** печеночного сосальщика связан со сменой хозяев, окончательный хозяин — травоядные млекопитающие, промежуточный хозяин — моллюск (прудовик).

Яйцо печеночного сосальщика начинает развиваться, попав в воду, где из него выходит личинка, снабженная ресничками. Личинка внедряется в малого прудовика, где превращается в следующую личиночную стадию. Затем паразит покидает тело моллюска, активно передвигается в воде, прикрепляется к стенкам растений и превращается в цисту. Проглоченная животным циста проникает из кишечника в печень, где достигает половозрелости. Паразитический образ жизни сопровождается выработкой приспособлений: развитие присосок, шипиков, крючьев, оболочки, большая плодовитость. Происходит морфологическая дегенерация: редукция органов чувств, зрения, упрощение нервной системы.

Бычий цепень имеет головку, шейку и сплющенное тело из члеников, отшнуровывающихся по мере роста. В каждом членике — свой половой аппарат. Окончательный хозяин паразита — человек, промежуточный — крупный рогатый скот.

Развитие бычьего цепня. За сутки червь отделяет 5–7 члеников, в которых находится до 2 млн яиц. Яйцо попадает с фекалиями человека в почву, затем вместе с травой — в пищеварительный тракт

крупного рогатого скота, в кишечнике из яйца выходит личинка, вооруженная острыми крючьями, которая пробуравливает стенку кишечника и с током крови проникает в мышцы. В мышцах личинка растет и превращается в финну — пузырек с свернутой внутрь головкой и шейкой. В организм человека финна попадает с плохо проваренным мясом, где и превращается в половозрелую форму.

Тип Круглые, или Первичнополостные, черви

Центральная группа этого типа — класс Круглые черви, включает около 500 тыс. видов. Представители ведут как свободный, так и паразитический образ жизни. Круглые черви заселяют моря, пресноводные водоемы, почву, паразитируют на растениях, животных, человеку. Строение круглого червя показано на рис. 91, 92.

Тело круглых червей не сегментировано. Снаружи покрыто оболочкой — кутикулой, которая выполняет защитную функцию. Мышцы состоят из одного слоя мышечных клеток, которые располагаются четырьмя отдельными тяжами, тянущимися вдоль всего тела.

Важнейшая особенность круглых червей — наличие *первичной полости тела*, образовавшейся путем распада паренхимы — пространство между стенкой тела и стенками внутренних органов, заполненное жидкостью. Первичная полость тела выполняет опорную, транспортную, защитную функции.

Нервная система состоит из окологлоточного кольца и нервных стволов: спинного, брюшного, боковых. Органы чувств развиты очень слабо.

Пищеварительная система представлена передней, средней и задней кишкой, заканчивающейся анальным отверстием. Ротовой отдел снабжен режущими плас-

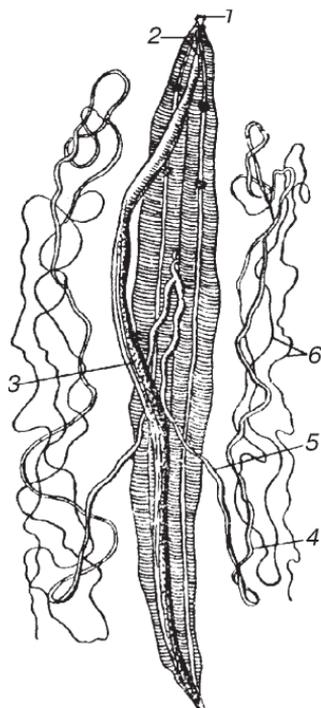


Рис. 91. Вскрытая самка аскариды:

1 — губы; 2 — глотка; 3 — кишка;
4, 6 — яйцевод; 5 — матка

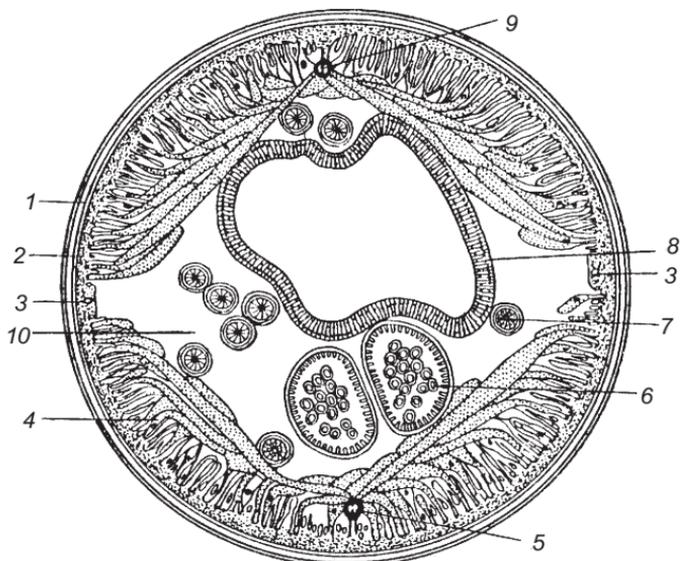


Рис. 92. Поперечный срез через тело самки аскариды:

1 — кутикула; 2 — гиподерма; 3 — боковые выделительные каналы; 4 — мышцы; 5 — брюшной нервный ствол; 6 — матка; 7 — яичник; 8 — кишка; 9 — спинной нервный ствол; 10 — первичная полость тела

тинками, крючьями, стилетами. Переваривание пищи может происходить во внешней среде и в кишечнике червя.

Выделительная система представлена видоизмененными протонефридиями.

Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

Круглые черви раздельнополы, редко — гермафродиты.

Аскарида паразитирует в кишечнике человека.

Оплодотворенное яйцо начинает развиваться в матке червя. Попадая с фекалиями в среду, яйца развиваются и образуется личинка. С загрязненной водой, овощами, фруктами яйца попадают в кишечник человека, где из них выходят личинки, внедряющиеся в стенки кишечника и проникающие в кровь. Ток крови переносит их в легкие. В легких личинки пробуравливают стенки капилляров и альвеол, проникая в просвет альвеол. Далее они проходят в бронхи, трахею, ротовую полость и вторично заглатываются. В кишечнике образуется взрослая аскарида. Аскариды отравляют организм токсическими продуктами обмена, а также воздействуют механически.

Тип Кольчатые черви

В состав типа входят классы Многощетинковые черви (пескожил, нереида), Малощетинковые черви (дождевой червь) и Пиявки. Многощетинковые — морские животные, малощетинковые, пиявки — обитатели пресноводных водоемов, почв.

Тело кольчатых червей (рис. 93) подразделяется на голову, туловище и анальную лопасть. Тело расчленено на повторяющиеся сегменты, причем наружная сегментация совпадает с расположе-

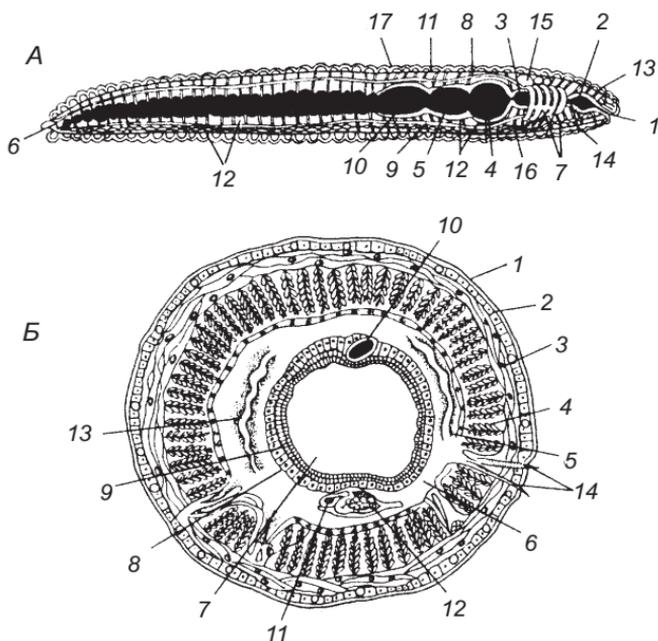


Рис. 93. Дождевой червь:

А — продольный разрез: 1 — рот; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — зоб; 5 — желудок; 6 — анус; 7 — «сердца»; 8 — спинной кровеносный сосуд; 9 — брюшной кровеносный сосуд; 10 — кишечник; 11 — продольные мышцы; 12 — членики тела; 13 — окологлоточное нервное кольцо; 14 — брюшная нервная цепочка; 15 — семенные пузырьки; 16 — семяприемники; 17 — кольцевые мышцы; **Б — поперечный срез:** 1 — кутикула; 2 — эпидермис (кожа); 3 — кольцевые мышцы; 4 — продольные мышцы; 5 — выстилающий эпителий; 6 — вторичная полость тела; 7 — полость кишечника; 8 — эпителий, покрывающий кишечник; 9 — стенка кишечника; 10 — спинной кровеносный сосуд; 11 — брюшной кровеносный сосуд; 12 — брюшная нервная цепочка; 13 — выделительная трубочка (метанефридий); 14 — щетинки

нием поперечных перегородок внутри тела. Параподии, узлы нервной системы, органы выделения, в некоторых случаях половые железы, выросты кишечника повторяются в каждом сегменте. Такое строение больше характерно для многощетинковых.

Тело кольчатых червей покрыто оболочкой — кутикулой, которая выделяется эпителием.

Под ней находятся мышцы, состоящие из двух слоев: кольцевого и продольного.

У большинства многощетинковых по бокам сегмента — органы движения (параподии) — примитивные конечности.

Строение нервной системы кольчатых червей сложнее, чем круглых. Вокруг глотки расположено нервное кольцо, состоящее из надглоточного и подглоточного узлов. На брюшной стороне находятся два нервных ствола, имеющих в каждом сегменте утолщение — нервные узлы, соединенные перемычками. Голова кольчатых червей снабжена органами чувств, хорошо развиты глаза. Имеются органы обоняния, химического чувства, органы равновесия. Для многих многощетинковых характерны органы свечения.

Характерная особенность кольчатых червей — *наличие вторичной полости тела*, стенки которой выстланы особым эпителием, отделяющим полостную жидкость от окружающих тканей и органов. Жидкость, наполняющая полость, находится в постоянном движении, осуществляя перенос питательных веществ, кислорода, диоксида углерода, выделений желез внутренней секреции. Полостная жидкость служит гидравлическим «скелетом». В полость тела поступают продукты обмена веществ и половые клетки.

Впервые в эволюции у кольчатых червей появляется замкнутая *кровеносная система*, которая состоит из брюшного и спинного сосудов, соединяющихся между собой. Кровь движется по сосудам благодаря ритмическим сокращениям спинного и передних кольцевых сосудов. По брюшному сосуду кровь движется спереди назад, а по спинному — в обратном направлении. Кровь красная, по составу сходная с кровью позвоночных, или имеет зеленый цвет в зависимости от типа дыхательных пигментов.

Дыхание осуществляется всей поверхностью тела. У некоторых видов появились жабры.

Пищеварительная система представлена глоткой, пищеводом, зобом, мышечным желудком, средней и задней кишкой, заканчивающейся анальным отверстием.

Выделительная система представлена метанефридиями, начинающимися в полости тела воронкой, от которой идет проток.

Среди кольчатых червей есть раздельнополые и гермафродиты. Так, дождевые черви — гермафродиты, но оплодотворение у них перекрестное.

У большинства малощетинковых червей хорошо развита способность к регенерации.

Тип Моллюски

Моллюски, или Мягкотелые, — водные, реже наземные животные. Строение моллюска показано на рис. 94, 95.

Тело их не сегментировано, состоит из головы, туловища и ноги.

Органом движения служит нога — мускулистый вырост брюшной стенки тела. Основание туловища у моллюсков окружено большой кожной складкой — мантией. Между мантией и телом — мантийная полость, в которой лежат жабры, некоторые органы чувств и открывается отверстие задней кишки, протоки почек и половых желез.

На спинной стороне расположена выделяемая мантией защитная раковина — цельная, реже двустворчатая или состоящая из нескольких пластинок. Наружный слой раковины образован органическим рогоподобным веществом, внутренний — тончайшими пластинками извести.

Нервная система состоит из окологлоточного кольца и отходящих от него двух пар нервных узлов, соединенных друг с другом. Моллюски имеют органы химического чувства и равновесия. У многих представителей типа есть глаза.

Органы дыхания представлены жабрами, у наземных представителей и форм, вторично перешедших к водному образу жизни, — легкими.

Моллюски сохранили остатки вторичной полости тела в виде полости околосердечной сумки и полости, окружающей половые железы. Для кровеносной системы характерно сердце, состоящее из желудочка и одного или двух предсердий, она не замкнута, и часть своего пути кровь проходит по полостям между внутренними органами.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. В глотке обычно имеется орган для измельчения пищи — терка с роговыми зубчиками. В среднюю кишку открываются протоки пищеварительной железы — печени.

Органы выделения представлены почками.

Моллюски — раздельнополые животные, у гермафродитных форм оплодотворение перекрестное.

Основные классы типа Моллюсков — Брюхоногие (прудовик), Двустворчатые (беззубка), Головоногие.

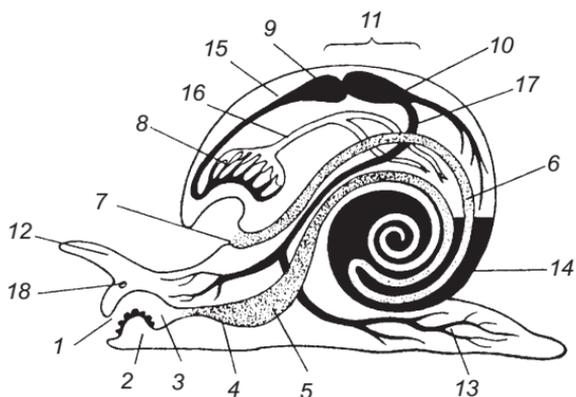


Рис. 94. Улитка прудовик большой:

1 — рот; 2 — язык с зубчиками; 3 — глотка; 4 — пищевод; 5 — желудок; 6 — петлеобразная кишка; 7 — анус; 8 — легкое; 9 — предсердие; 10 — желудочек; 11 — сердце; 12 — щупальце; 13 — нога; 14 — печень; 15 — артериальная кровь; 16 — венозная кровь; 17 — аорта; 18 — глаз

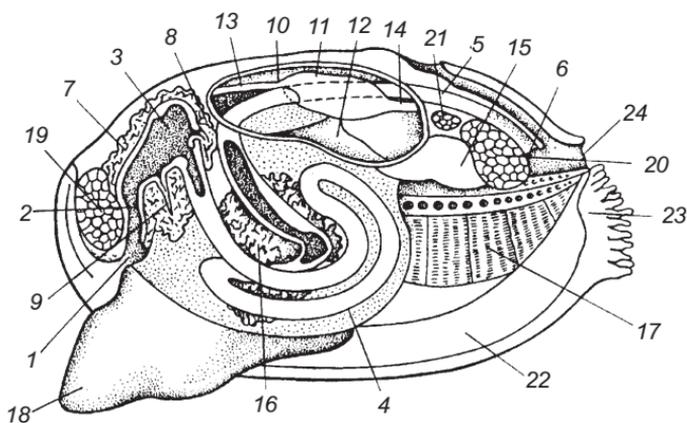


Рис. 95. Схема внутреннего строения беззубки:

1 — рот; 2 — пищевод; 3 — желудок; 4 — средняя кишка; 5 — прямая кишка; 6 — анальное отверстие; 7 — печень; 8 — протоки печени; 9 — ротовые лопасти; 10 — околосердечная сумка; 11 — желудочек сердца; 12 — предсердие; 13 — передняя аорта; 14 — задняя аорта; 15 — почка; 16 — половая железа; 17 — жабра; 18 — нога; 19 — передний мускул-замыкатель; 20 — задний мускул-замыкатель; 21 — клоака; 22 — мантийная складка; 23 — вводной сифон; 24 — выводной сифон

Характерная черта брюхоногих — асимметричность строения: нога, имеющая подошву, при помощи сокращений мускулатуры которой, животное ползет по поверхности и спирально закрученная раковина.

Двустворчатые имеют двусторонне-симметричное тело, покрытое раковиной из двух створок, соединенных эластичной связкой и замыкательными мышцами.

Моллюски имеют хозяйственное значение, их употребляют в пищу, являются источником перламутра и жемчуга, некоторые (слизни) наносят вред сельскохозяйственным культурам, служат промежуточными хозяевами паразитов.

Тип Членистоногие

Включает более 1,5 млн видов. Благодаря ряду крупных ароморфозов представители типа заселили воду, почву, воздушную среду.

Тело членистоногих сегментировано. Сегменты разных участков тела неодинаковы по строению. Группы сходных сегментов выделяются в отделы: голова, грудь, брюшко. Сегменты тела могут сливаться друг с другом.

Снаружи покрыты хитиновой оболочкой, образующей наружный скелет.

Конечности членистые, имеют две ветви — спинную и брюшную, подвижно соединяются с туловищем суставами. Конечности выполняют разные функции: захвата и измельчения пищи, движения, дыхания.

Мускулатура представлена отдельными пучками поперечно-полосатых мышц.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. Имеются пищеварительные железы.

Кровеносная система незамкнутая, сердце располагается на спинной стороне тела.

Органы дыхания — жабры, легкие или трахеи.

Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки.

Выделительная система представлена видоизмененными метанефридиями или мальпигиевыми сосудами.

Членистоногие раздельнополы и размножаются только половым путем.

Возникновение типа членистоногих обусловлено развитием ряда ароморфозов: наружного скелета, поперечно-полосатой мускулатуры, сложных конечностей, сердца, нервных элементов.

Класс Ракообразные

Представители: речные раки, омары, лангусты, крабы, креветки и другие виды — обитатели морей, озер, рек. Размеры тела от 1–2 мм до 3 м. Строение речного рака показано на рис. 96.

Тело ракообразных покрыто хитиновым панцирем и состоит из головы, груди и брюшка; часто наблюдается слияние головы и груди.

Конечности головы представлены пятью парами головных придатков. Первая и вторая пары конечностей выполняют осязательную функцию, третья пара — верхние челюсти, четвертая и пятая пара — нижние челюсти.

Число грудных конечностей варьирует. У речного рака первые три пары грудных конечностей превращены в ногочелюсти.

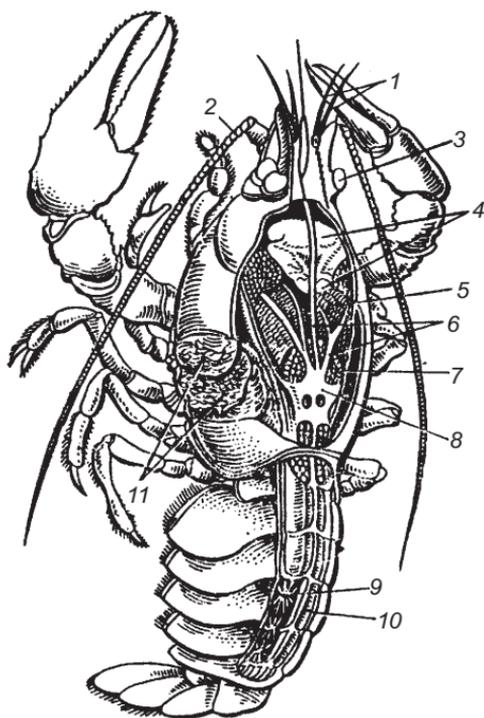


Рис. 96. Вскрытая самка речного рака:

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

Основная функция — в удержании пищи и перемещении ее ко рту. Вторая и третья пары грудных конечностей несут жабры, а их движение вызывает ток воды через жаберную полость. Пятая-шестая пары конечностей — ходильные ноги.

Брюшные ноги у рака являются совокупительным аппаратом.

Нервная система состоит из парного надглоточного ганглия (головного мозга), подглоточного ганглия и брюшной нервной цепочки. Органы чувств (усики) органы обоняния, осязания и химического чувства. Орган зрения — фасеточные глаза. Есть орган равновесия.

Дыхание осуществляется с помощью жабр.

Кровеносная система незамкнутая, состоит из сердца и сети сосудов. Сердце находится на спинной стороне тела и имеет несколько отверстий с клапанами.

Пищеварительная система хорошо развита. Пища попадает в рот, затем в пищевод и желудок, который состоит из двух отделов. В первом пища перерабатывается механически, а второй работает как цедильный аппарат, пропускающий только хорошо обработанную пищу. Крупные частицы пищи проходят прямо в заднюю кишку, минуя среднюю. Большая часть переваренной пищи из желудка попадает в кишечник. Значительную роль в переваривании играет пищеварительная железа, совмещающая функции печени и поджелудочной железы.

Органы выделения представлены видоизмененными метанефридиями. У речного рака они расположены в головной части тела и открываются у основания антенн.

Почти все ракообразные раздельнополы. У речного рака развитие прямое, у некоторых других видов — с метаморфозом. Среди ракообразных широко распространен паразитизм.

Ракообразные имеют хозяйственное значение, служат пищей рыбам, являются объектом промысла человека.

Класс Паукообразные

Представители: скорпионы, сенокосцы, паук-крестовик, тарантулы, клещи и др. Паукообразные обитают на суше.

Паукообразные — хищники, питающиеся насекомыми, мелкими ящерицами, птенцами, есть паразитические формы (клещи), растительноядные. Схема строения паука показана на рис. 97.

Тело паукообразных состоит из головогруды и брюшка.

Для захвата пищи служит первая пара конечностей головогруды, оканчивающихся клешней, крючком или стилетом. Вторая пара

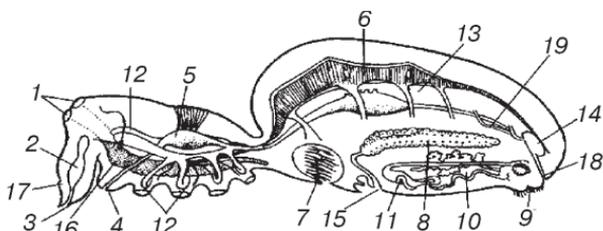


Рис. 97. Внутреннее строение паука:

1 — простые глаза (две пары); 2 — ядовитая железа; 3 — проток ядовитой железы в коготке верхней челюсти (хелицеры); 4 — ротовое отверстие; 5 — желудок; 6 — сердце; 7 — легочный мешок; 8 — половая железа; 9 — паутинные бородавки; 10 — трахеи; 11 — паутинная железа с протоком; 12 — отростки сосательного желудка; 13 — печень; 14 — клоака; 15 — отверстие половой железы; 16 — передний отдел нервной системы узлового типа; 17 — хелицеры; 18 — анус; 19 — мальпигиевы сосуды

конечностей может превращаться в ходильные ноги или в мощные клещи (скорпионы). У многих пауков вблизи заостренного конца коготков открывается проток ядовитой железы. Яд, впрыскиваемый в жертву, умерщвляет добычу.

Конечности членистые, концевой членик служит для осязания, хеморецепции, захвата пищи. Брюшные конечности отсутствуют, они преобразовались в ряд органов — паутинные бородавки, половые придатки, легкие.

Производные кожного эпителия — различные железы: ядовитые, паутинные, пахучие.

Нервная система представлена надглоточным узлом (головной мозг). Количество брюшных нервных узлов зависит от расчлененности тела. У паукообразных несколько пар простых глаз, хорошо развиты органы осязания. Имеются органы химического чувства, влажность воздуха.

Пищеварительная система дифференцирована. Паукообразные питаются только разжиженной пищей. С помощью конечностей паук разминает добычу и впрыскивает в нее пищеварительный сок. Добыча поступает в глотку, всасывающую жидкую пищу, далее в кишечник. Имеются пищеварительные железы — слюнные и печень. Паукообразные способны поглощать большое количество пищи и долго голодать.

Основные органы выделения — мальпигиевы сосуды, впадающие в заднюю кишку.

Органы дыхания представлены легкими или трахеями.

У паукообразных имеется пульсирующий спинной сосуд — сердце с клапанами. От сердца отходят сосуды. Кровь бесцветна. У клещей кровеносная система наименее развита. Степень развития кровеносной системы зависит от строения легких или трахей и размеров животного.

Паукообразные — раздельнополюе животные. В связи с выходом на сушу наружное оплодотворение сменяется наружно-внутренним. Размножение интенсивное, некоторые самки клещей откладывают до 30 тыс. яиц.

Для пауков характерно развитие паутинных желез. Паутина используется для построения гнезд, защиты, спаривания, устройства яйцевых коконов, расселения.

Класс Насекомые

Самый разнообразный, многочисленный класс членистоногих, насчитывающий более 750 тыс. видов. Насекомые приспособились ко всем условиям жизни. Строение насекомого показано на рис. 98.

Тело насекомых состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. В головной части находятся ротовой аппарат, органы чувств — зрения, обоняния, осязания. На груди, состоящей из трех сегментов, расположены три пары конечностей. В брюшке сосредоточены средняя и задняя кишка, жировое тело, выделительная система, половые органы, дыхательный аппарат.

Одна из характерных черт насекомых — *наличие летательного аппарата*. Крылья — складки стенки тела, пронизаны жилками, внутри проходят трахеи и нервы. При смене образа жизни, например при переходе к паразитизму (вши, блохи) или изменении экологической ниши, наблюдается редукция крыльев. Помимо функции полета крылья выполняют защитную функцию, например у жуков передние крылья видоизменены в надкрылья. У некоторых форм насекомых (мухи) развивается одна передняя пара крыльев, задняя же редуцирована.

Конечности насекомых состоят не более чем из пяти члеников. Они приспособлены для хождения, бега, хватания, прыгания, плавания, размножения и т. д. Наиболее древние функции конечностей — хождение и бегание, остальные функции связаны с идиоадаптациями.

Мышечная система представлена отдельными пучками поперечно-полосатых волокон.

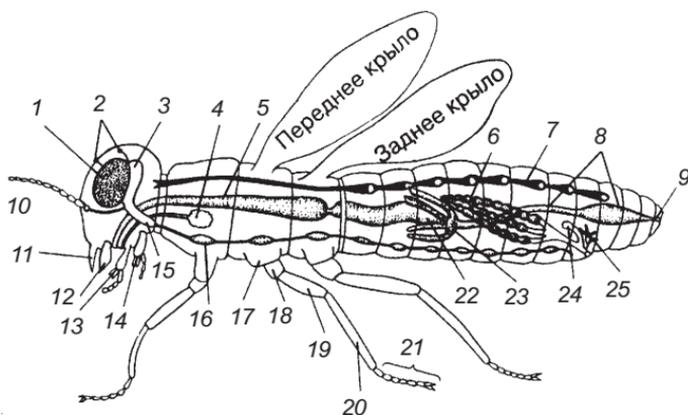


Рис. 98. Внутреннее строение насекомого:

1 — сложный глаз; 2 — простые глазки; 3 — мозг; 4 — слюнная железа; 5 — передняя кишка; 6 — яичник; 7 — сердце; 8 — задняя кишка; 9 — анальное отверстие; 10 — антенны; 11 — верхняя губа; 12 — верхняя челюсть; 13, 14 — первая и вторая нижние челюсти; 15 — подглоточный нервный узел; 16 — брюшная нервная цепочка; 17–21 части ноги: 17 — тазик; 18 — вертлуг; 19 — бедро; 20 — голень; 21 — лапка; 22 — средняя кишка; 23 — мальпигиевы сосуды; 24 — семяприемник; 25 — выводной канал яичника

Тело и конечности имеют хитинизированный покров — кутикулу (наружный скелет). Кутикула многих насекомых снабжена большим количеством волосков, выполняющих функцию осязания.

Окраска насекомых очень разнообразна. Она может быть покровительственной или предупреждающей. На поверхность тела насекомого открываются протоки многих желез. Пахучие выделения помогают особям одного вида находить друг друга или отпугивать врагов.

Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Головной мозг насекомых имеет сложное строение и состоит из переднего, среднего и заднего отделов. Передний отдел связан с развитием зрительного аппарата, в его состав входят «грибовидные тела», одна из функций которых — формирование условных рефлексов. Наибольшего развития они достигают у общественных насекомых. Нервные узлы как брюшка, так и груди могут сливаться. У насекомых наблюдаются сложные формы поведения. Пчелы, термиты, муравьи могут передавать полученную информацию посредством танцев, движений. Осы и пчелы после первого

вылета запоминают место гнезда и ближайшие ориентиры. У общественных насекомых в гнезде существует разделение труда.

Органы чувств насекомых чрезвычайно многообразны и способствуют тончайшим приспособлениям к разнообразным условиям среды. Насекомые различают цвета, форму предмета. Цветовое зрение у насекомых отличается от цветовой гаммы, воспринимаемой человеком. Так, пчелы и муравьи воспринимают ультрафиолетовые лучи, большинство насекомых плохо различают красный цвет. Насекомые лучше видят движущиеся предметы, чем неподвижные. У насекомых есть рецепторы, реагирующие на изменение температуры, слух, органы обоняния и вкуса.

Органы дыхания представлены трахеями, начинающимися дыхальцами, через которые воздух поступает в трахеи, по их разветвлениям — в отдельные клетки. Отверстия дыхалец расположены на боковых поверхностях груди и брюшка. Вентиляции трахей способствует сокращение брюшка.

Кровеносная система незамкнутая, урощена вследствие развития трахейной системы, кровь почти не принимает участия в обмене газов, а выполняет транспортную функцию и разносит гормоны и питательные вещества к тканям тела. Сердце представляет собой сокращающийся спинной сосуд, состоящий из нескольких камер, разделенных клапанами, которые пропускают кровь лишь в одном направлении.

Многообразие в строении ротового аппарата: грызущий, колющий (двукрылые), сосущий (чешуекрылые), колюще-сосущий (клопы), лижущий (мухи), грызуще-сосущий (пчелы, шмели). С передней кишкой связаны слюнные железы. Их секрет смачивает и частично растворяет твердую пищу. У пчел секрет слюнных желез при смешивании с нектаром превращается в мед. У гусениц слюнные железы превратились в прядильные, 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, заканчивающуюся анальным отверстием. В задней кишке всасывается излишек воды.

Выделительная система представлена тонкими трубчатыми слепыми выростами кишечника — мальпигиевыми сосудами.

Половая система представлена парными половыми железами — семенниками и яйчниками, от которых отходят семяпроводы и яйцеводы, впадающие соответственно в семяизвергательный канал и влагалище, открывающиеся половыми отверстиями. Насекомые — раздельнополые животные. Размножение — половое, оплодотворение — внутреннее. Развитие насекомых происходит с неполным и полным превращением.

1. *Развитие насекомых с неполным превращением.* Самки откладывают яйца, из которых выходят молодые особи, внешне и по образу жизни мало отличающиеся от взрослых особей — имаго (характерно для тараканов, богомолов, клопов, прямокрылых (саранча, кузнечики, медведки)), равнокрылых (тля, медяница).

яйцо → молодая особь → имаго

2. *Развитие насекомых с полным превращением.* Самки откладывают яйца, из которых выходят личинки, внешне и по образу жизни не похожие на взрослых особей — имаго (характерно для жуков, бабочек, перепончатокрылых (муравьи, осы, шмели, пчелы), двукрылых (мухи, комары, слепни)).

Для того чтобы личинка превратилась в имаго, должен произойти *метаморфоз* — сложная анатомо-морфологическая перестройка, сопровождающаяся образованием *куколки*.

яйцо → личинка → куколка → имаго

Развитие с превращением дает возможность насекомым сохраниться при неблагоприятных условиях жизни, а личинки насекомых с полным превращением не конкурируют со взрослыми особями.

Роль насекомых очень велика в почвообразовании, опылении цветковых растений, человек использует в хозяйстве пчел, тутового шелкопряда, лаковых червецов, выделяющих вещества, обладающие исключительными изоляционными свойствами, а также краску — кармин. Вред, причиняемый некоторыми насекомыми культурным растениям, очень велик. Насекомые объедают листья, многие приспособились к жизни в древесине, лубе, плодах, орехах, желудях, головках клевера, соломинках злаков, стеблях травяных растений.

Сравнительная характеристика основных типов беспозвоночных животных приведена в табл. 17, беспозвоночных и позвоночных животных — в табл. 18.

Сравнительная характеристика основных типов беспозвоночных животных

Признаки	Тип Простейшие		Тип Кишечнополостные	Тип Плоские черви		Тип Круглые черви
	Корненожки (амеба обыкновенная)	Жгутиковые (эвглена зеленая)		Инфузории (инфузория туфелька)	Ленточные (бычий цепень)	
Строение тела	1-клеточное		Многоклеточное, 2-слойное, радиальная симметрия	Членистое, 3-слойное, 2-сторонняя симметрия	Нечленистое, 3-слойное, 2-сторонняя симметрия	Нечленистое, 3-слойное, 2-сторонняя симметрия
Покров, мышцы	Наружная клеточная мембрана		Эктодерма, покровно-мышечные клетки	Кожно-мускульный мешок, гладкие мышцы	Кожно-мускульный мешок	Кожно-мускульный мешок
Полость тела	Нет		Нет	Нет	Нет	Первичная полость тела, заполнена жидкостью
Пищеварительная система	Фагоцитоз, пиноцитоз	На свету – автотрофное (фототрофное)	Клеточный рот, глотка, пищеварительная вательная вакуоль, поро-пища	Всасывание пищи всей поверхностью тела (паразит)	Рот, глотка, 3-ветвистый кишечник (переваривание пищи)	Пищеварительная трубка: рот, кишечник, анальное отверстие
Дыхательная система	Дыхание всей поверхностью тела		Дыхание всей поверхностью тела	Нет	Дыхание всей поверхностью тела	Нет
Кровеносная система	Нет		Нет	Нет	Нет	Нет

Продолжение табл. 17

Признаки	Тип Простейшие	Тип Кишечнополостные	Тип Плоские черви		Тип Круглые черви
Выделительная система	Сократительные вакуоли	Сократительные вакуоли	Выделительные трубочки – прото-нефридии, открываются на заднем членике	Выделительные трубочки с порами – протонефридии	2 канала, открывающиеся в головной части, прото-нефридии
Нервная система	Нет, реакция на раздражение	Диффузного типа	Головной нервный узел, 2 нервных ствола, нервы	Околото-точное нервное кольцо, нервы	Околото-точное нервное кольцо, нервы
Органы чувств	Нет, рецепторы осязания, вкуса, света	Чувствительные щупальца со стрекательными нитями	Нет	2 глаза, осязательные головные лопасти	Осязательные клетки
Размножение. Развитие	Митоз Митоз Митоз	Гермафродиты. В эктодерме – яйцеклетки и сперматозоиды, перекрестное оплодотворение. Половое, бесполое, вегетативное	Гермафродиты. В каждом членике – яйчники, маточки, семенники	Гермафродиты. 2 яйчника и 200-300 семеников. Откладывают кокон с яйцами. Оплодотворение перекрестное, внутреннее	Раздельно-полые. У самок – яйчники, у самцов – семенники

Признаки	Тип	Тип Моллюски		Тип Членистоногие			
		Кольчатые черви	Брюхоногие (прудовик)	Двустворчатые (беззубка)	Ракообразные (речной рак)	Паукообразные (паук-крестовик)	Насекомые (майский жук)
Класс, представитель Строение тела	Малощетинковые (дождевой червь)	Членистое, 3-слойное, 2-сторонняя симметрия	Брюхоногие (прудовик)	Двустворчатые (беззубка)	Ракообразные (речной рак)	Паукообразные (паук-крестовик)	Насекомые (майский жук)
	Строение тела		Голова, туловище, нога	Туловище, нога	Головогрудь, брюшко, членистые конечности. Ходильные ноги: 5 пар – у рака, 4 пары – у паука	Головогрудь, брюшко, членистые конечности. Ходильные ноги – у жука	Голова, грудь, брюшко, крылья, членистые конечности, 3 пары ходильных ног
Покров, мышцы	Кожно-мускульный мешок	Кожно-мускульный мешок	Раковина, мантия, мышцы		Хитиновый покров, поперечно-полосатые мышцы		
Полость тела	Вторичная полость тела, выстлана эпителием, заполнена жидкостью	Вторичная полость	Вторичная		Смешанная		
Пищеварительная система	Рот, глотка, пищевод, зоб, желудок, кишечник, анус	Рот, глотка, пищевод, желудок, кишечник, печень, анус (слюнная железа – у брюхоногих)	Рот, глотка, пищевод, желудок, кишечник, печень, анус (слюнная железа – у брюхоногих)	Передний отдел: рот, глотка, пищевод, зоб, желудок. Средний отдел: кишка, пищеварительная железа, печень. Задний отдел: кишка, анус. У рака – челюсти, грызущий ротовой аппарат, печень. У паука – сосущий ротовой аппарат, внеклеточное пищеварение. У насекомых – слюнные железы, печени нет, различные типы ротовых аппаратов			
Дыхательная система	Всей поверхностью тела, у нереид – жабры	Легкое	Жабры	Жабры	Легкие, трахеи	Трахеи	

Признаки	Тип Кольчатые черви	Тип Моллюски	Тип Членистоногие
Кровеносная система	Замкнутая, продольные и поперечные кольцевые сосуды («сердца»)	Незамкнутая, 2-камерное сердце	Незамкнутая, сердце в виде трубки
Выделительная система	Парные трубочки в члениках – метанефридии	Почка	2 трубочки – выросты кишечника – мальпигиевы сосуды
Нервная система	Узлового типа, окологлоточное нервное кольцо и брюшная нервная цепочка	Узлового типа, окологлоточное нервное кольцо и 3–4 пары нервных узлов	Окологлоточное нервное кольцо и брюшная нервная цепочка
Органы чувств	Светочувствительные и осязательные клетки	Глаза, щупальца, статоцисты	Сложные глаза (4 пары). Нотоцупальца, органы слуха
Размножение. Развитие	Гермафродиты. Яичники и семеники – в разных члениках. Оплодотворение перекрестное, внутреннее. Откладывают кокон с яйцами	Гермафродиты. Откладывают яйца, в воде развиваются зародыши. Оплодотворение перекрестное, внутреннее	Раздельнополые. Оплодотворение внутреннее. Яйцо → личинка → куколка → имаго (взрослое насекомое) = развитие с полным превращением

**Сравнительная характеристика беспозвоночных
и позвоночных животных**

Беспозвоночные	Ланцетники	Позвоночные
<i>Скелет</i>		
Наружный	Внутренний (хорда)	Внутренний: хорда, костный или хрящевой
<i>Нервная система</i>		
Узлового типа, нервные стволы	Спинальный мозг в виде трубки	Спинальный мозг в виде трубки, головной мозг – из 5 отделов
<i>Органы дыхания: местоположение</i>		
Грудь, брюшко	Голова (глотка)	Голова, грудь
<i>Органы дыхания: формы</i>		
Поверхность тела, дыхательные трубки, трахеи, жабры, легкие	Жабры	Выросты кишечника, плавательный пузырь, легкие, жабры, кожа
<i>Строение и положение сердца</i>		
Одно- или многокамерное, на спинной стороне тела	Нет	2, 3, 4-камерное, на брюшной стороне тела
<i>Кровеносная система</i>		
Незамкнутая (за исключением кольчатых червей)	Замкнутая	Замкнутая
<i>Расположение органов чувств</i>		
Различные части тела	Различные части тела	Голова
<i>Органы захвата пищи</i>		
Конечности	Нет, питается пассивно	Челюсти, конечности

ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Тип Хордовые

Тип включает около 40 тыс. видов, обитающих в морях, на суше, в воздухе, и 3 подтипа: Оболочники, Бесчерепные (Головохордовые) и Черепные (Позвоночные). Представители типа хордовых характеризуются следующими *основными признаками*:

- имеют внутренний осевой скелет — хорду. У бесчерепных она сохраняется всю жизнь, у позвоночных — замещается хрящевым или костным позвоночником;

- центральная нервная система имеет вид трубки, расположенной на спинной стороне тела над хордой. Полость нервной трубки — невроцель. У большинства хордовых передний отдел нервной трубки разрастается и образует головной мозг (невроцель — желудочки головного мозга);

- пищеварительная трубка расположена под хордой. В переднем отделе — жаберные щели, сообщающиеся с внешней средой и сохраняющиеся либо всю жизнь (бесчерепные, из позвоночных — круглоротые, рыбы), либо только в эмбриональном периоде развития (амфибии, наземные позвоночные);

- сердце расположено на брюшной стороне тела и направляет кровь к головному концу тела;

- наружные покровы имеют двухслойное строение и состоят из эпидермиса и соединительнотканной дермы;

- хордовые имеют двустороннюю симметрию тела, вторичную полость тела (целом), метамерное (сегментарное) строение многих органов.

Подтип Бесчерепные

Класс Ланцетники

Немногочисленная группа примитивных хордовых животных, у которых в течение жизни сохраняются все признаки типа (известно около 20 видов ланцетников). Обитают исключительно в морях, ведут донный образ жизни (в песке). Классический представитель — **ланцетник**. Строение ланцетника показано на рис. 99.

Это небольшое полупрозрачное животное длиной 5–8 см, тело его имеет торпедовидную форму, развиты хвостовой плавник (в виде ланцета) и парные брюшные складки (метаплевральные складки). Ротовое отверстие окружено многочисленными щупальцами. Кожа представлена однослойным эпидермисом. Мускулатура четко сегментирована (мышечные сегменты называются *миомерами*).

Внутренний осевой скелет представлен хордой, покрытой плотной соединительнотканной оболочкой.

По способу питания ланцетник — фильтратор. Пищеварительная система слабо дифференцирована. Глотка пронизана жаберными щелями, открывающимися в околожаберную полость. На дне глотки лежит железистое образование, выделяющее слизь. Поступающие с током воды пищевые частицы прилипают к слизи и с помощью ресничек мерцательного эпителия, выстилающего

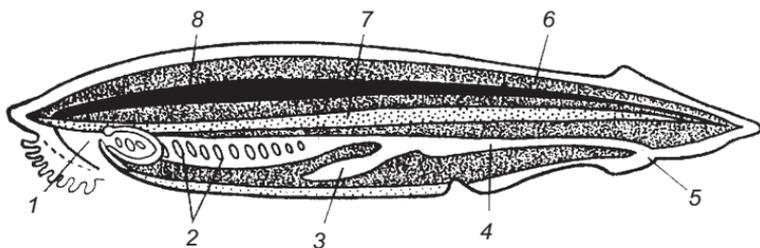


Рис. 99. Строение ланцетника:

1 — рот со щупальцами; 2 — глотка с жаберными щелями; 3 — печень; 4 — кишка; 5 — анус; 6 — мышцы; 7 — хорда; 8 — нервная трубка

глотку, направляются в кишечник. Кишечная трубка образует слепое выпячивание — печеночный вырост (подобен настоящей печени позвоночных).

Кровеносная система замкнутая, развит один круг кровообращения, сердца нет. Ток крови поддерживается пульсирующей брюшной аортой.

Выделительная система представлена многочисленными парными нефридиями — трубочками, располагающимися посегментно. Выделительные отверстия открываются в околожаберную полость.

Дыхание осуществляется с помощью жабр.

Ланцетники — раздельнополые животные, их половые железы не имеют собственных выводных протоков. Оплодотворение и развитие личинки (с метаморфозом) происходит в воде.

Над хордой вдоль всего тела тянется нервная трубка. Центральная нервная система образована трубкой с невроцелем внутри. От нервной трубки отходят периферические нервы. Органы чувств развиты слабо, имеются световоспринимающие пигментные пятна, осязательная клетка и обонятельная ямка.

Подтип Позвоночные, или Черепные

Классы Хрящевые и Костные рыбы

Рыбы — водные позвоночные животные, широко распространенные в морских и пресных водах.

К **Хрящевым рыбам** относятся Акулы, Скаты и Цельноголовые, или Химеровые, насчитывающие около 600 видов, распространенные в морях и океанах тропических широт.

Размеры тела составляют от 20 см до 15–20 м. Форма тела веретеновидная, обтекаемая у пловцов (акул) или сплюснутая в спинно-брюшном направлении у донных форм (скатов).

Тело подразделяется на 3 отдела: голова, туловище и хвост. На голове помещаются глаза (без век) и ноздри. Позади глаз располагаются пара брызгалец и обычно 5 пар жаберных щелей (иногда 7). Жаберных крышек нет.

Кожа покрыта плакоидной чешуей, образованной дентином, и покрытой снаружи эмалью. На мощных челюстях располагаются, обычно в несколько рядов, зубы (видоизмененные плакоидные чешуи). По мере изнашивания стертые зубы замещаются.

Скелет полностью хрящевой. Хорда сохраняется внутри позвоночного столба и имеет четковидную форму.

Органами движения являются парные и непарные плавники. К первым относятся грудные и брюшные плавники. Непарными плавниками являются — спинной, анальный и хвостовой. У скатов и химер хвостовой плавник тонкий, хлыстовидный.

Сердце двухкамерное, один круг кровообращения.

Пищеварительная система сложно дифференцирована, в кишечнике развит спиральный клапан. Прямая кишка впадает в клоаку. Нет плавательного пузыря, почему акулы должны находиться в постоянном движении.

Дыхательная система представлена жабрами. Из-за отсутствия жаберных крышек дыхание напорного типа. Поэтому акулы плывут, приоткрыв рот: вода самопроизвольно (противоточный механизм) поступает в глотку и омывает жабры.

Выделительная система представлена туловищными почками.

Половая система раздельнополая. Оплодотворение внутреннее. Яйцеклетки содержат много желтка, некоторые акулы живородящи. При этом у самок развивается орган, аналогичный плаценте млекопитающих.

Головной мозг состоит из пяти отделов, хорошо развиты мозжечок и обонятельные доли переднего мозга. Зрение слабое.

подавляющее большинство рыб относится к классу **Костных рыб** (около 20 тыс. видов), имеющих костный или костно-хрящевой скелет. Строение рыбы показано на рис. 100.

Класс включает 4 подкласса: Хрящекостные (Осетровые), Лучеперые (сельди, лососи, карпы, угри, шуки, колюшки, окуни, камбалы и др.), Двоякодышащие (протоптерус), Кистеперые (латимерия).

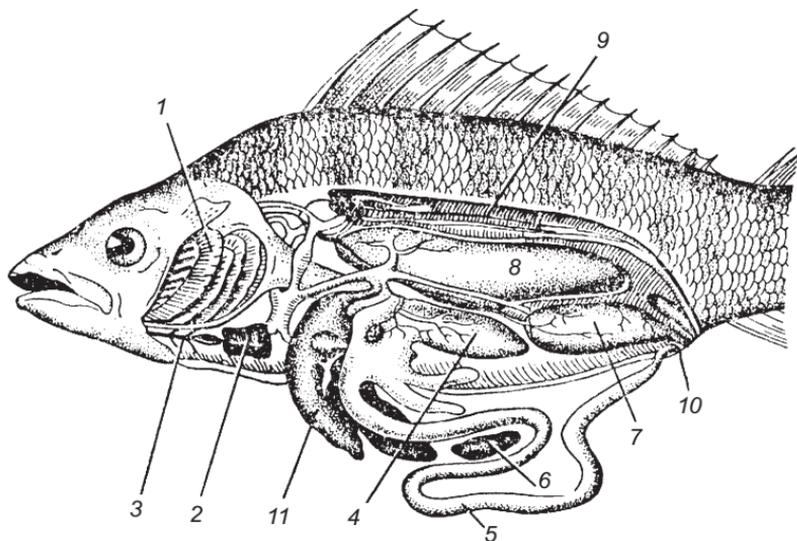


Рис. 100. Строение рыбы:

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

Костные рыбы распространены в различных водоемах, что определяет многообразие их видов. Форма тела костных рыб разнообразна: шаровидная (кузовки), лентовидная (угорь), уплощенная (камбала), стреловидная (щука), но чаще — обтекаемая торпедовидная (тунец, скумбрия).

Внешнее строение такое же, как и у хрящевых рыб: три отдела тела и основные группы парных и непарных плавников. Двигаются рыбы благодаря движениям хвостового плавника. Парные конечности (грудные и брюшные плавники) выполняют функции рулей глубины.

Наружные покровы рыб образованы многослойным плоским эпителием и соединительнотканной дермой. В эпителии — многочисленные железы, образующие слизь (уменьшение трения при плавании). Кожа покрыта костными чешуями с гладким или зазубренным краем. У некоторых рыб (например, у панцирных щук, осетров) чешуи покрыты особым веществом ганоином — это так называемые *ганоидные чешуи*. Иногда чешуи вообще нет (например, у настоящих сомов).

Скелет в большей или меньшей степени окостеневает, состоит из позвоночника, мозгового черепа, висцерального скелета и конечностей (парных плавников и их поясов). У хрящевых ганойдов (осетрообразных) сохраняется хорда, окруженная соединительно-тканной оболочкой с зачатками позвоночных дуг. Череп сложный, состоит из мозгового и висцерального отделов (каждый включает большое количество костей). Имеются жаберные крышки. Зубы могут располагаться на челюстных костях, сошниках и небных костях. У карповых рыб (карась, сазан, лещ и др.) дополнительно имеются глоточные зубы. Кости поясов конечностей не связаны с осевым скелетом.

Системы внутренних органов развиты подобно тем, которые характерны для хрящевых рыб.

Дыхание осуществляется через жабры нагнетательного типа, что связано с наличием подвижных жаберных крышек. У некоторых рыб имеются дополнительные органы дыхания — легочные выросты (у двоякодышащих).

Кровеносная система состоит из 2-камерного сердца (1 предсердие и 1 желудочек), брюшной аорты, жаберных артерий, жаберной капиллярной сети.

Пищеварительная система дифференцирована на отделы. Почти у всех групп рыб имеется плавательный пузырь (особый гидростатический орган) — производное пищеварительной трубки.

Анатомические отличия костных рыб от хрящевых касаются строения органов выделительной и половой систем. Половая и выделительная системы связаны друг с другом.

Органами выделения служат почки. У большинства рыб конечный продукт белкового обмена — аммиак.

Размножение половое. Половая система рыб раздельнополая. Оплодотворение наружное (во время нереста) или внутреннее. В случае внутреннего оплодотворения самцы имеют совокупительный орган. Из яйца выходит молодое животное (малек), снабженное остатками желточного мешка. Рыбы характеризуются большой плодовитостью.

Центральная нервная система включает головной (5 отделов) и спинной мозг. Органы чувств (зрение, обоняние, вкус, слух, равновесие) позволяют ориентироваться в пространстве. Для рыб характерны органы боковой линии (группы чувствительных клеток вдоль тела, воспринимающие колебания воды, скорость и направление течений и др.).

Рыбы имеют большое промысловое значение.

Таким образом, *появление в эволюции рыб характеризуется следующими ароморфозами:*

- замена хорды хрящевым, затем костным позвоночником;
- образование черепа, защищающего мозг;
- появление челюстей;
- возникновение парных конечностей — плавников;
- развитие мозга;
- образование органов дыхания — жабр;
- дифференцировка пищеварительной железы на поджелудочную и печень;
- образование первичных почек.

Класс Земноводные

Земноводные, или **Амфибии**, — первые наземные позвоночные, еще сохранившие связь с водной средой. Класс насчитывает 3 900 видов и включает 3 отряда: Хвостатые (саламандры, тритоны), Безногие (тропические червяги) и Бесхвостые (жабы, квакши, чесночницы, лягушки, пиповые и др.).

На разных стадиях жизненного цикла земноводные ведут наземный или полуводный образ жизни, распространены практически повсеместно, преимущественно в районах с высокой влажностью по берегам пресных водоемов и на сырых почвах. Среди земноводных нет форм, которые бы могли жить в соленой морской воде. Характерны различные способы передвижения: известны виды, совершающие довольно длинные прыжки, передвигающиеся шагом или «ползающие», лишенные конечностей (например, червяги). Строение земноводных на примере лягушки показано на рис. 101, 102.

Размеры тела земноводных невелики: от 5 до 40 см (исполинская саламандра 160 см). Характерна влажная, голая, лишенная чешуи кожа, состоящая из эпидермиса и дермы. Увлажнение кожи происходит благодаря секреции многочисленных кожных желез. Некоторые из этих желез выделяют ядовитый секрет — средство пассивной защиты (околоушные железы у жаб). Через слизь осуществляется также кожное дыхание. Через кожу активно всасывается вода. Под кожей располагаются обширные лимфатические мешки, заполненные жидкостью. Некоторые пустынные виды (например, австралийская лягушка-водонос) запасают в них воду.

Скелет земноводных окостеневает не полностью. Состоит скелет из черепа уплощенной формы, позвоночника, костей конечностей и их поясов. Имеется только один шейный позвонок, поэтому

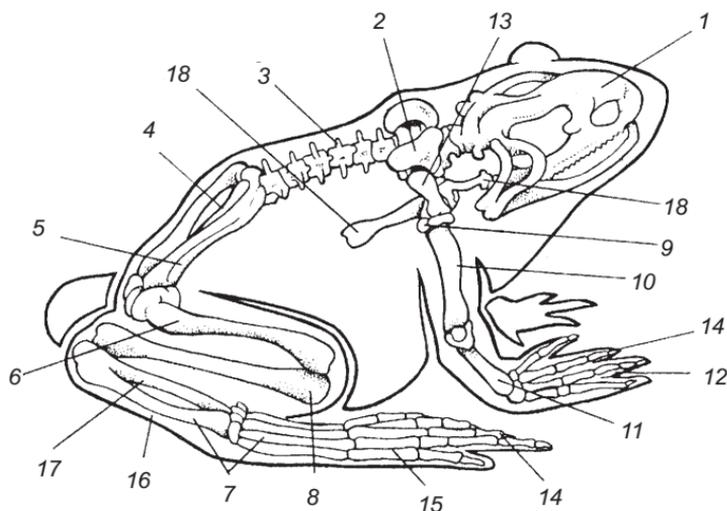


Рис. 101. Скелет лягушки:

1 — кости черепа; 2 — лопатка; 3 — позвоночник; 4 — хвостовая кость; 5 — тазовые кости; 6 — бедренная кость; 7 — кости стопы; 8 — кость голени; 9 — ключица (скрыта вороньей костью); 10 — плечевая кость; 11 — кость предплечья; 12 — кости кисти; 13 — воронья кость; 14 — фаланги пальцев; 15 — плюсна; 16 — пяточная кость; 17 — таранная кость; 18 — грудина

голова малоподвижна (для сравнения: у рыб голова неподвижна относительно туловища). Грудная клетка не выражена, так как ребра короткие или отсутствуют. Конечности типично наземного типа (исходно пятипалые).

Мышечная система значительно усложняется и специализируется, что связано с передвижением по твердому субстрату (выходом на сушу).

Пищеварительная система образована органами желудочно-кишечного тракта и пищеварительными железами. Имеется клоака. Все земноводные — активные хищники, реагирующие на подвижную добычу. Питаются мелкими беспозвоночными, мальками рыб.

Органы дыхания — парные тонкостенные легкие ячеистого строения. Дыхание обеспечивается колебательными движениями дна ротоглоточной полости. Воздух засасывается через ноздри и проталкивается в легкие. Дыхательная поверхность легких невелика.

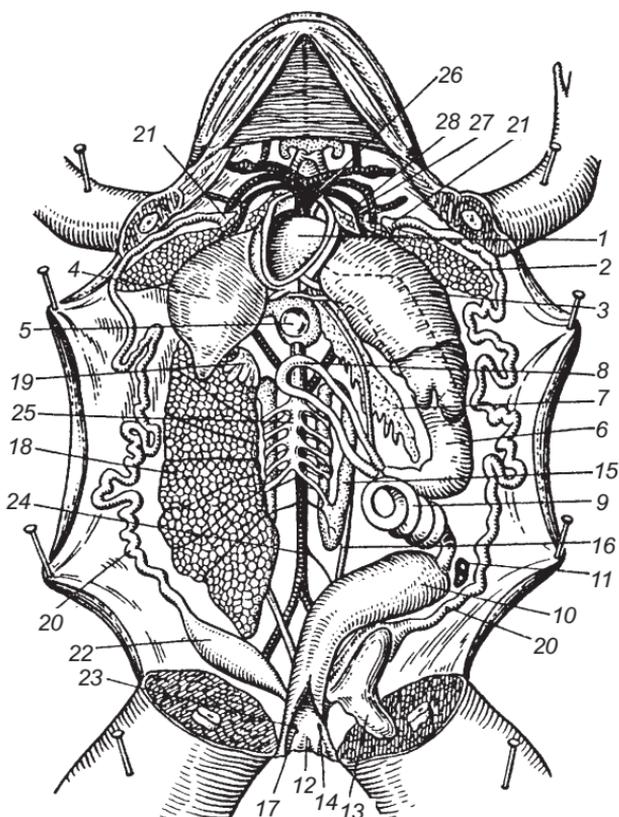


Рис. 102. Вскрытая самка лягушки:

1 — сердце; 2 — легкое; 3, 4 — печень; 5 — желчный пузырь; 6 — желудок; 7 — поджелудочная железа; 8 — двенадцатиперстная кишка; 9 — тонкая кишка; 10 — толстая кишка; 11 — селезенка; 12 — клоака; 13 — мочевого пузырь; 14 — отверстие мочевого пузыря в клоаку; 15 — почка; 16 — мочеточник; 17 — отверстие мочеточника в клоаку; 18, 19 — яичник; 20–22 — яйцевод; 23 — отверстие яйцевода в клоаку; 24 — спинная аорта; 25 — задняя полая вена; 26 — сонная артерия; 27 — дуга аорты; 28 — легочная артерия

Помимо легких газообмен происходит также и в коже (у дальневосточных безлегочных тритонов дыхание только кожное).

Температура тела непостоянная. В связи с развитием легочного дыхания у земноводных 2 круга кровообращения: большой и ма-

лый (легочный). Сердце трехкамерное, состоящее из двух предсердий и одного желудочка, внутренняя поверхность которого имеет складчатое строение. От желудочка отходит общий артериальный ствол с тремя парами боковых ветвей. В едином желудочке кровь перемешивается не полностью (полному перемешиванию мешают складки внутренней поверхности). Поэтому при сокращении желудочка в общий ствол порционно выбрасываются фракции чистой артериальной (поступает в головной мозг и переднюю часть туловища), венозной (поступает в легкие и кожу для газообмена) и смешанной (поступает в большой круг кровообращения к внутренним органам) крови.

Выделительная система представлена парными туловищными почками, связанными с органами половой системы. В почечных канальцах почек осуществляется обратное всасывание воды, что имеет большое значение для жизни на суше. Конечный продукт белкового метаболизма — мочевина, для выведения которой требуется меньше воды, чем для аммиака.

Земноводные, как и рыбы, принадлежат к группе *анамний* (развитие зародыша в водной среде). Земноводные — раздельнополы. Оплодотворенные яйца откладывают в воду, где и происходит развитие личинки (головастика). Червяги (Безногие) откладывают икринки на суше — во влажный мох, листья. В этом случае развитие прямое, т.е. из яйца выходит молодое животное (личиночная стадия проходит под покровами яйца). Забота о потомстве обычно не выражена. Строение головастика (личинки) заметно отличается от взрослой формы. Головастики имеют много «рыбоподобных» черт. Так, для них характерны жаберное дыхание, один круг кровообращения, двухкамерное сердце, развит орган боковой линии, отсутствуют конечности. В результате метаморфоза временные личиночные органы преобразуются в качественно иные структуры.

Центральная нервная система организована в целом сложнее по сравнению с рыбами. В головном мозге развит настоящий свод, выражены обонятельные доли переднего мозга. Мозжечок недоразвит, поэтому амфибии не могут совершать таких быстрых и координированных движений, как рыбы. Поведение амфибий несложно и основано на безусловных рефлексах. В строении органов чувств возникает ряд изменений, связанных с выходом на сушу. Глаза приобретают подвижные веки (защита от высыхания), лучше развиты зрение, слух.

Значение земноводных состоит в том, что они поедают многих вредных беспозвоночных и сами служат пищей другим организмам в цепях питания.

Таким образом, *возникновение земноводных сопровождалось рядом ароморфозов, определивших дальнейшее развитие позвоночных на суше:*

- образование пятипалой конечности;
- формирование мешковидных легких;
- прогрессивное развитие нервной системы;
- возникновение второго круга кровообращения;
- дифференцировка мышц.

Класс Пресмыкающиеся

Современные Пресмыкающиеся, или Рептилии — широко распространенный класс позвоночных животных, насчитывающих около 7 тыс. видов, и относящихся к четырем отрядам: Крокодилы, Черепахи, Чешуйчатые (змеи, ящерицы, хамелеоны), Клювоголовые (с единственным видом гаттерия).

Пресмыкающиеся — морфологически более разнообразная группа животных по сравнению с рыбами и земноводными — представлены различными формами, обитающими в самых разных условиях. К этому классу относятся пустынные, степные, лесные почвенные и вторично-водные формы. Строение пресмыкающихся на примере ящерицы показано на рис. 103.

Тело пресмыкающихся покрыто кожей, состоящей из эпидермиса и дермы. Кожа у пресмыкающихся сухая, покрыта роговыми чешуями или щитками (у черепах и крокодилов), лишена желез (защита от потерь воды). На пальцах имеются роговые образования — когти, чего нет (за небольшим исключением) у земноводных. Периодически (например, у змей 2–4 раза в год) происходит линька, при этом старая кожа сбрасывается и замещается новой. Подкожные лимфатические мешки отсутствуют.

Скелет окостеневает полностью. Зубы располагаются на челюстях, и не дифференцированы. По мере изнашивания старые зубы замещаются новыми. У ядовитых змей внутри зубов проходят каналы ядовитых желез (видоизменение слюнных). Яд — это мощное средство, служащее для защиты и умерщвления жертв. У пресмыкающихся хорошо развит шейный отдел позвоночника, поэтому голова и шея подвижны. Развита ребра и грудная клетка (у змей есть ребра, а грудина — отсутствует). Конечности типично наземного типа (пятипалые). Панцирь черепах состоит из верхнего (карапакс) и нижнего (пластрон) щитов. Карапакс образо-

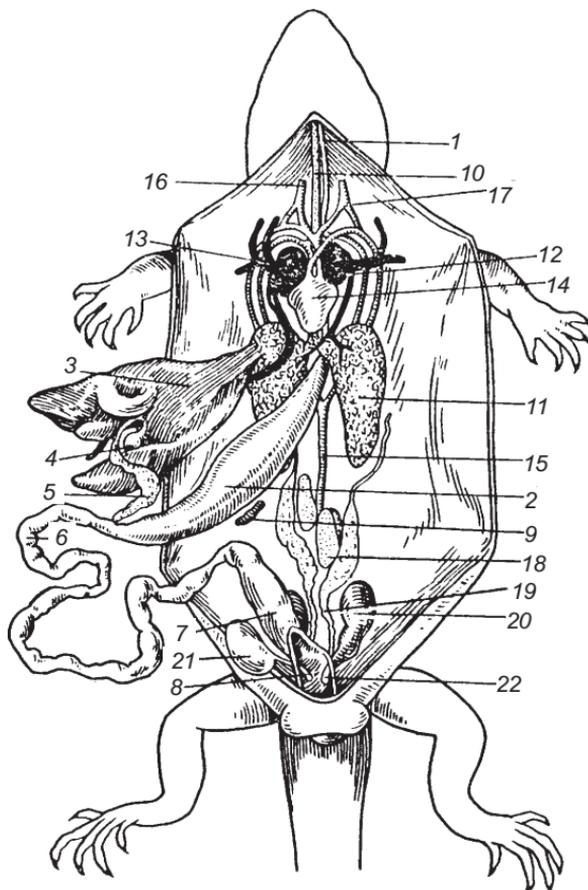


Рис. 103. Строение ящерицы:

1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — печень; 4 — желчный пузырь; 5 — поджелудочная железа; 6 — двенадцатиперстная кишка; 7 — прямая кишка; 8 — клоака; 9 — селезенка; 10 — трахея; 11 — легкое; 12 — левое предсердие; 13 — правое предсердие; 14 — желудочек сердца; 15 — спинная аорта; 16, 17 — сонная артерия; 18 — семенник; 19 — семяпровод; 20 — почка; 21 — мочевой пузырь; 22 — отверстие мочеточника в клоаке

ван сросшимися ребрами, телами позвонков и костными пластинками. Пластрон возникает при сращении грудной кости, ключиц и брюшных ребер. Мускулатура более дифференцирована, чем у амфибий. Развиваются жевательные, межреберные мышцы.

Дыхательная система представлена мешковидными легкими (развиты воздухоносные пути — трахея и бронхи). У змей сохраняется только одно правое легкое.

Кровеносная система развивается в направлении более полного разделения артериального и венозного кровотока. Сердце трехкамерное, а у крокодилов — четырехкамерное. От желудочка отходит не единый ствол (как у земноводных), а три дугообразных сосуда: легочная артерия, правая и левая дуги аорты. Полному смешиванию крови в желудочке препятствует зачаточная перегородка. Тем не менее, в большой круг поступает смешанная (артериально-венозная) кровь.

Пищеварительный тракт имеет хорошо обособленные отделы: ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкую, толстую кишку, клоаку.

Пресмыкающиеся — типично наземные животные, относящиеся вместе с птицами и млекопитающими к группе *амниот*.

Органами выделения служат тазовые почки, не связанные в своем развитии с органами половой системы.

Пресмыкающиеся раздельнополы. Оплодотворение всегда внутреннее. Развитие прямое. Самки откладывают крупные кожистые (реже известковые) яйца. Зародыш снабжен защитными провизорными органами: амнионом, хорионом (серозной оболочкой) и аллантоисом, а также запасом питательных веществ (желточный мешок). Забота о потомстве обычно не развита, исключение составляют крокодилы и некоторые змеи, охраняющие кладку. Редко встречаются живородящие (точнее, яйцеживородящие) виды, например, сцинки, живородящие ящерицы. У некоторых видов наблюдается партеногенез.

Центральная нервная система пресмыкающихся еще более сложно устроена по сравнению с земноводными. В головном мозге появляются зачатки коры. Полушария разделены на правую и левую доли. Мозжечок хорошо развит. Органы чувств более совершенного строения, чем у амфибий. Глаза снабжены веками, имеется третье веко — мигательная перепонка. Хорошо развито обоняние.

Рептилии занимают все климатические зоны земного шара, кроме арктической и антарктической. Значение их в биогеоценозах заключается в том, что они служат регуляторами численности беспозвоночных и мелких позвоночных животных. Ящерицы и змеи уничтожают вредителей сельского хозяйства. Используется кожа змей, крокодилов для различных изделий. Интенсивное истребление крупных рептилий требует их охраны.

Таким образом, *ароморфозы на этапе возникновения пресмыкающихся следующие:*

- развитие мозга, появление зачатка коры больших полушарий;
- образование вторичной почки с обратным всасыванием веществ;
- появление ячеистых легких;
- образование диафрагмы;
- прогрессивные преобразования скелета;
- развитие неполной перегородки в желудочке сердца;
- возникновение зародышевых оболочек, обеспечивающих развитие эмбриона в наземных условиях.

Класс Птицы

Птицы — специализированный к полету класс высших позвоночных. Они обитают в наземно-воздушной среде, широко расселены и представлены многочисленными формами. Насчитывается более 8 500 видов, объединяемых в 39 отрядов (это самый многочисленный класс среди наземных позвоночных). Класс птиц делится на 3 надотряда: Пингвины; Бескилевые птицы (африканские страусы, киви); Килегрудые (куриные, голуби, пастушки, журавли, кулики, чистики, голенастые, ястребиные, совы, попугаи, дятловые, воробьиные и др.).

Особенности внешнего и внутреннего строения птиц связаны с их способностью к полету (рис. 104, 105). Нелетающие формы (например, страусы, пингвины) вторично утратили эту способность, но сохранили общие для птиц черты организации. Размеры и масса птиц очень разнообразны: от 2 г (колибри) до 90 кг (страусы).

Тело у птиц округлое, имеет обтекаемую форму, голова небольшая. Кожа тонкая, сухая, почти лишена желез (за исключением копчиковой, выделяющей маслянистый секрет, которым птицы смазывают оперение) и покрыта перьями. Морфологически перо представляет собой видоизмененную роговую чешую рептилий. Настоящие чешуи сохраняются у птиц на ногах. В зависимости от строения и выполняемых функций различают контурные (кроющие, маховые, рулевые), пуховые перья и пух.

Скелет птиц легкий и прочный. Череп с крупными глазницами. Челюсти узкие и тонкие, без зубов, покрыты роговым веществом (роговые чешуи — клюв). Шея длинная и очень подвижная. Позвонки грудного отдела неподвижно срастаются друг с другом, в результате чего образуется спинная кость. Хорошо развита

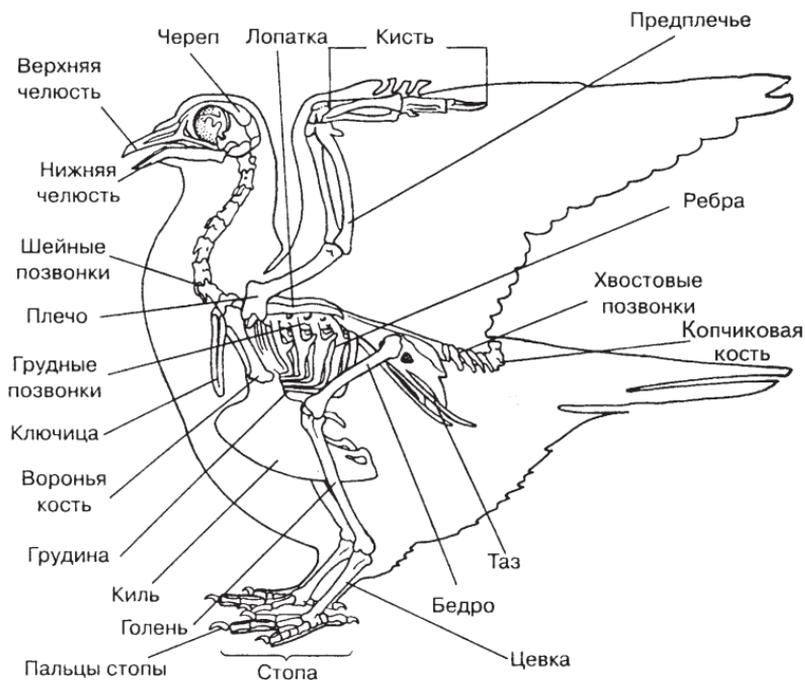


Рис. 104. Скелет птицы (голубя)

грудная клетка. Грудина имеет выраженный киль — место прикрепления мощных грудных мышц, обеспечивающих движения крыла (нелетающие птицы (страусы) не имеют киля). Ключицы срастаются в вилочку. Передняя конечность преобразована в крыло, причем развиты только 3 пальца без когтей. Пояс задних конечностей представлен тазовыми костями, сочленяющимися с крестцовыми позвонками. Позвонки поясничного и крестцового отдела срастаются между собой (такое образование называют *сложным крестцом*, служащим опорой задним конечностям). Таз у птиц открытый и широкий, что позволяет откладывать довольно крупные яйца. Задняя конечность состоит из бедренной кости, голени и цевки (дополнительный рычаг, необходимый для взлета или посадки). Пальцев на ногах 4 (у африканских страусов — только 2), причем чаще, 3 — направлены вперед, а 1 палец — назад.

Мышечная система птиц более дифференцирована, чем у рептилий, имеет ряд особенностей. Крупные мышцы, приводящие в

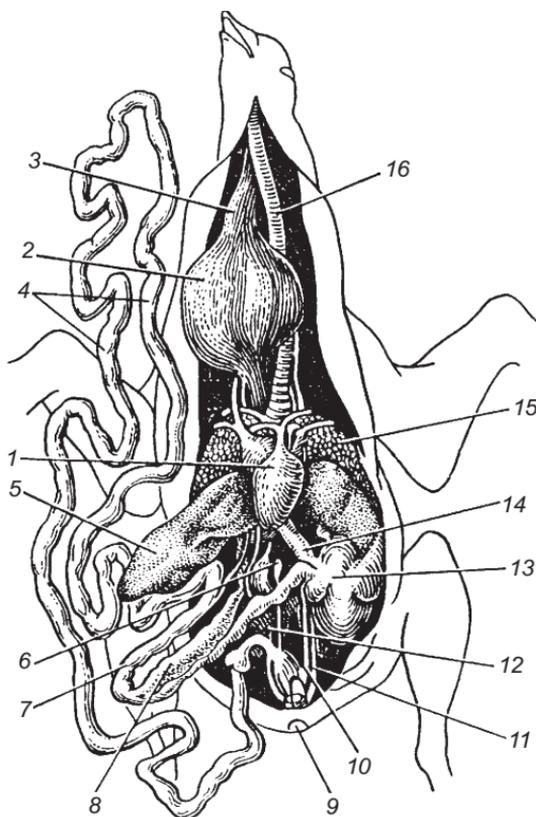


Рис. 105. Внутреннее строение птицы:

1 — сердце; 2 — зоб; 3 — пищевод; 4 — тонкая кишка; 5 — печень; 6 — семенники; 7 — двенадцатиперстная кишка; 8 — поджелудочная железа; 9 — клоака; 10 — семяпровод; 11 — мочеточник; 12 — почки; 13 — мускульный желудок; 14 — железистый желудок; 15 — легкие; 16 — трахея

движение конечности, располагаются на туловище, а к конечностям идут сухожилия. Основная масса мускулатуры сосредоточена на груди (мышцы, движущие крыло).

Для птиц характерно сложное поведение. Они образуют устойчивые семейные пары, в которых функции самца и самки различны, собирают запасы на зиму, совершают миграции. У птиц наблюдается сложный брачный ритуал, забота о потомстве, способность к обучению, накопление индивидуального опыта.

Дыхательная система очень своеобразна и представлена губчатыми легкими и отходящими от бронхиол тонкостенными воздушными мешками. Часть из них помещается между внутренними органами, а другая часть — в трубчатых костях. У птиц вентиляция легких осуществляется как при вдохе, так и выдохе. Это физиологическое явление называют *двойным дыханием*. При вдохе воздух проходит через легкие и попадает в воздушные мешки (но газообмен происходит только в легких). При выдохе воздух, насыщенный углекислым газом, выталкивается из легких, а из воздушных мешков устремляется резервный запас воздуха, богатого кислородом.

В состав кровеносной системы входят сердце и сосуды. Сердце четырехкамерное (2 предсердия и 2 желудочка), при этом камеры левой части сердца заполнены артериальной кровью, правой части — чисто венозной кровью. В большой круг кровообращения артериальная кровь поступает только по одному сосуду — правой дуге аорты, отходящей от левого желудочка, снабжающего тело птиц максимально насыщенной кислородом кровью. В малый (легочный) круг венозная кровь поступает по легочной артерии, отходящей из правого желудочка. Все птицы — теплокровные животные (имеют постоянно высокую температуру тела).

Интенсивная и разнообразная двигательная активность птиц сопряжена с большой затратой энергии. Пищеварительная система сложно устроена, способствует быстрому перевариванию пищи и выведению остатков наружу. Пищевод ведет в зоб, где пища накапливается и подвергается начальной химической обработке. Поскольку зубы у птиц отсутствуют, желудок состоит из двух отделов: железистого и мускулистого (в этом отделе пища измельчается). Зерноядные птицы заглатывают песчинки и мелкие камешки (гастролиты), выполняющие функцию жерновов. Кишечник длинный, его задний отдел открывается в клоаку. У птенцов стенка клоаки образует небольшой вырост — фабрициеву сумку (лимфоидный орган).

Выделительная система представлена тазовыми почками, при этом мочевой пузырь отсутствует (исключение составляют африканские страусы), а мочеточники открываются непосредственно в клоаку. Конечный продукт белкового обмена — мочевая кислота (как и у пресмыкающихся). Потери воды при мочевыделении невелики, потребности птиц в воде ограничены.

Птицы — раздельнополые яйцекладущие животные. Мужские половые железы (семенники) парные, их увеличение в размерах носит сезонный характер и наступает в период размножения (обычно стимулирующим фактором является продолжительность светово-

го дня). У самок развиты только левый яичник и левый яйцевод. Оплодотворение внутреннее, ему предшествуют брачные игры. Яйца крупные, имеют 3 оболочки: скорлуповую (известковую), пергаментную и белочную. На тупом конце яйца развита воздушная камера. Птицы — типичные амниоты, поэтому зародыш снабжен амниотической и серозной оболочками, а также аллантоисом. Все птицы проявляют заботу о потомстве (насиживание яиц). Различают следующие пути постэмбрионального развития птенцов по степени их зрелости:

- *гнездовой* (рождаются беспомощные, голые, слепые птенцы, с непостоянной температурой тела: воробьиные, дятлы, стрижи, голуби);
- *выводковый* (рождаются самостоятельные зрячие птенцы, способные ходить, клевать корм, покрытые густым пухом: страусы, куриные, гусиные, дрофы).

Птицы отличаются высоким уровнем развития нервной и сенсорной систем. Головной мозг увеличивается в размерах и составляет в среднем 5–8% от общей массы тела. Хорошо развит мозжечок, регулирующий в основном координацию сложных движений во время полета. Передний мозг имеет крупные полушария и зрительные доли. Обонятельные доли невелики. Большая часть переднего мозга образована полосатыми телами. Развит первичный свод (древняя кора). От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов. Орган зрения представлен крупными глазами с веками, причем глаза птиц обладают двойной аккомодацией (изменяются кривизна хрусталика и его расстояние до сетчатки). Острота зрения очень большая (птицы различают цвета и оттенки). Орган слуха представлен наружным, средним и внутренним ухом. Ушные раковины отсутствуют.

Птицы наиболее широко распространены из наземных позвоночных, обязательный компонент практически любого биогеоценоза. Выступают в роли регуляторов численности насекомых, паукообразных, истребляют мелких грызунов. Служат опылителями растений (колибри), распространяют семена. Являются объектом промысла.

Таким образом, *возникновение птиц сопровождалось рядом ароморфозов:*

- прогрессивное развитие нервной системы (кора, мозжечок);
- появление четырехкамерного сердца с полным разделением артериального и венозного кровотока;
- формирование губчатых легких;
- возникновение теплокровности.

Класс Млекопитающие, или Звери

Млекопитающие — теплокровные наземные позвоночные животные, характеризующиеся живорождением и вскармливанием детенышей молоком. Это самая морфологически разнообразная группа современных животных. В настоящее время этот класс включает около 5 тыс. видов и делится на 3 подкласса.

Первозвери (клоачные) — группа примитивных млекопитающих, откладывающих яйца и распространенных в Австралии (отряд Однопроходные: утконос, ехидна). Челюсти превращены в клюв, одетый роговым чехлом. Имеют клоаку, как у птиц и рептилий. Протоки млечных желез открываются на железистых полях. Зубов у взрослых особей нет. Имеют волосяной покров, но температура тела низкая и непостоянная.

Сумчатые (отряд Сумчатые: кенгуру, сумчатый волк, сумчатая белка, американский опоссум) — низшие млекопитающие, у которых очень слабо развита плацента. После короткого периода внутриутробного развития у них рождаются слаборазвитые детеныши, последующее их развитие продолжается в кожистой сумке на брюхе, в полость которой открываются соски.

Плацентарные (высшие звери) — самая многочисленная и высокоорганизованная группа современных млекопитающих, распространенных на всех материках и в самых различных условиях (насекомоядные, рукокрылые, приматы, лемуры, неполнозубые, грызуны, зайцеобразные, парнокопытные, непарнокопытные, хищные, китообразные и др.). Млекопитающие очень разнообразны по строению и размерам: от 2 г (землеройка) до 120 т и более (синий кит). Среди них есть наземные, летающие, водные, полуводные, почвенные виды. В целом характерен высокий уровень организации. Внутреннее строение млекопитающего показано на рис. 10б.

Кожа имеет более сложное строение, богата потовыми и сальными железами. Млечные железы (видоизмененные потовые) секретируют молоко, которым самки выкармливают детенышей. Характерной особенностью является развитие волосяного (шерстного) покрова. У некоторых представителей класса он слабо выражен или полностью редуцирован (у китообразных). Шерстный покров и подкожный жир (у китов, тюленей) способствуют сохранению тепла в теле. Эпидермис образует у млекопитающих различные производные: волосы и роговые образования — когти, ногти у приматов, копыта носорогов, роговые чехлы у быков и буйволов,

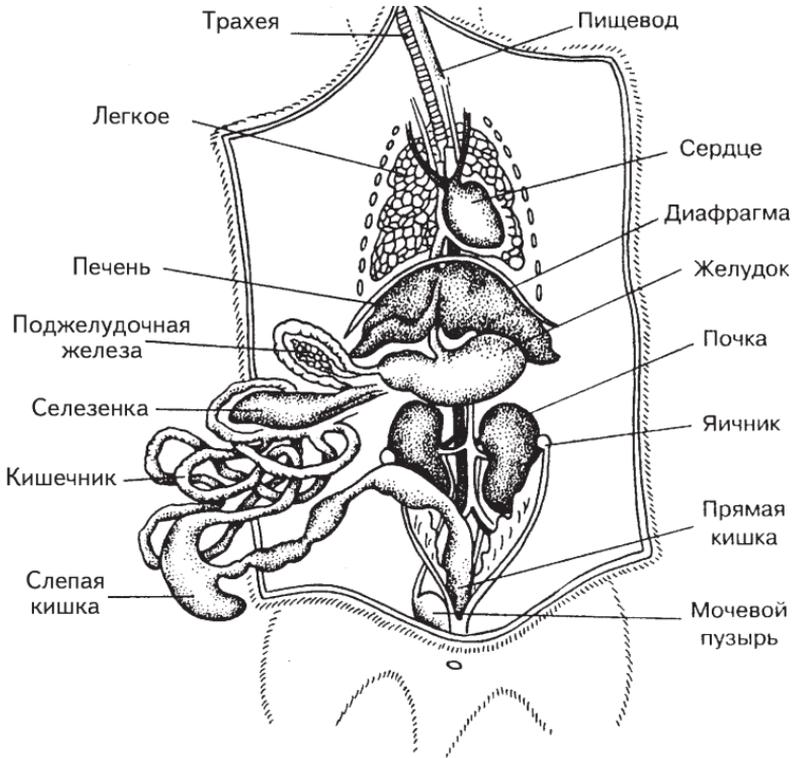


Рис. 106. Внутреннее строение млекопитающего

китовый ус, чешуи панголинов, иглы ежей, ехидн и дикобразов. На лицевой части головы (в надбровной области и на верхней губе) сидят редкие чувствительные волоски (вибриссы, или усы).

Тело млекопитающих состоит из 4 отделов: головы, шеи, туловища и хвоста. Конечности располагаются не по бокам (как у пресмыкающихся), а под телом. Скелет млекопитающих состоит из тех же основных отделов, что и скелет других наземных позвоночных. Череп характеризуется значительным развитием лицевого отдела. Челюсти обычно массивные. Зубы помещаются в альвеолах челюстей, при этом корень погружен в альвеолу, а коронка возвышается над десной. Особенностью млекопитающих является дифференцированная зубная система — 4 типа зубов: резцы, клыки, предкоренные и коренные зубы. Соотношение названных

типов в зубной системе строго постоянно и определяется характером питания животных. На загылочной кости черепа помещаются 2 мышечка (вместо 1, как у птиц и пресмыкающихся), с помощью которых череп сочленяется с первым шейным позвонком — атлантом.

Позвоночный столб включает следующие отделы: шейный, грудной, поясничный, крестцовый (не выражен у китообразных и серен из-за редукции пояса задних конечностей) и хвостовой. В шейном отделе количество позвонков постоянно и равно 7 (независимо от длины шеи). Исключение составляют ленивцы (6–10) и ламантины (6 позвонков). Развита грудная клетка. У рукокрылых (летучие мыши) и некоторых насекомоядных грудина имеет выраженный киль, подобно птицам. Это связано со значительным развитием грудной мускулатуры и большой нагрузкой, приходящейся на передние конечности. Пояса конечностей и свободные конечности имеют типичное для наземных позвоночных строение. Однако в связи с разнообразием условий обитания детали строения различны.

Мышечная система очень дифференцирована. Характерно наличие диафрагмы. Развита подкожная мускулатура, мимическая (у приматов).

Пищеварительная система сложно устроена, разделена на четко выраженные отделы. Начальным ее отделом является предротовая полость, образованная мягкими губами и щеками. Особенности организации пищеварительной системы связаны с характером питания и отличаются у представителей различных систематических групп. Например, хищные и всеядные формы имеют простой желудок и относительно короткий кишечник, растительноядные млекопитающие (особенно жвачные копытные) обладают сложным многокамерным желудком и длинной слепой кишкой. У всех групп хорошо развиты пищеварительные железы: слюнные, желудочные, кишечные, печень и поджелудочная железа. Прямая кишка открывается самостоятельным заднепроходным отверстием (анусом). Исключение представляют низшие однопроходные млекопитающие (утконос, ехидна), имеющие клоаку.

Дыхательная система образована глоткой, гортанью, трахеей, бронхами и альвеолярными легкими. Брюшная и грудная полости тела разделены мышцей — диафрагмой. Вентиляция легких имеет существенное значение для терморегуляции.

Кровеносная система характеризуется (как и у птиц) полным разделением артериального и венозного кровотока. Сердце четы-

рехкамерное, из левого желудочка отходит крупная артерия (аорта), поставляющая артериальную кровь в большой круг кровообращения. В малый (легочный) круг венозная кровь поступает по легочной артерии, отходящей от правого желудочка. Характерны высокий уровень обмена веществ и постоянная температура тела — теплокровность.

Выделительная система представлена парными тазовыми почками, отходящими от них мочеточниками, впадающими в мочевой пузырь. Из организма моча выводится по мочоиспускательному каналу. Конечный продукт белкового обмена — мочевина.

Млекопитающие — раздельнополые животные. Оплодотворение всегда внутреннее. В половой системе самок влагалище ведет в матку — особый мышечный орган. Зародыш развивается в организме матери (кроме однопроходных, откладывающих яйца, подобно рептилиям). Питание эмбрионов осуществляется с помощью плаценты (детского места) — специфического для высших млекопитающих образования, возникающего в результате срастания двух зародышевых оболочек — аллантаоиса и серозы. В месте срастания формируется губчатое тело — хорион, образующий ворсинки, проникающие в эпителий матки. Здесь кровеносные сосуды детского и материнского организмов сплетаются, и зародыш получает необходимые для своего развития кислород и питательные вещества из организма матери. Все млекопитающие проявляют заботу о потомстве, выражающуюся в защите детенышей и вскармливании их молоком. Иногда наряду с самкой заботу проявляет и самец, но чаще самцы не принимают в этом участия и даже могут быть опасны для детенышей (у многих кошек, медведей, куниц). Если животные ведут стадный образ жизни, то в процессе ухаживания за потомством принимают участие все зрелые самки. Это встречается, например, у слонов, китообразных, приматов и некоторых других.

Нервная система млекопитающих наиболее развита и сложно устроена по сравнению с предыдущими группами животных. Млекопитающие способны к индивидуальному обучению путем образования сложных условных рефлексов, к передаче накопленного опыта потомству, для них характерно сложное поведение. Это обусловлено развитием структур головного мозга, главным образом коры больших полушарий. Развивается вторичный мозговой свод — неопаллиум. Старая кора (архипаллиум) сдвигается и подворачивается внутрь (так называемый — гиппокамп). В новой коре развиваются ассоциативные центры зрения и слуха. Поскольку

у млекопитающих обычно хорошо развито обоняние, это приводит к увеличению обонятельных долей переднего мозга. Поверхность коры увеличена за счет развития борозд и извилин. У представителей низших отрядов (насекомоядные, рукокрылые и др.) поверхность мозга остается гладкой. Выделяются крупная продольная (ильевева) и поперечная (роландова) борозды. У приматов и человека появляется еще большая поперечная борозда. Средний мозг образован четверохолмием (со зрительными и слуховыми буграми). Мозжечок имеет большие размеры, состоит из двух полушарий, что связано со сложным характером движений. От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов. Органы чувств представлены органами зрения (глаза лишены мигательных перепонки), обоняния, осязания, вкуса и слуха. Слуховой аппарат состоит из наружного (ушная раковина и наружный слуховой проход, упирающийся в барабанную перепонку), среднего (полость среднего уха) и внутреннего уха (представлено улиткой, внутри которой помещается кортиева орган со слуховыми рецепторами). Передача колебаний барабанной перепонки к улитке внутреннего уха осуществляется с помощью трех слуховых косточек: молоточка, наковальни и стремечка. Развитие этих косточек связано с появлением вторичного челюстного сустава. Спинной мозг имеет типичное для позвоночных строение. Ряд животных обладают способностью к эхолокации (дельфины, летучие мыши, тюлени).

В целом для класса млекопитающих характерна широкая и совершенная адаптация к разным условиям жизни, местообитаниям. Хозяйственное значение млекопитающих исключительно велико. Многие виды — объект охоты с целью получения мяса и пушнины.

Эволюция млекопитающих сопровождалась рядом ароморфозов:

- высокое развитие нервной системы (сложные формы поведения);
- дифференцировка позвоночника на отделы, перемещение конечностей под тело;
- возникновение органов, обеспечивающих развитие зародыша в теле матери и выкармливание детенышей молоком;
- появление шерстного покрова;
- полное разделение кругов кровообращения, возникновение теплокровности;
- возникновение альвеолярных легких.

Сравнительная характеристика основных классов типа Хордовых представлена в табл. 19.

**Сравнительная характеристика основных классов
типа Хордовых**

Ланцетники	Рыбы	Земноводные	Пресмыкающиеся	Птицы	Млекопитающие
СТРОЕНИЕ ТЕЛА					
Туловище, хвост, плавник	Голова, туловище, хвост, плавники	Голова, туловище, передние и задние конечности, может быть хвост	Голова, шея, туловище, хвост, передние и задние конечности	Голова, шея, туловище, хвост, крылья, ноги	Голова, шея, туловище, хвост, передние и задние конечности
ПОКРОВ ТЕЛА					
Однослойный эпидермис, бесструктурный кориум	Кожа, костные чешуи, слизистые железы	Кожа, многоклеточные слизистые железы	Кожа сухая, линяющая, роговые чешуи, панцирь	Кожа сухая, роговые перья	Кожа, потовые, саленные, млечные железы, волосы (роговое вещество)
СКЕ.ЛЕТ: ТУЛОВИЩЕ					
Хорда	Череп и отделы позвоночника: туловищный, хвостовой, ребра	Череп и отделы позвоночника: туловищный, крестцовый, хвостовой	Череп и отделы позвоночника: шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой; грудная клетка (исключение: змеи, черепахи)		
КОНЕЧНОСТИ					
Нет	Пояса парных конечностей: плечевой и тазовый, плавники	Пояса передних и задних конечностей, свободные конечности (у птиц передние конечности – крылья)			

Ланцетники	Рыбы	Земноводные	Пресмыкающиеся	Птицы	Млекопитающие	
Пищеварительный канал: рот, глотка, кишечная трубка, печень, анус	Рот, глотка, пищевод, желудок, печень, поджелудочная железа, кишечник, анус (плавательный пузырь – вырост кишечника)	ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА				То же (вместо клоаки – анальное отверстие, клоака – у однопроходных); слонные железы
КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА						
1 круг кровообращения, холоднокровные		2 круга кровообращения, холоднокровные		2 круга кровообращения, теплокровные		
СЕРДЦЕ						
Нет	2-камерное	3-камерное	3-камерное, с неполной перегородкой	4-камерное		
ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА						
Жаберные щели в глотке	Жабры	Кожа, легкие (у личинок – жабры)	Легкие	Легкие, воздушные мешки	Легкие	
ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА						
Выделительные трубочки в каждом сегменте – метанефридии	2 туловищные почки, мочеточники, мочевой пузырь, мочевое отверстие	2 туловищные почки, мочеточники, мочевой пузырь, клоака	Газовые почки, мочеточки, мочевой пузырь, клоака	Газовые почки, мочеточники, клоака (нет мочевое пузыря)	Почки, мочеточки, мочевой пузырь	
НЕРВНАЯ СИСТЕМА						
Нервная трубка	Головной и спинной мозг, нервы (спинной мозг – в спинномозговом канале позвоночника)	Головной и спинной мозг, нервы. Кора больших полушарий	Головной и спинной мозг, нервы. Центры зрения и движения в коре мозга	Головной и спинной мозг, нервы. Центры зрения и движения в коре мозга	То же. Развита кора головного мозга с извилинами и центрами органов чувств и регуляции инстинктов	

Ланцетники	Рыбы	Земноводные	Пресмыкающиеся	Птицы	Млекопитающие
ОРГАНЫ ЧУВСТВ					
Щупальца, светочувствительные глазки, осязание по всей коже	Глаза, органы слуха, осязания (Боковая линия), обоняния, равновесия	Глаза, органы слуха, осязания, обоняния, вкуса			Глаза, уши, органы осязания (вибриссы), обоняния, вкуса
РАЗМНОЖЕНИЕ, РАЗВИТИЕ					
Яичники и семенники расположены попарно. Наружное оплодотворение. Развитие зародыша в воде	В парных или непарных яичниках – икра (яйцеклетки), в семенниках (молоках) – сперматозоиды. Наружное оплодотворение	В парных яичниках – икра (яйцеклетки), в семенниках – сперматозоиды. Наружное оплодотворение. Развитие зародыша в воде	В парных яичниках – яйца, в семенниках – сперматозоиды. Внутреннее оплодотворение. Развитие зародыша в воздушной среде и в организме матери	В 1-м яичнике – яйца, в семенниках – сперматозоиды. Внутреннее оплодотворение. Развитие зародыша в воздушной среде	В парных яичниках – яйцеклетки, в семенниках – сперматозоиды. Внутреннее оплодотворение. Развитие зародыша у плацентарных – в матке, вскармливание молоком

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте систематику как науку, ее предмет и задачи.
2. опишите строение и жизненный цикл вирусов.
3. Дайте характеристику царства дробянок, приведите примеры бактерий и их роли в природе.
4. Дайте общую характеристику царства грибов.
5. Дайте общую характеристику царства растений.
6. Охарактеризуйте строение и развитие водорослей.
7. Дайте общую характеристику отдела лишайников.
8. Перечислите общие черты организации и развития высших споровых растений.
9. Дайте общую характеристику отдела моховидных.
10. Дайте общую характеристику отдела плауновидных.
11. Дайте общую характеристику отдела хвощевидных.
12. Дайте общую характеристику отдела папоротниковидных.
13. Перечислите общие черты организации и развития высших семенных растений.
14. Дайте общую характеристику отдела голосеменных.
15. Дайте общую характеристику отдела покрытосеменных (цветковых).
16. Сделайте сравнительную характеристику классов цветковых растений.
17. Дайте общую характеристику царства животных.
18. Охарактеризуйте особенности строения и развития одноклеточных (простейших).
19. Дайте общую характеристику типа кишечнополостных.
20. Дайте общую характеристику типа плоских червей.
21. Дайте общую характеристику типа круглых, или первичнополостных червей.
22. Дайте общую характеристику типа кольчатых червей.
23. Дайте общую характеристику типа моллюсков.
24. Дайте общую характеристику типа членистоногих.
25. Охарактеризуйте класс ракообразных.
26. Охарактеризуйте класс паукообразных.
27. Охарактеризуйте класс насекомых.

-
28. Дайте общую характеристику типа хордовых животных.
 29. Охарактеризуйте класс ланцетников.
 30. Сделайте сравнительную характеристику классов хрящевых и костных рыб.
 31. Охарактеризуйте класс земноводных.
 32. Охарактеризуйте класс пресмыкающихся.
 33. Охарактеризуйте класс птиц.
 34. Охарактеризуйте класс млекопитающих.
 35. Перечислите ароморфозы в эволюционном развитии хордовых животных.

ЧЕЛОВЕК И ЕГО ЗДОРОВЬЕ

Анатомия, физиология и гигиена человека составляют основу современной медицины.

Анатомия человека — наука, изучающая строение, форму человеческого организма, его органов и образующих их тканей с учетом возрастных, половых и индивидуальных особенностей. Она выявляет взаимосвязь между формой, структурой органов и их функциями и строением тела человека в целом.

Физиология человека — наука, изучающая процессы жизнедеятельности (функции) и механизмы их регулирования в клетках, тканях, органах, системах органов в целостном организме человека.

Гигиена человека — наука, изучающая влияние разнообразных факторов окружающей среды и производственной деятельности на здоровье человека, его работоспособность, продолжительность жизни.

Развитие этих наук помогает медицине разрабатывать эффективные методы лечения нарушений деятельности жизненно важных органов человеческого организма и вести эффективную борьбу с различными заболеваниями.

5.1. ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Опорно-двигательная система представлена костями, мышцами, сухожилиями, связками и другими соединительнотканными элементами.

СКЕЛЕТ составляет структурную основу (каркас) тела, определяет его размер и форму, выполняет опорную и защитную функции и совместно с мышцами образует полости, в которых располагаются жизненно важные органы.

Скелет — пассивная составляющая опорно-двигательной системы.

Движение организма возможно благодаря строению костей в виде длинных и коротких рычагов, соединенных подвижными сочленениями — *суставами* и приводимыми в движение *мышцами* (активной частью опорно-двигательной системы), управляемыми нервной системой.

Сухожилия и *связки* — образования из соединительной ткани, посредством которых кости соединяются между собой (связки) и с мышцами (сухожилия).

Костная ткань — депо кальция, фосфора и других элементов — участвует в минеральном обмене, а **мышечная ткань** — в обмене углеводов, жиров и белков. Кроме того, скелет выполняет кроветворную функцию, поскольку внутри костей содержится красный костный мозг, где образуются форменные элементы крови.

Скелет человека содержит более 200 костей и состоит из *осевого скелета* — скелета туловища (позвоночник, грудная клетка) и черепа, а также *добавочного скелета* (пояса и кости конечностей) (рис. 107).

Осевого скелет

1. **Позвоночник** образован 33–34 позвонками, расположенными друг над другом. Между ними находятся прослойки из хрящевой ткани (межпозвоночные диски), что придает позвоночнику гибкость и упругость.

Различают **пять отделов позвоночника**: шейный, состоящий из 7 позвонков, грудной — из 12, поясничный — из 5, крестцовый — из 5 и копчиковый — из 4–5 сросшихся в крестец позвонков.

Каждый позвонок состоит из тела, дуги и 7 отростков (остистого, поперечных и суставных). Между телом и дугой находится отверстие. Позвоночные отверстия в совокупности образуют позвоночный канал, защищающий находящийся в нем спинной мозг. Чем ближе к крестцу, тем массивнее позвонки, что связано с возрастающей нагрузкой.

Характерные для взрослого человека четыре *изгиба позвоночника* (шейный и поясничный лордозы — с кривизной вперед, грудной и крестцово-копчиковый кифозы — с кривизной назад) отсутствуют у новорожденного и, формируясь, постепенно образуются окончательно в юношеском возрасте. Изгибы позвоночника связаны с вертикальным положением тела и обеспечивают пружинные движения позвоночника при ходьбе и прыжках.

2. **Скелет головы** образован мозговым и лицевым отделами черепа.

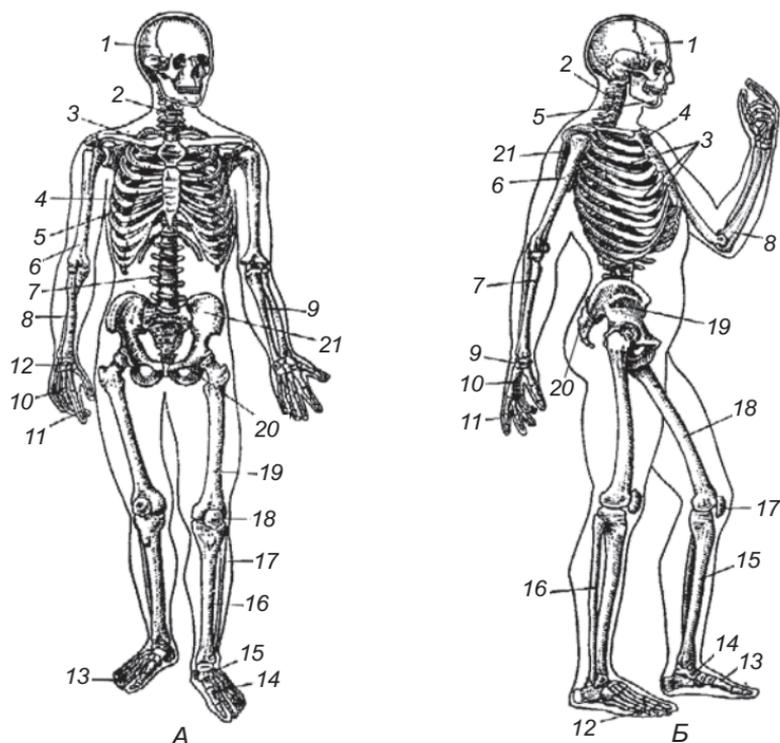


Рис. 107. Строение скелета человека:

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 — пясть; 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 — пясть; 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

Мозговой отдел черепа составляют две *парные кости* (височная и теменная) и четыре *непарные* (лобная, решетчатая, клиновидная и затылочная). Все они неподвижно соединены между со-

бой швами, формируют полость, в которой располагается головной мозг. В затылочной кости находится большое затылочное отверстие, соединяющее полость черепа с позвоночным каналом. Затылочная кость сочленяется с первым шейным позвонком (атлантом).

Лицевой отдел черепа состоит из *парных костей* (глазничные, слезные, носовой раковины, скуловые, носовые, небные, верхнечелюстные) и *непарных костей* (нижняя челюсть, сощник). *Нижняя челюсть* — единственная подвижная кость черепа — сочленяется двумя головками суставного отростка с нижнечелюстными ямками височной кости. Верхняя и нижняя челюсти содержат по 16 ячеек, в которых помещаются корни зубов.

3. **Грудная клетка** состоит из 12 пар *ребер*, сочлененных с телами грудных позвонков и их поперечными отростками. Ребра могут приподниматься и опускаться. Семь пар верхних, истинных ребер спереди соединяются с плоской костью — *грудиной*. Следующие 3 пары ребер соединяются друг с другом хрящами. Две нижние пары ребер свободно лежат в мягких тканях. Грудные позвонки, грудина и ребра вместе с расположенными между ними дыхательными мышцами образуют *грудную полость*, которая снизу отделена *диафрагмой*.

Добавочный скелет

1. **Пояс верхних конечностей** состоит из двух треугольных *лопаток*, лежащих на задней поверхности грудной клетки, и сочлененных с ними *ключиц*, соединенных с грудиной.

Скелет верхней конечности образован костями: плечевой, соединенной с лопаткой, предплечья (из лучевой и локтевой костей) и кисти.

Скелет кисти образован 8 мелкими костями запястья, 5 длинными костями пястья и костями пальцев рук (фаланги пальцев).

2. **Пояс нижних конечностей** состоит из 2-х массивных *тазовых костей* (из трех срастающихся парных костей: подвздошной, лобковой, седалищной), прочно соединенных с крестцом. Они имеют круглые впадины, куда входят головки бедренных костей.

Скелет нижней конечности состоит из костей: бедренной, голени (из большой и малой берцовой костей) и стопы. Коленный сустав — место соединения бедра и голени — защищен спереди небольшим плоским надколенником.

Скелет стопы образован короткими костями предплюсны, в которую входит пяточная кость, 5 длинными костями плюсны и костями пальцев ног (фаланги пальцев).

Особенности скелета человека, связанные с прямохождением и трудовой деятельностью следующие:

- четыре плавных изгиба позвоночника;
- широкая грудная клетка;
- массивность костей нижних конечностей;
- широкие кости таза;
- сводчатая стопа;
- преобладание мозгового отдела черепа над лицевым.

Состав, строение и рост костей. Кости образованы *костной тканью* (разновидность соединительной ткани), состоящей из клеток и плотного межклеточного вещества. Костное вещество состоит из органических (коллаген) и неорганических веществ главным образом солей кальция и фосфорнокислой извести (51%). *Эластичность* кости зависит от наличия органических веществ, а *твердость* — от минеральных солей. Сочетание этих веществ в живой кости придает ей *прочность и упругость*. У детей кости содержат много органических веществ и отличаются большой гибкостью. В старости, наоборот, содержат больше неорганических веществ и становятся более хрупкими. Прочность и легкость длинных костей

(плечевой, бедренной, предплечья и голени) обусловлены их трубчатым строением. Различают:

- **компактное (плотное) костное вещество** — образовано плотно прилегающими костными пластинками, формирующими цилиндрические структуры;
- **губчатое костное вещество** — состоит из перекладин (балок), образованных межклеточным веществом и расположенных дугообразно.

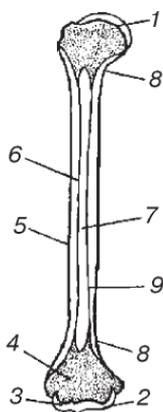


Рис. 108. Строение длинной трубчатой кости:

1 — головка (эпифиз); 2 — ямка; 3 — хрящ; 4 — красный костный мозг; 5 — надкостница; 6 — костная ткань тела кости; 7 — желтый костный мозг; 8 — зона роста (метафиз); 9 — тело кости (диафиз)

Трубчатая кость (рис. 108) состоит из *диафиза* — удлиненной цилиндрической полой оси (состоит из *компактного* костного вещества), на концах которой располагаются *эпифизы* — головки кости. В полостях трубчатых костей содержатся соединительная ткань, богатая жиром, желтый костный

мозг. Концы трубчатых костей с утолщенными головками, без полости, образованы *губчатым* веществом, состоящим из множества перекрещивающихся костных пластинок. Короткие и плоские кости (позвонки, лопатки и др.) также образованы губчатым веществом. В пространстве между костными пластинками находится соединительная ткань — красный костный мозг — орган кроветворения, где образуются эритроциты, лейкоциты и тромбоциты.

Снаружи кость покрыта *надкостницей* — тонкой оболочкой из плотной соединительной ткани — богатой нервами и кровеносными сосудами, обеспечивающими питание кости и ее рост в толщину, а также служащей местом прикрепления мышц. Головки длинных костей покрыты хрящом.

Кости проходят три стадии развития: соединительнотканную, хрящевую и костную. До рождения ребенка соединительная ткань заменяется хрящевой, которая постепенно замещается костной тканью. У детей и юношей **кости растут в длину за счет эпифизарных хрящей**, расположенных между их концами и телом. **Рост костей в толщину** происходит за счет *клеток внутренней поверхности надкостницы*. Одновременно с нарастанием снаружи костное вещество разрушается изнутри кости. У детей нарастание костей преобладает над их разрушением, а у взрослых эти процессы взаимно уравновешиваются.

Губчатая кость состоит из губчатого вещества, покрытого тонким слоем компактного вещества, имеет форму многогранника и располагается в местах большой нагрузки и подвижности (например, надколенник).

Кости различаются по *форме и строению*. Выделяют:

- *трубчатые* — *длинные* (плечевая, бедренная) и *короткие* (кости пястья, плюсны);
- *плоские* — участвуют в образовании полостей, поясов конечностей, выполняют функцию защиты (грудина, кости крыши черепа);
- *смешанные* — имеют сложную форму, состоят из нескольких частей (позвонки, кости основания черепа);
- *воздухоносные* — имеют полость, заполненную воздухом (лобная кость, верхняя челюсть).

Соединение костей. Различают следующие виды соединения костей по *степени подвижности*:

1. *Подвижные* — соединение с помощью суставов (коленный, тазобедренный, локтевой, плечевой и другие суставы).
2. *Полуподвижные* — соединение с помощью хрящевых про-

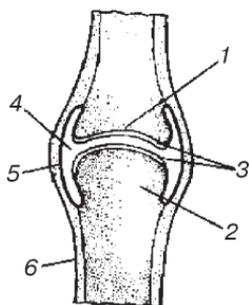


Рис. 109. Строение сустава:

1 — ямка трубчатой кости; 2 — головка; 3 — хрящ; 4 — суставная жидкость; 5 — суставная сумка, 6 — надкостница

обеспечивает скольжение головок во впадинах. Суставная (синовиальная) жидкость образуется в суставной сумке.

Суставы различаются по количеству осей вращения и по форме.

1. **Одноосные:** блоковидные (между фалангами пальцев), цилиндрические (лучелоктевой).
2. **Двуосные:** эллипсоидные (лучезапястный), седловидные (между запястьем и пястью).
3. **Многоосные:** шаровидные (плечевой, тазобедренный), плоские (грудино-ключичный).

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА. Различают следующие типы мышц (рис. 110):

1. **Гладкие** (в составе стенок желудочно-кишечного тракта, кровеносных и лимфатических сосудов, трахеи, бронхов, мочевого пузыря, матки). Гладкие мышцы состоят из отдельных веретеновидных клеток длиной 50–400 мкм и толщиной 2–10 мкм.

2. **Поперечно-полосатые** (скелетные). Поперечно-полосатые мышцы прикрепляются к костям скелета, обеспечивая положение тела в пространстве и его движение. Известно более 400 скелетных мышц, состоящих из пучков многочисленных мышечных волокон с поперечной исчерченностью, длиной от 1 мм до нескольких см. Сила сокращения скелетной мышцы зависит от числа волокон, вовлеченных в сокращение. Волокна и мышца одеты соединительнотканными оболочками, наружная оболочка переходит в сухожилие, которым мышца крепится к кости. Мышцы состоят из *голов-*

слоек (межпозвоночные симфизы, суставы между костями предплюсны, запястья, грудной и ребрами).

3. **Неподвижные** — соединение с помощью швов (кости черепа, таза).

Кости конечностей соединены **суставами** (рис. 109), что обусловлено выполняемыми функциями (движения тела). Суставная впадина одной кости и входящая в нее головка другой покрыты слоем гладкого (гиалинового) хряща, который совместно с суставной жидкостью обеспечивает скольжение головок во впадинах.

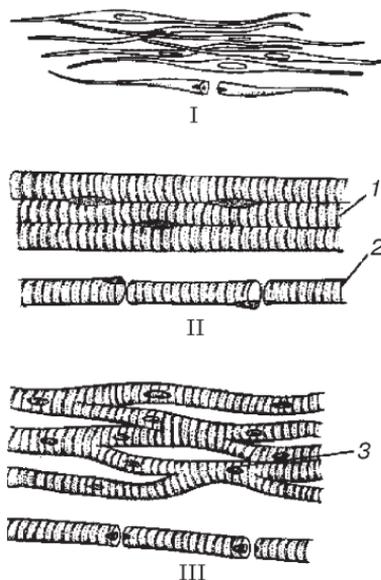


Рис. 110. Типы мышечной ткани и элементы строения:

I — гладкомышечные клетки; II — поперечно-полосатые мышечные волокна; III — сетевидные волокна сердечной мышцы; 1 — мини-фибриллы; 2 — сарколемма; 3 — ядро

ки, брюшка и хвоста. Сердечная мышца — разновидность поперечно-полосатых мышц.

Скелетные мышцы по месту расположения делят на группы: **мышцы лица** (мимические, жевательные); **мышцы шеи** (лестничные, грудино-ключично-сосцевидная, трапециевидная); **мышцы спины** (межпозвоночные, широчайшая, трапециевидная); **мышцы груди** (межреберные, грудная, передняя зубчатая); **мышцы живота** (прямая, пирамидная, косые, широкие — мышцы «брюшного пресса»); **мышцы пояса верхней конечности** (большая и малая грудная, зубчатая, трапециевидная); **мышцы руки** (двуглавая, трехглавая, длинноплодная, сгибатели пальцев); **мышцы пояса нижней конечности** (подвздошнопоясничная, большая, средняя и малая ягодичная, портняжная); **мышцы ноги** (двуглавая, четырехглавая, икроножная, камбаловидная, сгибатели пальцев).

По **форме** мышцы бывают веретенообразные, лентовидные, круговые, широкие, 1-, 2-, многоперистые, двуглавые, двубрюшные и др.

По функциям различают **мышцы-антагонисты** (например, мышцы-сгибатели и разгибатели), **мышцы-синергисты**, а также **вращатели, подниматели, сжиматели**.

Работа мышц. Движения в суставах, например, сгибание и разгибание конечностей, совершаются благодаря поочередному сокращению групп мышц-антагонистов — сгибателей и разгибателей, которые действуют согласованно, так как иннервирующие их нервные центры последовательно и поочередно переходят из состояния возбуждения в состояние торможения. Каждое мышечное волокно несет двигательные нервно-мышечные концевые пластинки, или моторные бляшки, берущие начало в мотонейронах передних рогов спинного мозга. Чувствительные нервные окончания воспринимают информацию о тоне мышечных волокон и передают в спинной и головной мозг. Регуляция движений осуществляется корой (моторная зона, условно-рефлекторная регуляция произвольных движений), подкорковыми ядрами и мозжечком (безусловно-рефлекторные движения).

Работа мышц связана с расходом энергии. Энергию для мышечного сокращения дает аденозинтрифосфорная кислота (АТФ). Для синтеза АТФ используется энергия, освобождаемая при окислении глюкозы. Кровь, протекающая через мышцы, снабжает их необходимыми питательными веществами, кислородом и уносит углекислый газ, воду и другие продукты распада органических веществ, образовавшиеся в процессе их работы. Таким образом, эффективность и продолжительность работы мышц зависит от кровоснабжения мышц и, следовательно, от работы сердечно-сосудистой системы.

5.2. ВНУТРЕННЯЯ СРЕДА ОРГАНИЗМА. КРОВЬ

Клетки организма нуждаются в постоянном притоке питательных веществ и кислорода и в непрерывном удалении продуктов их жизнедеятельности. У высших животных и человека *внутренняя среда организма* образована **кровью, тканевой жидкостью и лимфой**. Она сохраняет относительное постоянство своего состава физических и химических свойств (гомеостаз), что обеспечивает устойчивость всех функций организма и является результатом нервно-гуморальной регуляции.

Тканевая жидкость омывает клетки, которые поглощают из нее питательные вещества и кислород и выделяют в нее углекислый газ и другие продукты жизнедеятельности. Между тканевой жидкостью

и плазмой (жидкой частью крови) через стенки капилляров (мельчайших кровеносных сосудов) постоянно осуществляется обмен веществ путем диффузии. Кровь отдает в тканевую жидкость вещества, необходимые клеткам, и поглощает выделяемые ими вещества.

Лимфа образуется из тканевой жидкости, поступающей в лимфатические капилляры, которые берут начало между клетками тканей и переходят в лимфатические сосуды, впадающие в крупные вены груди. Лимфатическую систему рассматривают как дренажную систему между тканями и кровью (рис. 111).

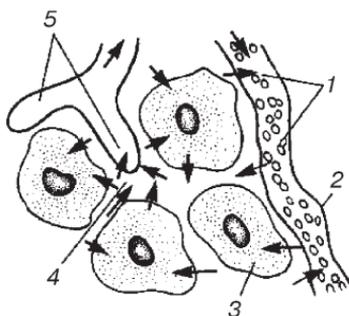


Рис. 111. Элементы строения и функционирования внутренней среды организма:

1 — клетки крови; 2 — капилляр; кровь осуществляет взаимосвязь всех органов организма, выполняет питательную, выделительную, защитную, регуляторную функции; 3 — клетки тканей; 4 — тканевая жидкость; тканевая жидкость является промежуточной средой между кровью и клетками организма, переносит из крови в клетки кислород, минеральные и органические вещества, возвращает в кровеносное русло через лимфу воду, продукты диссимиляции, углекислый газ, выделившиеся из клеток; 5 — начало лимфатических капилляров; лимфа возвращает в кровяное русло тканевую жидкость по лимфатическим протокам, осуществляет фильтрацию и обеззараживание тканевой жидкости в лимфатических узлах

Состав и функции крови. Кровь, непрерывно циркулирующая жидкость в замкнутой системе кровеносных сосудов, выполняет важнейшие функции, обеспечивая относительное постоянство внутренней среды организма:

- транспортную;
- дыхательную;
- регуляторную (в т.ч. терморегуляция);
- защитную;
- трофическую;
- экскреторную.

Кровь — жидкая соединительная ткань, состоящая из *плазмы* — жидкого межклеточного вещества сложного состава и не прилегающих друг к другу клеток, *форменных элементов крови* — эритроцитов (красных кровяных клеток), лейкоцитов (белых кровяных клеток) и тромбоцитов (красных пластинок).

1 мкл крови содержит 4,5–5 млн эритроцитов, 5–10 тыс. лейкоцитов, 300 тыс. тромбоцитов (табл. 20).

Таблица 20

Форменные элементы крови

Форменные элементы	Наличие ядра	Количество в 1 мкл крови	Функция
Эритроциты	Нет	4,5-5,1 млн	Транспорт газов: O ₂ , CO ₂
Лейкоциты	Есть	5-10 тыс.	Защитная
Тромбоциты	Нет	200-400 тыс.	Свертывание крови

В организме человека содержится 4,5–6 л крови, или 1/13 массы его тела.

Плазма составляет 55% объема крови, а форменные элементы — 45%. Красный цвет крови придают эритроциты.

В плазме крови содержится 91% воды, 7% белков, 0,7% жиров, остальное — низкомолекулярные вещества (около 2%) — электролиты (катионы Ca²⁺, K⁺, Na⁺, Mg²⁺ и анионы Cl⁻, HCO₃⁻, HPO₄⁻), глюкоза, мочевины, органические кислоты и др. Электролиты создают осмотическое давление крови и являются компонентами буферных систем, участвуя в поддержании постоянного уровня pH крови. Плазмой переносятся питательные вещества, витамины, микроэлементы, гормоны, ферменты, продукты обмена (молочная, пировиноградная кислоты, аммиак, мочевая кислота, мочевины и др.).

В кровь поступают питательные вещества из кишечника, кислород из легких, продукты обмена веществ из тканей. Однако плазма крови сохраняет относительное постоянство состава и физико-химических свойств. Гомеостаз поддерживается деятельностью органов дыхания, выделения и др., влиянием нервной системы и гормонов. В почках кровь освобождается от избытка минеральных солей, воды и продуктов обмена веществ, в легких — от углекислого газа. Если концентрация в крови какого-либо из веществ изменяется, то нервно-гормональные механизмы, регулируя дея-

тельность ряда систем, уменьшают или увеличивают его выделение из организма.

Белки плазмы выполняют ряд важных функций:

- трофическую (так как служат источником аминокислот);
- транспортную;
- буферную;
- защитную (являются факторами иммунитета, участвуют в свертывании крови);
- обеспечивают вязкость плазмы (это имеет важное значение в поддержании артериального давления);
- обуславливают онкотическое давление (осмотическое давление, создаваемое белками вследствие их способности притягивать и удерживать воду), определяющее уровень обмена жидкостью между кровью и тканями.

Белки плазмы разделяются на ряд фракций методом электрофореза, основанного на различной скорости движения белковых молекул в электрическом поле:

- **альбумины** (60% всех белков плазмы) выполняют функцию переносчиков многих веществ, транспортируемых кровью;
- **α -, β -, γ -глобулины** — переносчики полисахаридов, липидов, а также белки, осуществляющие защитные реакции организма (содержание белков «острой фазы» резко увеличивается при различных воспалительных процессах).

Особый белок плазмы — **фибриноген** — растворимый предшественник фибрина, образующегося в процессе свертывания крови.

Эритроциты (красные кровяные тельца) — безъядерные клетки, образующиеся в костном мозге плоских костей. Эритроциты по форме представляют собой двояковогнутый диск, что увеличивает величину их поверхности и способствует выполнению ими функции транспорта дыхательных газов, а также придает способность к обратимой деформации. Пластичность и отсутствие ядра позволяют эритроцитам проходить через узкие капилляры, диаметр которых меньше размеров самих эритроцитов.

Гемоглобин — дыхательный пигмент — основной компонент эритроцитов. Гемоглобин состоит из белка глобина и четырех молекул гема, в состав которого входят атомы железа, способные связывать кислород в капиллярах легких и освобождать его в капиллярах тканей. Гемоглобин участвует и в транспорте углекислого газа от клеток тканей, где он образуется в процессе метаболизма, к легким.

Скорость оседания эритроцитов (СОЭ) зависит от содержания белков в плазме. СОЭ резко повышается в случае увеличения в крови количества фибриногена и глобулинов, что часто наблюдается при развитии воспалительных процессов. Альбумины оказывают противоположное действие на СОЭ. Кроме того, на этот показатель оказывают влияние и другие факторы, например, при уменьшении числа эритроцитов СОЭ повышается.

Лейкоциты — ядерные клетки, количество которых изменяется в зависимости от времени суток и функционального состояния. Выделяют следующие *виды лейкоцитов*:

1. **Зернистые (гранулоциты)** — в их цитоплазме выявляются гранулы. В зависимости от способности окрашиваться основными и кислыми красителями гранулоциты делят на группы:

- нейтрофилы;
- базофилы;
- эозинофилы.

Все типы зернистых лейкоцитов образуются в костном мозге.

2. **Незернистые (агранулоциты):**

- лимфоциты;
- моноциты.

Лимфоциты образуются в лимфатических узлах, миндалинах, селезенке, тимусе, костном мозге, аппендиксе; моноциты образуются в костном мозге и обладают наиболее выраженной способностью к фагоцитозу (в зрелом состоянии эти клетки превращаются в неподвижные тканевые макрофаги).

Лейкоциты способны к амебоидному движению, благодаря чему могут мигрировать через стенки кровеносных сосудов и выходить за пределы сосудистого русла в межклеточные пространства. Лейкоциты способны к фагоцитозу и участвуют в обеспечении иммунной реакции организма, защищая от разного рода инородных агентов, токсинов, продуктов распада.

Тромбоциты — плоские, безъядерные образования неправильной формы, подвижны. Образуются в костном мозге путем отщепления участков цитоплазмы от клеток мегакариоцитов. Основная роль кровяных пластинок связана с их участием в процессах остановки кровотечения и иммунных реакциях организма, что обеспечивается способностью тромбоцитов фагоцитировать небиологические инородные тела, вирусы и иммунные комплексы.

Свертывание крови (гемостаз). При ранении кровеносного сосуда вытекающая из него кровь свертывается в течение 3–4 мин,

образуя красный сгусток, который закрывает просвет сосуда и препятствует дальнейшей потере крови. Главная реакция, ведущая к появлению сгустка крови, — образование нерастворимых нитей белка фибрина из растворенного в плазме белка фибриногена. Фибриноген и другие вещества, участвующие в свертывании крови (более 15 факторов), являются постоянными компонентами крови. Однако процесс свертывания у здоровых людей происходит только после ранения сосудов и выхода из них крови. Это объясняется тем, что процесс свертывания крови запускается продуктами распада поврежденных клеток стенок сосуда и гибели тромбоцитов. Отсутствие любого из факторов свертывания крови может снижать или вообще лишает кровь способности свертываться. Это является причиной тяжелых заболеваний, например, гемофилии.

Этапы свертывания крови:

1. **Фаза активации** — образование тромбина из протромбина под действием тромбокиназы и при наличии катиона кальция.

2. **Фаза свертывания** — образование растворимого фибрина из неактивного предшественника фибриногена под действием тромбина.

3. **Фаза ретракции (уплотнения сгустка)** — образование нерастворимых волокон фибрина, захватывающих форменные элементы крови (фибринового тромба).

4. **Фибринолиз** — ферментативное расщепление фибрина и восстановление просвета закупоренного тромбом сосуда.

Малокровие — уменьшение содержания эритроцитов и гемоглобина в крови, в результате чего нарушается доставка кислорода к тканям, развивается кислородная недостаточность. У больных отмечаются слабость, быстрая утомляемость, головокружение, раздражительность, одышка и сердцебиение, головные боли, мелькание «мушек» перед глазами, бледность кожи и слизистых оболочек. Полноценное питание, удовлетворение потребностей организма в железе, витаминах, свежий воздух помогают восстановить нормальное содержание эритроцитов и гемоглобина в крови.

Переливание крови. При крупных кровопотерях и некоторых заболеваниях производят переливание крови от человека, который отдает часть (около 200 мл) своей крови — *донора* — к человеку, который ее получает, — *реципиенту*. В этом случае учитывают совместимость групп крови.

Иногда при смешивании крови, взятой от разных лиц, сыворотка крови одного человека склеивает эритроциты другого. В мем-

бранах эритроцитов имеются вещества белковой природы — антигены — **агглютиногены А и В** (склеиваемые), а в плазме крови — антитела — **агглютинины α и β** (склеивающие). В норме в крови не содержится агглютининов к собственным агглютиногенам. Агглютинин α склеивает эритроциты с агглютиногеном А, агглютинин β — эритроциты с агглютиногеном В. Наличие этих веществ послужило основой разделения крови всех людей на 4 группы (система АВ0) (табл. 21). Группа крови передается по наследству и не меняется в течение всей жизни.

Таблица 21

Группы крови по системе АВ0

Группа крови	Эритроцитарный агглютиноген	Плазменный агглютинин
I (0)	—	α, β
II (A)	A	β
III (B)	B	α
IV (AB)	A, B	—

Правило переливания крови: при переливании крови плазменные белки реципиента не должны склеивать одноименные эритроцитарные белки донора. Совместимость групп крови показана в табл. 22.

Таблица 22

Совместимость групп крови

Группа крови	Может отдавать кровь группам	Может принимать кровь групп
I	I, II, III, IV	I
II	II, IV	I, II
III	III, IV	I, III
IV	IV	I, II, III, IV

Таким образом, I группа — универсальный донор, IV группа — универсальный реципиент.

По наличию или отсутствию в эритроцитах резус-фактора (Rh) кровь делят на 2 группы: Rh⁺ и Rh⁻.

5.2.1. Иммуниет

И.И. Мечников в 1908 г. установил, что лейкоциты играют решающую роль в защите организма от инфекционных болезней, уничтожая путем фагоцитоза их возбудителей — болезнетворных микробов. Переваривая или разрушая их, лейкоциты гибнут. Открытия и идеи И.И. Мечникова лежат в основе современного **учения об иммунитете** — невосприимчивости организма к действию проникших в него инфекционных агентов и других чужеродных высокомолекулярных органических веществ (антигенов). Иммуниет обеспечивается барьерными свойствами кожи и слизистых оболочек, выделительной функцией почек, печени, кишечника, фильтрующей способностью лимфатических узлов.

Велика роль предохранительных и лечебных прививок в предупреждении инфекционных болезней — иммунизации с помощью вакцин и сывороток, создающих в организме искусственный активный и пассивный иммунитет.

Антигены — природные или синтетические соединения, способные вызывать иммунный ответ. Антиген состоит из молекулы-переносчика и детерминантных групп (гаптен), расположенных на ее поверхности.

Антитела — белки γ -глобулины, образующие фракцию иммуноглобулинов, синтезирующихся в организме в ответ на присутствие антигена. Антитела способны распознавать детерминантные группы антигенных молекул и связываться с ними с образованием комплекса антиген-антитело. Важная роль в обеспечении реакций иммунитета принадлежит крови.

Различают следующие *типы иммунных реакций в организме*, в обеспечении которых принимают участие гуморальные и клеточные механизмы.

1. **Неспецифический иммунитет** — обезвреживание чужеродных агентов, с которыми организм до этого не сталкивался.

Неспецифический гуморальный иммунитет обеспечивается наличием в плазме веществ белковой природы, обладающих противовирусной активностью (интерферон, лизоцим) и способных подавлять рост и размножение бактерий (лизоцим, пропердин).

Неспецифический клеточный иммунитет обусловлен фагоцитарной активностью форменных элементов крови (тромбоцитов и лейкоцитов). В состав фагоцитов входят многочисленные лизосомы, осуществляющие деструкцию захваченных веществ. Некоторые продукты распада, высвобождаясь из фагоцитирующей клетки,

могут выступать в качестве антигенов и вызывать образование антител, являясь тем самым связующим звеном между неспецифическим и специфическим иммунным ответом.

2. Специфический иммунитет — в ответ на действие определенных чужеродных агентов, к которым у организма уже выработана специфическая невосприимчивость в результате предыдущих контактов.

Специфический гуморальный иммунитет осуществляется при участии В-лимфоцитов, дифференциация которых у млекопитающих проходит в лимфоидной ткани кишечника, миндалин, аппендикса. Встречаясь с антигеном, В-лимфоциты пролиферируют с образованием клеток иммунологической памяти и плазматических клеток, отвечающих за выработку специфических к данному антигену антител. В продукции антител важную роль играют так называемые *T-хелперы*. Повторный контакт с антигеном вызывает резкое увеличение в крови соответствующих иммуноглобулинов. Следует отметить, что гуморальные иммунные реакции развиваются быстрее клеточных и называются *иммунными реакциями немедленного типа*.

Специфический клеточный иммунитет связан с деятельностью Т-лимфоцитов. Часть лимфоцитов, образовавшихся в костном мозге, переносятся кровью в вилочковую железу (тимус), где проходят дифференцировку, превращаясь в Т-лимфоциты. После этого они вновь возвращаются в кровяной ток. При встрече с антигеном Т-лимфоциты пролиферируют (активно размножаются). Часть из новообразованных клеток связываются с антигеном и уничтожают его. Часть же представляет собой долгоживущие Т-клетки памяти, способные узнавать антиген и вызывать вторичный иммунный ответ, провоцируя образование большого количества Т-киллеров, уничтожающих чужеродный агент. Существуют и другие виды Т-лимфоцитов.

Виды иммунитета. Различают врожденный (видовой) и приобретенный (индивидуальный) иммунитет.

Врожденный иммунитет является наследственным признаком данного вида животных. Например, кролики и собаки невосприимчивы к полиомиелиту (детскому параличу), а человек — к возбудителю чумы рогатого скота и др.

Приобретенный иммунитет делят на естественный и искусственный, а каждый из них разделяют на пассивный и активный.

1. **Естественный пассивный иммунитет** обусловлен переходом уже готовых защитных антител из крови матери, в организме которой они образуются, через плаценту в кровь плода и в результате кормления молоком. Пассивным путем получают иммунитет дети по отношению к кори, скарлатине, дифтерии и др. Через 1–2 года, когда антитела, полученные от матери, разрушаются и частично выделяются из организма ребенка, восприимчивость его к указанным инфекциям резко возрастает.

2. **Естественный активный иммунитет** вырабатывается у человека после перенесения инфекционного заболевания, обеспечивается выработкой собственных антител в результате контакта с антигенами. Так, люди, перенесшие в детстве корь или коклюш, уже не заболевают ими повторно, так как у них образовались в крови защитные вещества — антитела (белковые вещества, способные склеивать или разрушать микроорганизмы).

3. **Искусственный пассивный иммунитет** создается путем введения в организм сыворотки, содержащей готовые антитела и антитоксины (вещества, обезвреживающие продукты жизнедеятельности микроорганизмов, вредные для человека) против микробов и их ядов — токсинов. Сыворотки получают от животных, которых иммунизируют соответствующим токсином. Пассивно приобретенный иммунитет сохраняется обычно недолго (не больше месяца), но зато проявляется почти сразу же после введения лечебной сыворотки. Своевременно введенная лечебная сыворотка, содержащая уже готовые антитела, часто обеспечивает успешную борьбу с тяжелой инфекцией (например, с дифтерией, столбняком), которая развивается так быстро, что организм не успевает выработать достаточное количество антител и больной может умереть. После некоторых инфекционных заболеваний иммунитет не вырабатывается, например, ангина, которой можно болеть много раз. Такой иммунитет используют в лечебных и профилактических целях.

4. **Искусственный активный иммунитет** получается путем прививки здоровым людям и животным культур убитых или ослабленных болезнетворных микробов или вирусов, микробных ядов — токсинов (анатоксинов). Введение в организм этих препаратов — *вакцин* — имитирует заболевание в легкой форме и активизирует защитные силы организма, вызывая в нем образование соответствующих антител. Применяется вакцинация детей против кори, коклюша, дифтерии, полиомиелита, туберкулеза, оспы, столбняка, благодаря чему достигнуто значительное снижение числа заболеваний этими тяжелыми болезнями.

5.2.2. Система органов кровообращения

Кровообращение — непрерывное движение крови по замкнутой сердечно-сосудистой системе, обеспечивающее жизненно важные функции организма. Кровь доставляет к клеткам организма кислород, питательные вещества, воду, соли, витамины, гормоны и удаляет из тканей углекислоту, конечные продукты обмена веществ, а также осуществляет обмен газов в легких и тканях тела, поддерживает постоянство температуры тела, обеспечивает гуморальную регуляцию и взаимосвязь органов и систем органов в организме.

Система органов кровообращения состоит из сердца и кровеносных сосудов (артерий, вен, капилляров), пронизывающих все органы и ткани тела.

Сердце (рис. 112) по строению представляет собой полый мышечный орган, имеющий форму конуса, разделенный у человека, как и у млекопитающих, продольной и поперечной перегородками на четыре камеры: *два предсердия и два желудочка* (правая половина сердца полностью отделена от левой). Оно находится в левой половине грудной полости на уровне 2–5 ребер (средостении) и свободно лежит в околосердечной сумке из соединительной ткани (перикард), где постоянно присутствует жидкость, увлажняющая поверхность сердца и обеспечивающая его свободное сокращение.

Основную часть стенок сердца составляет мышечный слой (миокард), покрытый внутренней (эндокард) и наружной (эпикард) оболочками из соединительной ткани и плоского эпителия. Наибольшая толщина стенок в левом желудочке 10–15 мм. Стенки правого желудочка тоньше (5–8 мм), еще тоньше стенки предсердий (2–3 мм).

По структуре сердечная мышца сходна с поперечно-полосатыми мышцами, но отличается от них способностью ритмично сокращаться благодаря импульсам, возникающим в самом сердце независимо от внешних воздействий (**автоматия сердца**). Это связано с особыми волокнами в сердечной мышце, в которых ритмично появляются возбуждения. Эти участки **пейсмекеры**, или **водители ритма**. Таким образом, наряду с волокнами рабочего миокарда, обеспечивающими сокращение предсердий и желудочков, *атипическая мышечная ткань сердца* представлена следующими волокнами, ответственными за возникновение и распространение возбуждения:

синавтриальный узел → атриовентрикулярный узел → правая и левая ножки пучка Гиса → волокна Пуркинье → исполнительные волокна миокарда

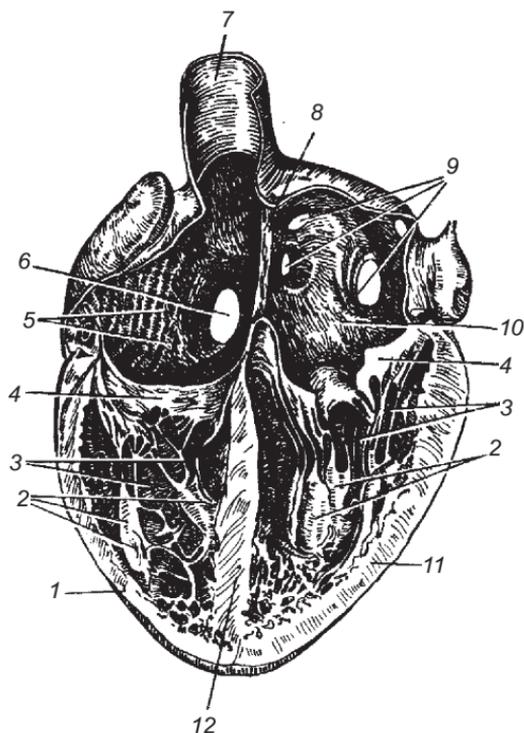


Рис. 112. Строение сердца человека:

1 — мышечная стенка правого желудочка; 2 — сосочковые мышцы, от которых отходят сухожильные нити (3); 4 — сердечный клапан между предсердием и желудочком; 5 — правое предсердие; 6 — отверстие нижней полой вены; 7 — верхняя полая вена; 8 — перегородка между предсердиями; 9 — отверстия легочных вен; 10 — левое предсердие; 11 — мышечная стенка левого желудочка; 12 — перегородка между желудочками

Сердечные клапаны, расположенные у входного и выходного отверстий каждого желудочка, обеспечивают *односторонний* поток крови из предсердий в желудочки, а из них в аорту и в легочную артерию. Клапаны представляют собой складки внутренней оболочки сердца. Клапан между правым предсердием и правым желудочком имеет три створки, а между левым предсердием и левым желудочком — две (митральный клапан). Клапаны открываются в сторону желудочков. Этому способствуют сухожильные нити, которые одним концом прикрепляются к створкам клапанов,

а другим — к сосочковым мышцам, расположенным на стенках желудочков. Во время сокращения желудочков сухожильные нити не дают выворачиваться клапанам в сторону предсердия.

В **правое предсердие** кровь поступает из верхней и нижней полых вен и венечных вен самого сердца, в **левое предсердие** впадают четыре легочные вены. Желудочки дают начало сосудам: правый — легочному стволу (артерии), который делится на две ветви и несет венозную кровь в правое и левое легкое, т.е. в малый круг кровообращения, левый — левой дуге — аорте, по которой артериальная кровь поступает в большой круг кровообращения.

На границе левого желудочка и аорты, правого желудочка и легочного ствола имеются *полулунные клапаны* (по три створки в каждом) в виде трех кармашков, открывающихся по направлению тока крови. Они закрывают просветы аорты и легочного ствола и пропускают кровь из желудочков в сосуды, но препятствуют обратному току крови из сосудов в желудочки.

Работа сердца. Сердце сокращается ритмично около 60–80 раз/мин в состоянии покоя организма или 1 раз в 0,8 с. Более половины этого времени оно отдыхает — расслабляется. Непрерывная деятельность сердца — **сердечный цикл** — период от одного сокращения предсердий до другого — складывается из 3 фаз и длится 0,8 с:

- *сокращение предсердий* (систола, 0,1 с);
- *сокращение желудочков* (систола, 0,3 с);
- *общее одновременное расслабление предсердий и желудочков, пауза* (диастола, 0,4 с).

В последней фазе оба предсердия заполняются кровью из вен и она свободно проходит в желудочки. Поступившая в желудочки кровь давит на клапаны предсердий с нижней стороны, и они закрываются. При сокращении обоих желудочков в их полостях нарастает давление крови и она поступает в аорту и легочную артерию (в большой и малый круг кровообращения). После сокращения желудочков наступает их расслабление. За паузой следует сокращение предсердий, затем желудочков и т. д.

Если частота сердечных сокращений увеличивается, время каждого цикла уменьшается. Это происходит в основном за счет укорочения общей паузы сердца. При каждом сокращении оба желудочка выбрасывают в аорту и легочную артерию одинаковое количество крови (в среднем около 70 мл), которое называется **ударным объемом крови**.

Сердечная мышца, величиной с кулак и весом около 300 г, непрерывно работая в течение десятилетий, сокращается около 100 000 раз/сут и перекачивает при этом около 10 000 л крови. Такая высокая работоспособность обусловлена усиленным кровоснабжением сердца и высоким уровнем происходящих в нем процессов обмена веществ.

Нервная и гуморальная регуляция деятельности сердца согласует его работу с потребностями организма в каждый данный момент независимо от нашей воли. Работа сердца регулируется нервной системой в зависимости от воздействия внутренней и внешней среды: концентрации ионов калия и кальция, гормона щитовидной железы, состояния покоя или физической работы, эмоционального напряжения.

Сердце, как и все внутренние органы, *иннервируется вегетативной нервной системой*. Нервы симпатического отдела увеличивают частоту и силу сокращений сердечной мышцы (например, при физической работе). В условиях покоя (во время сна) сердечные сокращения становятся слабее под влиянием парасимпатических (блуждающих) нервов.

Деятельность сердца находится также под влиянием *гуморальной регуляции*. Так, адреналин, вырабатываемый надпочечниками, глюкагон, тироксин, оказывают на сердце стимулирующее действие, как и симпатические нервы. Значительный эффект на работу сердца оказывает изменение содержания в крови калия и кальция. Повышение содержания кальция увеличивает силу сокращений, повышает возбудимость и проводимость сердца. Ацетилхолин и ионы калия вызывают прямо противоположное действие (тормозят работу сердца так же, как и парасимпатические (блуждающие) нервы).

Артерии — сосуды, по которым кровь течет от сердца к органам. Самый крупный из них — *аорта*. Она берет начало от левого желудочка и разветвляется на артерии. Распределяются артерии в соответствии с двусторонней симметрией тела: в каждой половине есть сонная артерия, подключичная, подвздошная, бедренная и т. д. От них отходят ветви к костям, мышцам, суставам, внутренним органам.

Стенки артерий довольно толстые и состоят из трех слоев:

- наружного соединительнотканного;
- среднего, содержащего эластические волокна, гладкомышечного с наибольшей толщиной;
- внутреннего, образованного одним слоем плоских эндотелиальных клеток.

В органах артерии ветвятся на сосуды более мелкого диаметра. Самые мелкие из артерий — *артериолы* в свою очередь распадаются на капилляры.

Капилляры — самые тонкие кровеносные сосуды в организме человека. Их диаметр составляет 4–20 мкм. Наиболее густая сеть капилляров в мышцах, где на 1 мм² ткани их насчитывается более 2 000. Кровь по ним движется гораздо медленнее, чем в аорте. Стенки капилляров состоят только из одного слоя плоских клеток — *эндотелия*. Стенка капилляров настолько тонка (ее толщина не превышает 5 мкм), что через нее легко проникают различные вещества из крови в ткани и из тканей в кровь (происходит обмен веществ между кровью и тканями). Перемещаясь по капиллярам, артериальная кровь постепенно превращается в венозную, поступающую в вены.

Вены — более крупные сосуды, по которым кровь оттекает от органов и тканей и возвращается к сердцу. Стенка вен, как и артерий, *трехслойная*, но средний слой содержит гораздо меньше мышечных и эластических волокон, чем в артериях. Внутренняя стенка вен образует карманоподобные *клапаны*, расположенные по направлению тока крови и способствующие ее продвижению к сердцу. Таким образом, *движение крови в венах* обусловлено следующими факторами:

- 1) сокращением мышц, сдавливающих стенки сосудов;
- 2) наличием клапанов, препятствующих обратному току крови;
- 3) наличием дыхательного насоса (при вдохе снижается давление в грудной клетке, что обеспечивает поступление крови в верхнюю полую вену из соседних сосудов);
- 4) присасывающим действием сердца.

Распределение вен также соответствует двусторонней симметрии тела: каждая сторона имеет по одной крупной вене. От нижних конечностей венозная кровь собирается в бедренные вены, которые объединяются в более крупные подвздошные, дающие начало нижней полой вене. От головы и шеи венозная кровь оттекает по двум яремным венам, по одной с каждой стороны, а от верхних конечностей — по подключичным венам; последние, сливаясь с яремными венами, образуют безымянную вену на каждой стороне, которые соединяются в верхнюю полую вену.

Кровь от кишечника и желудка оттекает к печени, образуя систему воротной вены, и в составе печеночной вены поступает в нижнюю полую вену.

У человека и млекопитающих кровь проходит по замкнутой сердечно-сосудистой системе: все артерии, вены и капилляры в организме объединяются в большой и малый круги кровообращения.

Большой круг кровообращения начинается в левом желудочке и заканчивается в правом предсердии. Из левого желудочка отходит аорта, которая направляется вверх и влево, образуя дугу, а затем — вниз вдоль позвоночника. От дуги аорты ответвляются артерии меньшего диаметра, которые направляются в соответствующие отделы. От луковицы аорты отходят также венечные артерии, питающие сердце. Часть аорты, находящаяся в грудной клетке, называется *грудной аортой*, а часть ее, расположенная в брюшной полости, — *брюшной*. От брюшной аорты сосуды отходят к внутренним органам. В поясничном отделе брюшная аорта разветвляется на подвздошные артерии, которые разделяются на более мелкие артерии нижних конечностей.

Малый круг кровообращения начинается в правом желудочке и заканчивается в левом предсердии. Из правого желудочка выходит легочный ствол, несущий венозную кровь в легкие. Здесь легочные артерии распадаются на сосуды более мелкого диаметра, переходящие в капилляры. Кровь, насыщенная кислородом, оттекает по четырем легочным венам в левое предсердие.

Движение крови по сосудам. Пульс — ритмические колебания диаметра артериальных сосудов, возникающие при каждом сокращении сердца (легко прощупывается в местах, где артерии лежат на поверхности (лучевая артерия)).

Кровь из желудочков выбрасывается порциями, а *непрерывность* ее течения обеспечивается **эластичностью** стенок артерий. В момент сокращения желудочков сердца, стенки артерий растягиваются, а затем возвращаются в исходное состояние. Благодаря этому кровь продвигается вперед. По пульсу легко определить количество сокращений сердца в 1 мин. У взрослого здорового человека в состоянии покоя частота пульса равна 60–70 уд./мин (соответствует частоте сердечных сокращений). При различных заболеваниях сердца возможна аритмия — перебои пульса.

Скорость распространения пульсовой волны около 10 м/с. С наибольшей скоростью кровь течет в аорте — около 0,5 м/с, в дальнейшем скорость движения падает, и в артериях достигает 0,25 м/с, а в капиллярах — около 0,5 мм/с. Медленное течение крови в капиллярах и большая их протяженность способствуют обмену веществ. Благодаря небольшой скорости течения в капиллярах кровь успевает отдать кислород и питательные вещества тканям и принять продукты их жизнедеятельности. Замедление тока крови в

капиллярах объясняется тем, что их количество огромно (около 40 млрд) и, несмотря на микроскопические размеры, их суммарный просвет в 800 раз больше просвета аорты. В венах, с их укрупнением по мере приближения к сердцу, суммарный просвет кровяного русла уменьшается и скорость тока крови увеличивается.

Кровяное давление. Кровь движется по сосудам благодаря ритмичной работе сердца. При выбрасывании очередной порции крови из сердца в аорту и легочную артерию в них создается высокое давление. Во время сокращения желудочков кровь под давлением нагнетается в аорту и легочный ствол. Здесь развивается самое высокое давление — 150 мм рт. ст. По мере продвижения крови по артериям давление понижается до 120 мм рт. ст., а в капиллярах — до 22 мм рт. ст. Самое низкое давление в венах (в крупных венах оно ниже атмосферного).

Кровяное давление повышается, когда сердце, сокращаясь чаще и сильнее, выбрасывает в аорту больше крови, а также при сужении артерий. Если артерии расширяются, кровяное давление падает. На величину кровяного давления влияют количество циркулирующей крови и ее вязкость. По мере удаления от сердца давление крови уменьшается и становится наименьшим в венах. Разность между высоким давлением крови в аорте и легочной артерии и низким давлением в полых и легочных венах обеспечивает непрерывный ток крови по всему кругу кровообращения.

Таким образом, у здоровых молодых людей в состоянии покоя максимальное кровяное давление составляет в норме 120 мм рт. ст., а минимальное — 70–80 мм. Стойкое повышение кровяного давления в состоянии покоя называется *гипертонией*, а его понижение — *гипотонией*.

Движение крови по сосудам регулируется **нервно-гуморальными** факторами. Импульсы, посылаемые по нервным окончаниям, могут вызывать или сужение, или расширение просвета сосудов. К гладкой мускулатуре стенок сосудов подходят два вида сосудодвигательных нервов: сосудорасширяющие и сосудосуживающие. Импульсы, идущие по этим нервным волокнам, возникают в сосудодвигательном центре продолговатого мозга.

При обычном состоянии организма стенки артерии несколько напряжены и их просвет сужен. Из сосудодвигательного центра по сосудодвигательным нервам непрерывно поступают импульсы, которые и обуславливают постоянный тонус. Нервные окончания в стенках сосудов реагируют на изменения давления и химического

состава крови, вызывая в них возбуждение. Это возбуждение поступает в центральную нервную систему, результатом чего служит рефлекторное изменение деятельности сердечно-сосудистой системы.

Таким образом, увеличение и уменьшение диаметров сосудов происходит рефлекторным путем, но тот же эффект может возникнуть и под влиянием гуморальных факторов — химических веществ, которые находятся в крови и поступают сюда с пищей и из различных внутренних органов. Среди них имеют значение сосудорасширяющие и сосудосуживающие.

Например, гормон гипофиза — вазопрессин, гормон щитовидной железы — тироксин, гормон надпочечников — адреналин суживают сосуды, усиливают все функции сердца, а гистамин, образующийся в стенках пищеварительного тракта и любом работающем органе, действует противоположно: расширяет капилляры, не действуя на остальные сосуды.

Расширение и сужение сосудов в различных органах существенно влияет на перераспределение крови в организме. В работающий орган, где сосуды расширены, крови направляется больше, в неработающий — меньше.

Депонирующими кровью органами служат селезенка, печень, подкожная жировая клетчатка. В случае кровопотери кровь из этих органов поступает в общий кровоток, что позволяет поддерживать кровяное давление.

Лимфообращение — движение лимфы по сосудам.

Лимфатическая система способствует дополнительному *оттоку жидкости из органов*, осуществляет транспорт всасывающихся в желудочно-кишечном тракте питательных веществ, удаление продуктов жизнедеятельности, участвует в иммунных реакциях.

Стенки лимфатических сосудов тонкие и, подобно венам, имеют клапаны. Движение лимфы очень медленное (0,3 мм/мин) и происходит благодаря сокращению мышц тела и стенок лимфатических сосудов. Лимфа движется только в одном направлении — от органов к сердцу. Лимфатические капилляры переходят в более крупные лимфатические сосуды, которые собираются в правый и левый грудные и шейные лимфатические протоки, впадающие в крупные подключичные вены.

По ходу лимфатических сосудов располагаются лимфатические узлы: в паху, подколенной и подмышечной впадинах, под нижней челюстью. В состав лимфатических узлов входят клетки,

обладающие фагоцитарной активностью. Клетки лимфатических узлов участвуют в образовании антител и лимфоцитов. Важное значение в выработке иммунитета имеют миндалины (лимфоидные скопления в области зева) и лимфатические узлы пищеварительного канала.

5.3. ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Дыхание — совокупность процессов газообмена между организмом и окружающей средой, обеспечивающих поступление в организм кислорода, использование его в биологическом окислении органических веществ и удаление из организма углекислого газа, образовавшегося в процессе обмена веществ.

Важнейший механизм газообмена у животных и человека — **диффузия**. При диффузии молекулы перемещаются из области высокой концентрации в область низкой за счет их собственной кинетической энергии. Однако перемещаться путем диффузии молекулы могут лишь на малые расстояния (до 1 мм). При переносе веществ на большие расстояния в организме животных используются различные *системы вентиляции и транспорта газов*.

Перенос кислорода из окружающей среды к клеткам, где он вступает в химические реакции, включает ряд стадий:

- 1) вентиляцию легких (доставка кислорода в альвеолы);
- 2) диффузию кислорода из альвеол в кровь легочных капилляров;
- 3) перенос его кровью к капиллярам тканей;
- 4) диффузию из капилляров в окружающие ткани.

1-я, 2-я стадии — **легочное (внешнее) дыхание**, а 3-я — **тканевое**. В результате биологического окисления в клетках освобождается энергия для жизнедеятельности организма.

Обмен газов между кровью и воздухом осуществляется дыхательной системой, включающей **воздухоносные пути и легкие** (рис. 113).

Органы дыхания — носовая полость, глотка, гортань, трахея, бронхи и легкие — обеспечивают циркуляцию воздуха и газообмен.

Воздух через наружные отверстия (ноздри) поступает в полость носа. **Носовая полость** делится костно-хрящевой перегородкой на две половины. Ее внутреннюю поверхность образуют три извилистых носовых хода. По ним воздух, поступающий через ноздри, проходит в **носоглотку**.

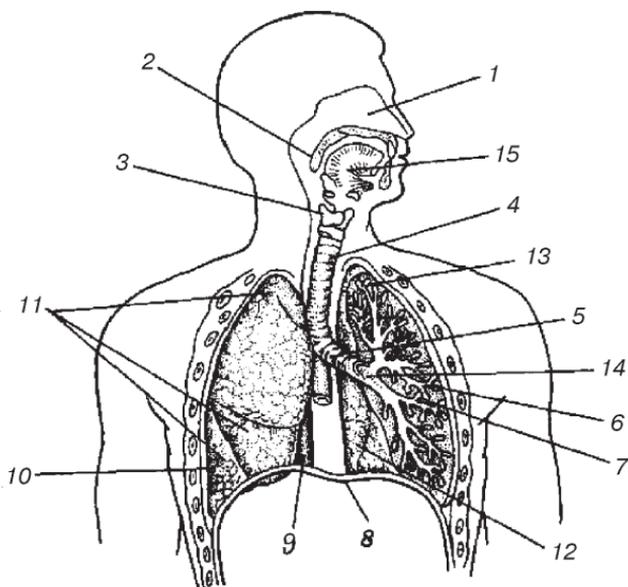


Рис. 113. Строение органов дыхания человека:

1 — носовая полость; 2 — мягкое небо; 3 — гортань; 4 — трахея; 5 — левый главный бронх; 6 — бронхиола; 7 — альвеолы; 8 — диафрагма; 9 — пристенная плевра; 10 — легочная плевра; 11 — три доли правого легкого; 12 — сердечная вырезка; 13 — верхушка легкого; 14 — корень легкого; 15 — язык

Многочисленные железы, расположенные в слизистой оболочке, выделяют слизь, которая увлажняет вдыхаемый воздух. Обильное кровоснабжение слизистой оболочки согревает воздух. На влажной поверхности слизистой оболочки задерживаются находящиеся во вдыхаемом воздухе пылинки и микробы, которые обезвреживаются слизью и лейкоцитами. Слизистая оболочка дыхательных путей выстлана мерцательным эпителием, клетки которого имеют на внешней поверхности тончайшие выросты — реснички, способные сокращаться. Сокращение ресничек совершается ритмически и направлено в сторону выхода из носовой полости. При этом слизь и прилипшие к ней пылинки и микробы выносятся наружу из носовой полости.

В верхней части носовой полости находятся окончания обонятельного нерва, воспринимающие различные запахи.

Через **носоглотку** воздух проходит в гортань. **Гортань** служит для проведения воздуха из глотки в трахею и совместно с ротовой полостью является органом звукообразования и членораздельной речи. *Гортань* — полый орган, стенки которого образованы парными и непарными хрящами (щитовидный, перстневидный, два черпаловидных и надгортанник), соединяющимися связками, суставами, мышцами, и подъязычной костью. Между передним и задним хрящами (от отростков черпаловидных хрящей и внутренней поверхности щитовидного хряща) натянута голосовая связка, образующая голосовую щель. Одни из мышц гортани при сокращении суживают щель, а другие — расширяют.

Звук голоса возникает в результате колебания голосовых связок при выдыхании воздуха. Оттенки голоса, его тембр зависят от длины голосовых связок и от системы резонаторов, которую составляют полости гортани, глотки, рта, носа и его придаточных пазух. В воспроизведении членораздельной речи, кроме голосовых связок, также принимают участие язык, губы, щеки, мягкое небо, надгортанник.

На уровне 6–7-го шейных позвонков гортань переходит в трахею.

Трахея, или дыхательное горло, является продолжением гортани и представляет собой трубку длиной 9–11 см и диаметром 15–18 мм. Трахея состоит из хрящевых полуколец, препятствующих спадению ее стенок, соединенных связками. Эти полукольца сзади объединены между собой соединительнотканной перепонкой с переплетающимися гладкими мышечными волокнами и прилегают к пищеводу.

Нижний конец трахеи делится на два главных **bronха**, которые затем многократно ветвятся, входят в правое и левое легкие, образуя в легких «бронхиальное дерево». Стенка крупных бронхов содержит неполные хрящевые кольца, их просвет всегда открыт. Стенки малых бронхов хрящей не имеют и состоят из эластических и гладкомышечных волокон.

Конечные самые тонкие бронхиальные веточки — *бронхиолы* переходят в альвеолярные ходы, на стенках которых находятся многочисленные тонкостенные выпячивания, *крохотные легочные пузырьки* — **альвеолы**, диаметром 0,15–0,25 мм и глубиной 0,06–0,3 мм, заполненные воздухом, оплетенные густой сетью капилляров. Между стенками альвеол и капилляров происходит газообмен.

Стенки альвеол выстланы однослойным плоским эпителием, покрытым тонкой пленкой вещества — *сурфактантом* — слоем белков, фосфолипидов и гликопротеидов, основная функция которо-

го: поддержание поверхностного натяжения стенки альвеолы, ее способности к растягиванию при вдохе и противодействие спадению при выдохе. Сурфактант обладает также бактерицидными свойствами.

Легкие занимают почти весь объем грудной полости и представляют собой упругие губчатые органы. В центральной части легкого располагаются ворота, куда входят бронх, легочная артерия, нервы, а выходят легочные вены. Правое легкое делится бороздами на три доли, левое — на две. Снаружи легкие покрыты плеврой, которая состоит из двух листков: внутреннего, покрывающего легкое, и наружного, выстилающего внутреннюю полость грудной клетки. Между этими листками находится замкнутая плевральная полость с небольшим количеством жидкости. Жидкость уменьшает трение листков при дыхательных движениях легких.

Газообмен в легких и тканях (рис. 114). Вдыхаемый атмосферный воздух содержит около 79% азота, 21% кислорода и 0,03% диоксида углерода. В основе газообмена лежит разность концентрации газов: концентрация кислорода в поступившем в альвеолы

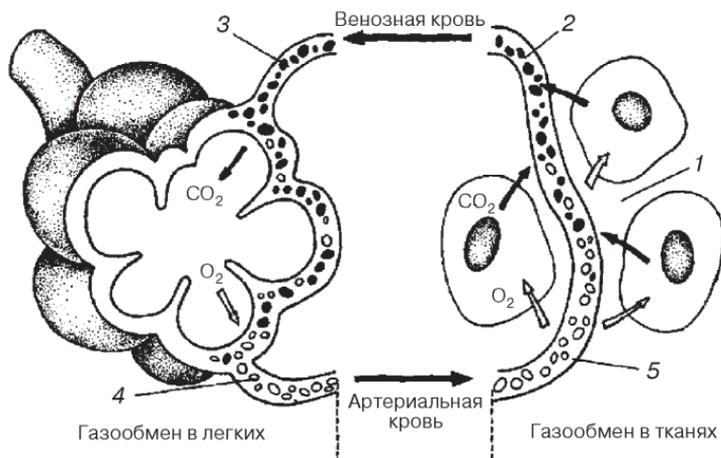


Рис. 114. Молекулярный механизм газообмена в организме:

диффузия газов (O_2 , CO_2) из области более высокой концентрации в область более низкой концентрации (между кровью и тканями): 1 — тканевая жидкость; 2 — капилляр с венозной кровью; 3 — капилляр с венозной кровью в альвеолах легких; 4 — капилляр с артериальной кровью в альвеолах легких; 5 — капилляр с артериальной кровью в тканях тела

воздухе выше, чем в легочных капиллярах (его парциальное давление в альвеолах составляет 100 мм рт. ст., а в капиллярах — 40 мм рт. ст.). Поэтому кислород из альвеол диффундирует через стенки кровеносных капилляров в кровь, насыщает ее и проникает в эритроциты, где вступает в непрочное соединение с гемоглобином, образуя *оксигемоглобин*. При взаимодействии гемоглобина с кислородом концентрация свободного кислорода в плазме понижается, что способствует диффузии новых порций кислорода из альвеол и полному насыщению гемоглобина кислородом.

Теоретически 1 г гемоглобина может связать 1,39 мл кислорода. Однако часть гемоглобина находится в неактивном состоянии и реально связывается 1,34 мл кислорода. Поскольку в 1 л крови содержится в среднем 150 г гемоглобина (158 г у мужчин и 140 г у женщин), то в указанном объеме находится 0,2 л кислорода — **кислородная емкость крови**. При уменьшении парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе и снижении концентрации его в плазме крови количество оксигемоглобина падает.

Кровь, насыщенная кислородом, становится артериальной и через легочные вены поступает в левое предсердие. **Обмен газов в тканях** осуществляется в капиллярах по тому же принципу, что и в легких. Кислород из тканевых капилляров, где его концентрация высока, переходит в тканевую жидкость с более низкой концентрацией кислорода. Из тканевой жидкости он проникает в клетки и сразу же вступает в реакции окисления, поэтому в клетках практически нет свободного кислорода.

Диоксид углерода по тем же законам поступает из клеток, через тканевую жидкость, в капилляры. Выделяющийся углекислый газ способствует диссоциации оксигемоглобина и сам вступает в соединение с гемоглобином, образуя *карбоксигемоглобин*, транспортируется в легкие и выделяется в атмосферу. В оттекающей от органов венозной крови углекислый газ находится как в связанном, так и в растворенном состоянии в виде угольной кислоты, которая в капиллярах легких легко распадается на воду и углекислый газ. Угольная кислота может также вступать в соединения с солями плазмы, образуя бикарбонаты.

В легких, куда поступает венозная кровь, кислород снова насыщает кровь, а углекислый газ из зоны высокой концентрации (легочных капилляров) переходит в зону низкой концентрации (альвеол).

Для нормального газообмена воздух в легких должен постоянно сменяться, что достигается ритмическими актами вдоха и выдоха, за счет движений межреберных мышц и диафрагмы.

Вентиляция легких. *Жизненная емкость легких* состоит из дыхательного объема, резервного объема вдоха и резервного объема выдоха.

Дыхательный объем — количество воздуха, поступающего в легкие при каждом спокойном вдохе и выходящего при спокойном выдохе. У взрослого человека в покое он равен примерно 500 см^3 .

Легочная вентиляция — количество воздуха, проходящего за одну минуту через легкие, или произведение дыхательного объема на число дыхательных движений (14–15 в 1 мин). В покое у взрослого человека она составляет около 7 л воздуха в мин.

Если после спокойного вдоха сделан усиленный глубокий дополнительный вдох, то в легкие может поступить еще $1\,500 \text{ см}^3$ воздуха, который составляет **резервный объем вдоха**.

После спокойного выдоха можно при максимальном напряжении выдохнуть еще $1\,500 \text{ см}^3$ воздуха — **резервный объем выдоха**.

Таким образом, наибольшее количество воздуха, которое человек может выдохнуть после самого глубокого вдоха, равно около $3\,500$ – $4\,500 \text{ см}^3$ и составляет **жизненную емкость легких**. Она больше у спортсменов (пловцов, гребцов) и может достигать 8 л, чем у нетренированных людей, и зависит от степени развития грудной клетки, пола и возраста. С возрастом жизненная емкость легких уменьшается вследствие снижения эластичности легких и подвижности грудной клетки. Под влиянием курения жизненная емкость легких снижается.

Легкие не спадают даже после максимального выдоха, так как в них еще остается $1\,000$ – $1\,500 \text{ см}^3$ воздуха — **остаточный объем**.

Дыхательные движения, т.е. попеременное увеличение и уменьшение объема грудной клетки, обусловленное ритмическими сокращениями дыхательных мышц, осуществляют вдох и выдох — поступление и удаление из легких воздуха — вентиляцию легких. При вдохе межреберные мышцы сокращаются и приподнимают ребра, а диафрагма, сокращаясь, становится менее выпуклой, в результате объем грудной клетки увеличивается, легкие расширяются, давление воздуха в них становится ниже атмосферного и воздух устремляется в легкие — происходит спокойный вдох. При глубоком вдохе, кроме межреберных мышц и диафрагмы, одновременно сокращаются мышцы груди и плечевого пояса. При выдохе межреберные мышцы и диафрагма расслабляются, ребра опускаются, выпуклость диафрагмы увеличивается, в результате объем грудной клетки уменьшается, легкие сжимаются, давление в них становится выше атмосферного, и воздух устремляется

из легких — происходит спокойный выдох. Глубокий выдох обусловлен сокращением межреберных выдыхательных и брюшных мышц.

Нервная и гуморальная регуляция дыхания. Согласованность, координация, ритмичность сокращений и расслаблений дыхательных мышц обусловлены поступающими к ним по нервам импульсами от дыхательного центра продолговатого мозга (центра вдоха и выдоха).

Нервные механизмы саморегуляции дыхания проявляются в том, что вдох рефлекторно вызывает выдох, а выдох — вдох. Это происходит потому, что во время вдоха, при растяжении легочной ткани в рецепторах, находящихся в ней, возникает возбуждение, которое передается продолговатому мозгу и вызывает торможение центра дыхания. Сокращение дыхательных мышц прекращается, они расслабляются, и происходит выдох. При выдохе поток импульсов от рецепторов прекращается, дыхательный центр растормаживается, и наступает вдох.

Гуморальная регуляция дыхания состоит в том, что повышение концентрации углекислого газа в крови возбуждает дыхательный центр — частота и глубина дыхания увеличиваются. Низкое содержание углекислого газа в крови вызывает торможение дыхательного центра — частота и глубина дыхания уменьшаются.

В регуляции дыхания принимают участие и оказывают влияние на его параметры величины рН и концентрации кислорода, действующие на хеморецепторы, находящиеся в нервных ганглиях стенок сосудов, в частности, в стенке дуги аорты. Импульсы от этих ганглиев поступают в дыхательные центры по волокнам блуждающего нерва.

5.4. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварение — процесс механической обработки пищи в пищеварительном канале и расщепления ферментами питательных веществ на более простые молекулы, усваиваемые организмом. При поступлении в организм пища подвергается механической и химической обработке. Эти процессы происходят в органах пищеварения (рис. 115).

В **пищеварительной системе** различают пищеварительный канал (состоит из пищевода, желудка, кишечника) и сообщающиеся с ним выводными протоками пищеварительные железы (слюнные, желудочные, кишечные, поджелудочная и печень). Расщепление

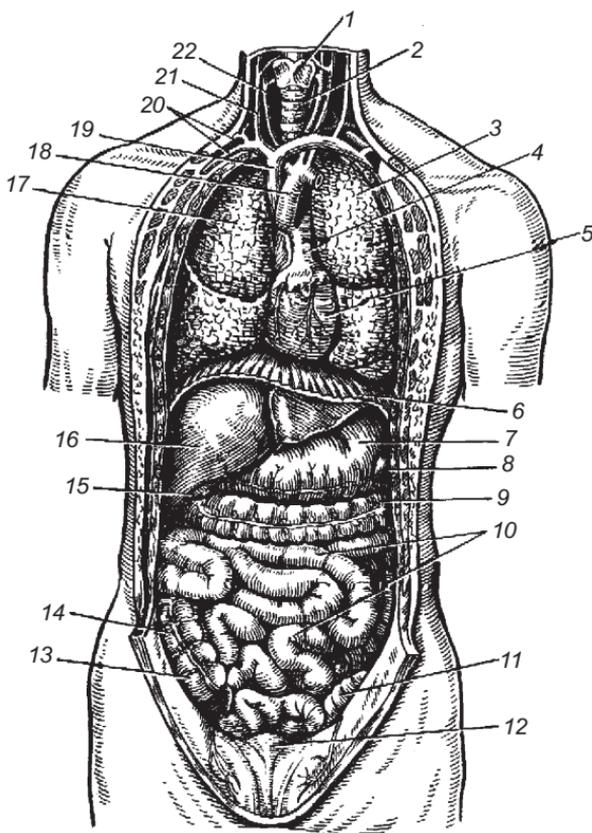


Рис. 115. Расположение внутренних органов человека:

1 — гортань; 2 — трахея; 3 — левое легкое; 4 — легочный ствол; 5 — сердце; 6 — диафрагма; 7 — желудок; 8 — селезенка; 9 — поперечная ободочная кишка; 10 — тонкая кишка; 11 — сигмовидная ободочная кишка; 12 — мочевой пузырь; 13 — слепая кишка; 14 — восходящая ободочная кишка; 15 — желчный пузырь; 16 — печень; 17 — правое легкое; 18 — восходящая аорта; 19 — верхняя полая вена; 20 — подключичная артерия и вена; 21 — внутренняя яремная вена; 22 — общая сонная артерия

пищи невозможно без ферментов, вырабатываемых пищеварительными железами. Каждый фермент действует при определенных условиях, лучше всего при температуре 38–40 °С. Ее повышение подавляет активность, а иногда и разрушает фермент. На ферменты оказывает влияние и химическая среда: одни из них активны

только в кислой среде (например, пепсин), другие — в щелочной (птиалин и ферменты сока поджелудочной железы).

Пищеварительный канал у человека имеет длину около 8–10 м, и на всем протяжении он образует расширения — полости и сужения. Стенка пищеварительного канала *состоит из 3-х слоев*.

1. **Внутренний слой** представлен слизистым и подслизистым слоями. Клетки слизистого слоя поверхностные, обращены в просвет канала, вырабатывают слизь, а в расположенном под ним подслизистом слое залегают пищеварительные железы. Внутренний слой богат кровеносными и лимфатическими сосудами.

2. **Средний слой** включает гладкую мускулатуру, которая, сокращаясь, передвигает пищу по пищеварительному каналу.

3. **Наружный слой** состоит из соединительной ткани, образующей серозную оболочку, к которой прикрепляется брыжейка.

Пищеварительный канал подразделяют на следующие **отделы**: ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкий (двенадцатиперстная, тощая, подвздошная кишка) и толстый кишечник (слепая, ободочная, прямая кишка).

Ротовая полость снизу ограничена дном, образованным мышцами, спереди и снаружи — зубами и деснами, сверху — твердым и мягким небом. Задний отдел мягкого неба выпячивается в виде язычка. Сзади и по бокам ротовой полости мягкое небо формирует складки — небные дужки, между которыми лежат небные миндалины. Миндалины есть у корня языка и в носоглотке, в совокупности они образуют лимфоидное глоточное кольцо, где частично задерживаются проникающие с пищей микробы.

В полости рта находится **язык**, состоящий из поперечно-полосатой мышечной ткани, покрытой слизистой оболочкой. В этом органе различают корень, тело и кончик. На его поверхности расположены нитевидные, грибовидные и листовидные сосочки, в которых оканчиваются вкусовые рецепторы. Рецепторы корня языка воспринимают горький вкус, кончика — сладкий, а боковых поверхностей — кислый и соленый. У человека язык вместе с губами и челюстями выполняет функцию устной речи.

В ячейках верхней и нижней челюстей находятся **зубы**, механически перерабатывающие пищу. У взрослого человека 32 зуба, они дифференцированы: в каждой половине челюсти имеются 2 резца, 1 клык, 2 малых коренных и 3 больших коренных зуба. В зубе выделяют коронку, шейку и корень.

Часть зуба, выступающая на поверхность челюсти над десной, называется *коронкой*. Она состоит из дентина — вещества, близ-

кого к кости, и покрыта эмалью, обладающей значительно большей плотностью, чем дентин. Эмаль защищает зуб от разрушения. При появлении в эмали трещины в мякоть зуба могут проникнуть микробы. Суженая часть зуба, лежащая на границе между коронкой и корнем, окруженная десной, называется *шейкой*. Часть зуба, находящаяся в лунке, сидящая в ячейке челюсти — *корень*, как и шейка, состоит из дентина и с поверхности покрыт веществом, напоминающим кость, — цементом. Внутри зуба имеется полость, заполненная рыхлой соединительной тканью с нервами и кровеносными сосудами, входящими в зуб через отверстие на верхушке корня, и образующими *пульпу*.

Слизистая оболочка рта богата железами, выделяющими слюзу. В ротовую полость открываются протоки 3-х пар крупных *слюнных желез*: околоушной, подъязычных, подчелюстных и множества мелких. Слюна на 98–99% состоит из воды; из органических веществ в ней содержатся белок муцин и ферменты пталин и мальтаза.

Ротовая полость сзади переходит в воронкообразную *глотку*, соединяющую рот с пищеводом. В глотке перекрещиваются пищеварительные и дыхательные пути. Акт глотания происходит в результате сокращения поперечно-полосатых мышц, и пища попадает в *пищевод* — мышечную трубку длиной около 25 см. Пищевод проходит через диафрагму и на уровне 11-го грудного позвонка открывается в желудок.

Желудок — мешкообразный сильно расширенный отдел пищеварительного канала емкостью около 2–3 л, расположенный в верхней части брюшной полости под диафрагмой.

В желудке выделяют входную и выходную части, дно, тело, а также большую и малую кривизну. Слизистая оболочка складчатая, что при заполнении пищей позволяет желудку растягиваться. В средней части желудка (в его теле) находятся железы. Они образованы тремя видами клеток, которые выделяют либо *ферменты (главные клетки)*, либо *соляную кислоту (обкладочные клетки)*, либо *слизь, содержащую муцин (добавочные клетки)*. На выходной части желудка железы, выделяющие кислоту, отсутствуют. Выходное отверстие замыкается сильной запирающей мышцей — *сфинктером*.

В слизистой оболочке желудка расположено около 14 млн желез, выделяющих *желудочный сок*. За сутки у человека отделяется от 1,5 до 2,5 л желудочного сока, содержащего 0,5% соляной кислоты, ферменты — расщепляющие белки до пептидов (пепсин),

створаживающие молоко (химозин), расщепляющие жиры (липаза), слизь. Соляная кислота создает кислую реакцию желудочного сока, переводит в активное состояние ферменты, которые расщепляют белки, вызывают набухание и денатурацию белков, способствуют створаживанию молока, оказывает бактерицидное действие, участвует в регуляции пищеварения.

Пища из желудка поступает в **тонкий кишечник** длиной 5–7 м. Его начальный отдел — двенадцатиперстная кишка переходит в тощую и подвздошную кишку. **Двенадцатиперстная кишка** (около 25 см) имеет форму подковы, в нее открываются протоки печени и поджелудочной железы.

Печень — самая крупная железа пищеварительного тракта. Она состоит из двух неравных долей и располагается в брюшной полости, справа под диафрагмой; левая доля печени прикрывает большую часть желудка. Вся венозная кровь от кишечника, желудка, селезенки и поджелудочной железы поступает в печень через воротную вену. Здесь кровь освобождается от вредных продуктов (детоксикация). На нижней поверхности печени расположен **желчный пузырь** — резервуар, в котором скапливается желчь, вырабатываемая печенью.

Основную массу печени составляют *эпителиальные (железистые) клетки*, продуцирующие желчь, которая поступает в печеночный проток, соединяющийся с протоком желчного пузыря, и образующий общий желчный проток, открывающийся в двенадцатиперстную кишку. Желчь вырабатывается непрерывно, но когда пищеварения не происходит, она накапливается в желчном пузыре. В момент пищеварения она поступает в двенадцатиперстную кишку. Цвет желчи желто-бурый, обусловлен пигментом билирубином, образующимся в результате распада гемоглобина. Желчь горькая на вкус, содержит 90% воды и 10% органических и минеральных веществ.

В сутки у человека образуется около 1 л желчи. Она активирует ферменты поджелудочного и кишечного соков, дробит жиры на мельчайшие капли, увеличивая поверхность взаимодействия с ферментами. *Желчь* повышает растворимость жирных кислот, что облегчает их всасывание, стимулирует перистальтику кишок и задерживает гнилостные процессы в кишечнике.

В печени имеются также звездчатой формы *клетки, обладающие фагоцитарными свойствами*. Таким образом, *функции печени* многообразны.

1. **Выработка желчи для пищеварения.**
2. **Метаболическая функция печени:**

• *Обмен углеводов* — накопление в клетках печени гликогена (животного крахмала), который здесь же может расщепляться до глюкозы. Печень регулирует поступление глюкозы в кровь, тем самым, поддерживая концентрацию сахара на постоянном уровне.

• *Обмен белков* — расщепление аминокислот с образованием аммиака, превращающегося здесь в мочевины. Синтез в печени белков фибриногена и протромбина, участвующих в свертывании крови.

• *Обмен липидов* (синтез липопротеидов — транспортных форм липидов).

3. Фагоцитоз и детоксикация (барьерная функция) — обезвреживание печенью некоторых ядовитых веществ, образующихся в результате гниения белков и поступающих с током крови из толстого кишечника (продуктов всасывания и обмена веществ).

Поджелудочная железа вырабатывает поджелудочный (панкреатический) сок, поступающий в двенадцатиперстную кишку. Сок имеет щелочную реакцию и содержит ряд ферментов, участвующих в расщеплении белков, жиров, углеводов, нуклеиновых кислот (трипсин, липаза, амилаза, мальтаза, нуклеаза).

Тонкая кишка образует в брюшной полости много петель. Слизистая стенка тонкой кишки содержит много трубчатых желез, выделяющих кишечный сок, и покрыта тончайшими пальцевидными выростами — *ворсинками* (2–3 тыс./см²). Их общее количество достигает 4 млн, высота ворсинок около 1 мм. Поверхность ворсинки покрыта однослойным эпителием; в центре ее проходят лимфатический сосуд и артерия, распадающиеся на капилляры. Мембраны клеток, образующих поверхность ворсинок, формируют микроворсинки.

Значительная длина, складчатость тонкого кишечника, наличие ворсинок и микроворсинок увеличивают площадь всасывающей поверхности этого отдела (совместная всасывающая поверхность (примерно 200 м²) равна по площади теннисному корту).

Благодаря мышечным волокнам и нервным разветвлениям ворсинка способна сокращаться. Это осуществляется рефлекторно в ответ на соприкосновение с пищевой кашицей и усиливает циркуляцию лимфы и крови в период пищеварения и всасывания.

Тощая и подвздошная кишки с их ворсинками — основное место всасывания питательных веществ.

Толстая кишка имеет сравнительно небольшую длину — около 1,5–2 м, начинается *слепой кишкой*, имеющей червеобразный отросток — *аппендикс*, продолжается *ободочной кишкой* и заканчивается *прямой кишкой*. Слизистая оболочка толстого кишечника имеет полулунные складки, но ворсинок в ней нет. Брюшина,

покрывающая толстую кишку, имеет жировые кольцеобразные складки. Конечный отдел пищеварительной трубки — прямая кишка заканчивается *анальным отверстием*.

Переваривание пищи. Пищеварение в полости рта. В ротовой полости пища пережевывается, измельчается зубами и смачивается слюной. Слюна, обволакивая пищу, облегчает ее проглатывание. Здесь осуществляется начальная химическая обработка углеводов ферментами слюны, которые активны при слабощелочной реакции (расщепление крахмала до глюкозы).

Фермент пталин расщепляет крахмал до промежуточного продукта — дисахарида мальтозы, а фермент мальтаза превращает ее в простой сахар — глюкозу. Действуют они лишь в щелочной среде, но их работа продолжается также в нейтральной и слабокислой среде в желудке до тех пор, пока пищевой комок не пропитается кислым желудочным соком.

Пища действует как раздражитель на нервные рецепторы слизистой оболочки рта, возбуждение которых передается по чувствительным нервам в пищевой центр головного мозга и вызывает рефлекторные ответные реакции органов пищеварения — *усиленное выделение пищеварительных соков*: слюны, соков желудочного, кишечного и поджелудочной железы, желчи. Тщательное пережевывание пищи значительно увеличивает ее контактную площадь с ферментами и облегчает дальнейшее переваривание и усвоение питательных веществ.

Пищевой комок, пропитанный слюной, попадает в желудок в результате рефлекторного акта глотания, при котором надгортанник опускается и закрывает гортань, мягкое небо поднимается, закрывая носоглотку; сокращаются мышцы, проталкивающие пищу в глотку и пищевод, который волнообразно сокращается и продвигает ее в желудок.

Пищеварение в желудке. В желудке происходит дальнейшее переваривание пищи под действием желудочного сока, *выделяющегося в две фазы*.

1. **Первая фаза** начинается в результате раздражения пищей рецепторов ротовой полости и глотки, а также зрительных и обонятельных рецепторов (вид, запах пищи). Возникшее в рецепторах возбуждение по центростремительным нервам поступает в пищеварительный центр, расположенный в продолговатом мозге, а отсюда — по центробежным нервам — к слюнным железам и железам желудка. Сокоотделение в ответ на раздражение рецепторов глотки и рта является безусловным рефлексом, а в ответ на раздражение обонятельных и вкусовых рецепторов — условным.

2. **Вторая фаза секреции** вызывается механическими и химическими раздражениями. При этом раздражителями служат мясные, рыбные и овощные отвары, вода, соль, фруктовый сок.

Желудочный сок содержит ферменты (пепсин, липазу) и соляную кислоту. Пепсин (образуется из неактивного предшественника пепсиногена) действует лишь в кислой среде, расщепляя белки до пептидов. Липаза желудочного сока разлагает только эмульгированный жир (жир молока). Фермент, расщепляющий жиры, проявляет свою активность в щелочной среде тонкого кишечника, куда он поступает в составе полужидкой пищевой кашицы, которую желудок сокращениями своей гладкой мускулатуры выталкивает отдельными порциями в двенадцатиперстную кишку.

Незначительное всасывание некоторых веществ начинается еще в желудке (сахара, растворенные соли, алкоголь, некоторые фармацевтические препараты). Пищеварение в основном заканчивается в тонком кишечнике.

Пищеварение в кишечнике. Пища из желудка небольшими порциями продвигается в двенадцатиперстную кишку, куда поступают желчь, поджелудочный и кишечный соки. Скорость поступления пищи из желудка в нижележащие отделы неодинакова: жирная пища задерживается в желудке долго, молочная и содержащая углеводы — переходит в кишечник быстро.

Поджелудочный сок — бесцветная жидкость щелочной реакции. Он содержит трипсин и некоторые другие ферменты, которые расщепляют пептиды до аминокислот. Амилаза, мальтаза и лактаза действуют на углеводы, превращая их в глюкозу, лактозу и фруктозу. Липаза расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты. Продолжительность отделения поджелудочной железой сока, его количество и переваривающая сила зависят от характера пищи.

В тонком кишечнике происходит *полостное* и *пристеночное* пищеварение.

Всасывание. После механической и химической (ферментативной) переработки пищи продукты расщепления — аминокислоты, глюкоза, глицерин и жирные кислоты всасываются в кровь и лимфу. Всасывание — сложный физиологический процесс, осуществляемый ворсинками тонкого отдела кишечника и идущий только в одном направлении — из кишечника в ворсинки.

1. *Аминокислоты, глюкоза, витамины, минеральные соли* в виде водных растворов всасываются в кровь капилляров ворсинок.

2. *Жирные кислоты и глицерин* (нерастворимы, всасываться ворсинками не могут) переходят в эпителиальные клетки ворсинок, где из них образуются характерные для человеческого орга-

низма молекулы жиров, которые поступают в лимфу и, пройдя барьер лимфатических узлов, попадают в кровь.

Большую роль при всасывании жиров играет желчь: жирные кислоты, соединяясь с щелочами и желчными кислотами, омыляются и образуют растворимые соли жирных кислот (мыла), которые легко проходят через стенки ворсинок.

Железы **толстого кишечника** выделяют преимущественно слизь. В толстом отделе кишечника всасывается вода (около 4 л за сутки). В этом отделе обитает огромное количество бактерий, при участии которых расщепляется клетчатка (целлюлоза растительных клеток) и синтезируются витамины группы В и К, необходимые организму. Здесь формируются каловые массы, которые удаляются наружу.

5.4.1. Обмен веществ и энергии в организме человека. Роль витаминов и ферментов

Питательные вещества. Для поддержания жизнедеятельности и нормального функционирования всех систем организма человека необходим постоянный обмен веществ и энергии с окружающей средой. Источником энергии и пластическим материалом, для построения необходимых организму веществ, является пища и содержащиеся в пищевых продуктах *питательные вещества* — белки, жиры, углеводы.

Нормы питания. В организме человека непрерывно протекают водный, солевой, белковый, жировой и углеводный обмены. Энергетические запасы непрерывно уменьшаются в процессе жизнедеятельности организма и пополняются за счет пищи. Соотношение количества энергии, поступающей с пищей, и энергии, расходуемой организмом, называется **энергетическим балансом**. Количество потребляемой пищи должно соответствовать энергетическим затратам человека. Для составления норм питания необходимо учитывать запас энергии в питательных веществах, их энергетическую ценность. Организм человека не способен синтезировать витамины и должен ежедневно получать их с пищей.

Белки содержатся в мясе, яйцах, рыбе, фасоли, горохе, бобах. Вместе с пищей обязательно должны поступать содержащиеся в белках незаменимые аминокислоты. Калорийность: 4,1 ккал энергии / г белка. Норма употребления в сутки: 85–90 г белка.

Жиры также входят в состав многих продуктов питания животного и растительного происхождения: мяса, рыбы, молока, сала, масла и др. и должны употребляться, ввиду содержащихся в них

незаменимых жирных кислот (например, линолевая, линоленовая жирные кислоты не могут синтезироваться в организме). Калорийность: 9,3 ккал энергии / г жира. Норма употребления в сутки: 80–100 г липидов.

Углеводы в большом количестве содержатся в растительной пище: фруктах, овощах, зерновых культурах. Калорийность: 4,1 ккал энергии / г углевода. Норма употребления в сутки: 350–450 г углеводов.

Большое значение для организма имеют поступающие с пищей вода, минеральные соли, витамины, которые усваиваются в неизменном виде.

Закономерности метаболических процессов в организме (ассимиляция и диссимиляция), а также роль (в том числе энергетическая ценность) белков, липидов, углеводов, нуклеиновых кислот более подробно уже рассматривались в соответствующих разделах книги.

Особый интерес представляют витамины, открытые в 1880 г. русским врачом Н.И. Луниным. Название «витамины» (жизненно необходимые амины) дал К. Функ.

Витамины — низкомолекулярные соединения различной химической природы, необходимые для роста, жизнедеятельности и размножения организма (табл. 23). *Характерные признаки витаминов:*

- не синтезируются в организме человека и должны поступать с пищей;
- не служат пластическим материалом и источником энергии;
- потребность в витаминах мала, но обязательна;
- оказывают влияние на биохимические процессы в организме (входят в состав коферментов, определяют специфичность ферментов);
- при их недостатке — происходит нарушение обмена веществ (авитаминозы и гиповитаминозы).

Витамины как незаменимые компоненты входят в состав активных центров многих ферментов и участвуют в реакциях биокатализа, в регуляции многих биохимических и физиологических процессов. Витамины способствуют укреплению здоровья, увеличивают сопротивляемость организма к простудным и инфекционным заболеваниям, повышают работоспособность. При недостатке того или иного витамина — *гиповитаминозе* или отсутствии витамина — *авитаминозе* наступают глубокие нарушения в процессах обмена веществ.

Роль витаминов в жизнедеятельности организма

Название витамина и обозначение	Основные источники	Функция	Признаки недостаточности
<i>Жирорастворимые витамины</i>			
A Ретинол	Жир из печени трески и палтуса, печень крупного рогатого скота, молоко и молочные продукты, морковь, шпинат, кресс-салат	Необходим для нормального роста и формирования эпителиальных тканей. Альдегидная форма витамина А необходима для образования зрительного пигмента родопсина, участвующего в темновой адаптации	Кожа становится сухой, развивается сухость роговицы (ксерофтальмия) и дегенерация слизистых оболочек. Ухудшается, а при большом дефиците полностью нарушается адаптация к темноте. Если не добавлять витамин А в пищу, то в результате ксерофтальмии может развиться непроходящая слепота
D Кальциферол	Жир из печени трески и палтуса, яичный желток, маргарин, молоко; образуется в коже при воздействии солнечного света на липиды	Регулирует всасывание кальция в пищеварительном тракте и связанные с кальцием обменные процессы. Необходим для образования костей и зубов. Способствует всасыванию фосфора	Рахит – нарушение кальцификации растущих костей. У маленьких детей характерным признаком рахита являются кривые ноги, а у детей постарше – вывернутые внутрь колени. У девочек-подростков наблюдается деформация тазовых костей, грозящая осложнениями при беременности. Остеомаляция – заболевание взрослых, выражающееся в костных болях и спонтанных переломах
E Токоферол	Зародыши пшеницы, ржаная мука, печень, зеленые овощи	Участвует в функциональной активности мышц и половой системы, препятствует гемолизу эритроцитов. Антиоксидант	Недостаточность может вызвать бесплодие. Наблюдаются атрофия мышц и анемия, связанная с гемолизом эритроцитов
K Филлохинон	Шпинат, кочанная капуста, брюссельская капуста; синтезируется микрофлорой кишечника	Участвует на конечной стадии синтеза протромбина в печени, являясь незаменимым фактором свертывания крови	При небольшой недостаточности замедляется свертывание крови. При большом дефиците кровь совсем не свертывается

Название витамина и обозначение		Основные источники	Функция	Признаки недостаточности
<i>Водорастворимые витамины</i>				
V ₁ Тиамин	Зародыши пшеницы или риса, экстракт дрожжей, непросеяная мука, печень, почки, сердце	Участвует в качестве кофактора декрарбоксилаз в химических реакциях тканевого дыхания, прежде всего в цикле Кребса	Бери-бери – поражение нервной системы. Мышцы становятся слабыми и болезненными. Возможны параличи. Сердечная недостаточность. Отеки. Замедление роста у детей. В крови накапливаются кетокислоты, в частности, пировиноградная кислота	
V ₆ Пиридоксин	Яйца, печень, почки, мука грубого помола, свежие овощи	В фосфорилированной форме участвует как кофермент в обмене аминокислот и жирных кислот	Депрессия и раздражительность. Анемия. Диарея. Дерматиты	
V ₅ Пантотеновая кислота	Широко распространены во всех пищевых продуктах	Входит в состав кофермента А, молекула которого активизирует карбоновые кислоты в клеточном метаболизме	Нарушения нервно-мышечной координации. Утомляемость, Мышечные судороги	
V ₃ (PP) Никотиновая кислота	Мясо, хлеб грубого помола, дрожжевой экстракт, печень	Незаменимый компонент коферментов НАД и НАДФ, играющих роль акцепторов водорода в составе ряда дегидрогеназ. Входит в состав кофермента А	Пеллагра. Фотодерматиты. Сыпь. Диарея	
M или V _c Фолиевая кислота	Печень, белая рыба, зеленые овощи	Участвует в синтезе нуклеопротеинов и в образовании эритроцитов	Анемия, особенно выраженная у женщин во время беременности	
V ₁₂ Цианкобаламин	Мясо, молоко, яйца, рыба, сыр	Участвует в синтезе РНК. Предупреждает развитие пернициозной анемии	Пернициозная анемия	
H Биотин	Дрожжи, печень, почки, яичный белок; синтезируется микррофлорой кишечника	Играет роль кофермента в ряде реакций карбоксилирования. Участвует в синтезе белка и трансаминировании	Дерматиты. Мышечные боли	
C Аскорбиновая кислота	Цитрусовые, зеленые овощи, картофель, томаты	Участвует в метаболизме соединительной ткани и образовании здоровой кожи. Необходим для синтеза коллагеновых волокон	Цинга. Десны становятся слабыми и кровоточат. Не заживают раны. Не образуются волокна соединительной ткани. Анемия. Сердечная недостаточность	

Жирорастворимые витамины имеют наибольшее значение: А — для развития организма и нормального зрения, D — для формирования скелета (при его недостатке — рахит), К — для нормального свертывания крови, Е — подавляет свободнорадикальные процессы и нормализует структуру биомембран. Названные витамины содержатся в мясе, рыбе, печени, масле, молоке, яйцах, моркови, капусте.

Водорастворимые витамины играют не менее важную физиологическую роль: С — усиливает иммунные процессы, сопротивляемость организма к инфекциям, В₁ необходим для нормальной деятельности нервной системы, В₂ — для тканевого дыхания, В₆ — для нормальной функции нервной системы, кожи, органов кроветворения, РР — для нормальной нервно-психической деятельности, фолиевая кислота и витамин В₁₂ — для кроветворения. Много этих витаминов содержится во фруктах и овощах.

5.5. ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

В процессе диссимиляции, или катаболизма, в организме образуются конечные продукты распада (вода, соли, мочевины, мочевая кислота, чужеродные вещества, попавшие в кровь, лекарства и др.), которые не могут быть использованы, являются ядовитыми для организма и подлежат удалению из него через почки, потовые железы, легкие, кишечник. Основная роль в их выведении принадлежит специализированным органам выделения — почкам.

Почки играют главную выделительную роль, выводя из организма 75% различных веществ. В результате работы почек кровь очищается и сохраняет свой постоянный состав и физико-химические свойства.

Строение почек. Почки — небольшие парные органы бобовидной формы, расположенные в поясничной области на задней стенке брюшной полости, по бокам от позвоночника (рис. 116). Вогнутый край почек обращен к позвоночнику, в нем проходят кровеносные и лимфатические сосуды, нервы и мочеточник. По мочеточнику моча, непрерывно образующаяся в почках, стекает в *мочевой пузырь* — вместительную емкость около 500 мл для накопления мочи, в полости малого таза. При сокращении его мышц моча выводится наружу через *мочеиспускательный канал*.

Почка покрыта капсулой из соединительной ткани. *На разрезе почки выделяют два слоя:*

- **корковый** — наружный темно-красный, где расположены почечные тельца — нефроны;

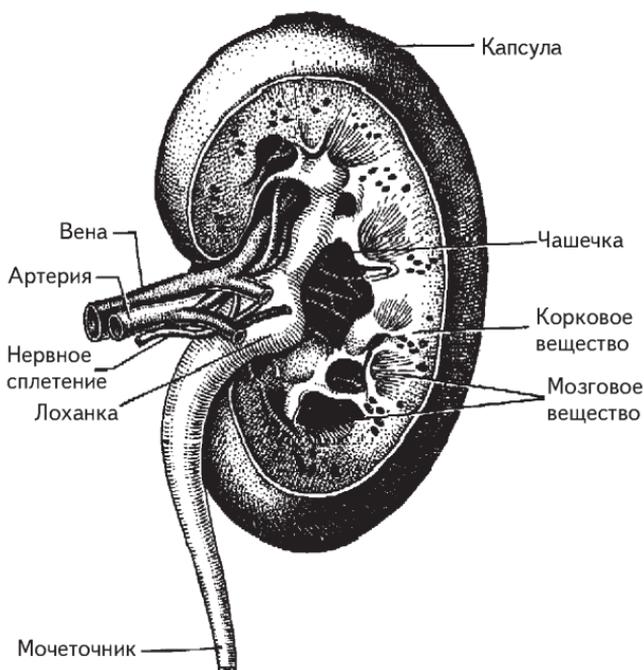


Рис. 116. Строение почки человека

• **мозговой** — внутренний, более светлый, в котором проходят почечные каналцы, впадающие в находящуюся в центре почки почечную лоханку. Из нее берет начало мочеточник, впадающий в мочевой пузырь.

Нефрон — структурно-функциональная единица почки (рис. 117). В его состав входит капсула Боумена-Шумлянского, состоящая из однослойного эпителия и образующая двухслойную чашу. В эту чашу погружен мальпигиев клубочек, состоящий из капиллярных петель.

Между стенками капсулы находится полость, от которой в корковом слое начинается извитой мочевой каналец первого порядка. Выпрямляясь, он переходит в мозговой слой. Здесь каналец образует петлю Генле и снова возвращается в корковое вещество, продолжаясь в извитой каналец второго порядка. В дальнейшем он выпрямляется и впадает в собирательную трубочку. Трубочки сливаются друг с другом и открываются общими протоками

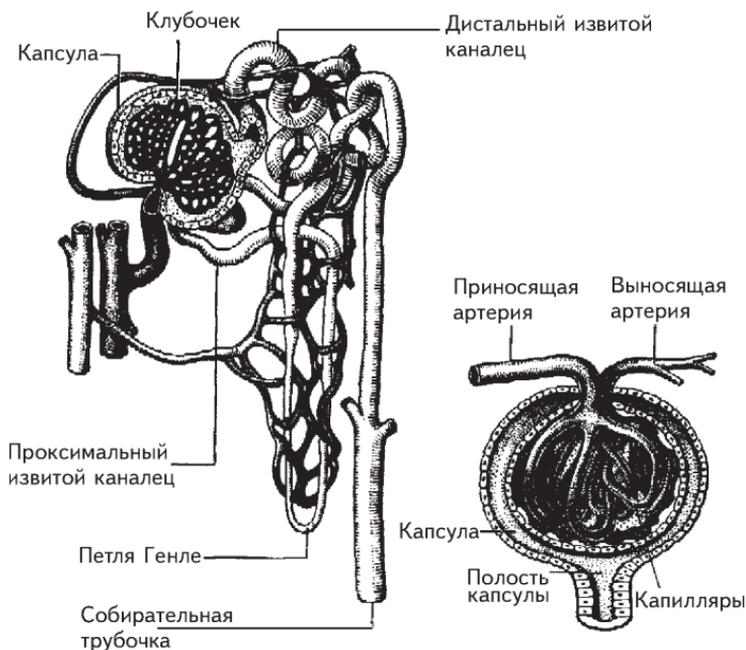


Рис. 117. Строение нефрона и мальпигиева клубочка

в почечную лоханку. Длина одного нефрона около 30–35 мм. В каждой почке их насчитывается примерно 1–1,2 млн. Общая длина всех канальцев — 70–100 км, а их поверхность составляет 6 м².

Почки густо пронизаны кровеносными сосудами. Вступая в почку, почечная артерия ветвится на мелкие сосуды, которые заканчиваются артериолами, входящими в капсулу нефрона. *Приносящая артериола* в полости капсулы распадается на капилляры, образуя мальпигиев клубочек. Затем капилляры клубочка вновь сливаются в артериолу, которая выходит из капсулы — *выносящий сосуд*, по нему кровь оттекает от клубочка. После выхода из капсулы артериола вторично разветвляется на капиллярную сеть, густо оплетающую извитые канальцы первого и второго порядка. Далее капилляры сливаются в вены, которые, соединяясь, образуют почечную вену, впадающую в нижнюю полую вену. Таким образом, в почке артерии дважды распадаются на сеть капилляров, несущих артериальную кровь: на капилляры, образующие мальпигиев клубочек в капсуле, и капилляры извитых канальцев.

Функция почек. Почки очищают плазму крови от продуктов обмена веществ. Кроме того, через почки выводятся вещества, необходимые для жизнедеятельности организма, когда их концентрация в крови превышает нормальную (вода, ионы натрия, кальция, фосфаты). Таким образом, функция почек заключается в *избирательном удалении* различных веществ с целью поддержания относительного постоянства химического состава плазмы крови и внеклеточной жидкости.

Процесс образования мочи включает две фазы.

1. **Фильтрация.** Через почки, составляющие 1/200 массы тела, за минуту протекает 1 200 мл крови, т.е. около 1/4 общего ее количества, поступающего из сердца в кровеносную систему за это время. Вся кровь организма человека (около 5 л) проходит через почки за каждые 4–5 мин, а за сутки более 300 раз. В сутки через почки проходит до 1 500–1 700 л крови и образуется 150–170 л первичной мочи.

Таким интенсивным кровоснабжением почек, превышающим во много раз кровоснабжение других органов, обеспечиваются условия для очищения крови от непрерывно поступающих в нее из клеток веществ, подлежащих удалению из организма с мочой.

В капсуле мальпигиевых клубочков фильтруются вещества, приносимые кровью, через стенки капилляров в полость капсулы. **Фильтрация** жидкой части крови со всеми растворенными веществами, за исключением крупных молекул белка, которые не могут пройти через стенки капилляров и мембрану капсулы, происходит в результате *значительной разности давлений крови* в капиллярах и капсуле (давление в клубочке около 70 мм рт. ст., а в полости капсулы около 30 мм рт. ст.).

Высокое кровяное давление в капиллярах создается тем, что диаметр приносящего сосуда больше, чем выносящего. Это обеспечивает фильтрацию растворенных в плазме веществ в капсулу: неорганических солей, мочевины, мочевой кислоты, глюкозы, аминокислот.

Жидкость, поступающая в просвет капсулы, — **первичная моча** — безбелковая плазма крови, содержащая минеральные соли, глюкозу, гормоны, витамины, аминокислоты и другие соединения, необходимые организму наряду с продуктами распада, подлежащими удалению. По составу она близка плазме крови, но отличается от нее отсутствием белков. Из организма же выводится всего лишь около 1–1,5 л так называемой *вторичной*, или *конечной*, мочи, образующейся во второй фазе мочеобразования.

2. **Обратное всасывание.** В почках после фильтрации эпителиальными клетками канальцев осуществляется *процесс обратного всасывания*, при котором в кровь возвращаются необходимые организму вещества. В почечных канальцах происходит обратное всасывание воды и некоторых веществ (сахаров, аминокислот). Излишки веществ (например, глюкозы, если ее содержание в крови превышает 150 мг%) и ненужные организму продукты обмена удаляются наружу в небольшом объеме **вторичной (конечной) мочи**. В моче меньше концентрации хлористого натрия, чем в крови, а концентрация мочевины увеличена почти в 60–70 раз, т.е. до 2% (в плазме ее 0,03%).

Из почек моча выводится через **мочеточники** — трубки длиной до 30 см и шириной 3–6 мм, соединяющие почечную лоханку с мочевым пузырем.

Мочевой пузырь лежит в полости таза и представляет собой резервуар емкостью до 750 мл.

Функции почек регулируются импульсами *парасимпатического* (блуждающего) нерва — расширяет кровеносные сосуды и *симпатического* — сужает сосуды. Это отражается на скорости образования первичной мочи, обратного всасывания воды и натрия из вторичной мочи.

Всасывание воды из первичной мочи усиливается антидиуретическим гормоном гипофиза (вазопрессинном), а гормон надпочечников (адреналин) вызывает уменьшение образования мочи, так как сужает почечные сосуды.

Обратное всасывание солей натрия и калия в канальцах нефронов регулируется гормоном коры надпочечников — альдостероном.

5.6. СИСТЕМА ОРГАНОВ КОЖИ

Кожа — наружный покров тела, площадь которого у взрослого человека составляет 1,5–2 м². Это огромная рецепторная поверхность, обеспечивающая осязательную, температурную и болевую чувствительность, через которую осуществляется связь организма с внешней средой. В коже находится большое количество нервных окончаний, особенно на пальцах рук, ладонях, подошвах, губах, наружных половых органах. Нервные окончания, берущие начало в коже, образуют в соединительнотканной основе кожи (дерме) нервные сплетения, выходя из которых чувствительные нервные волокна — дендриты оканчиваются в телах чувствительных ней-

ронов спинномозговых узлов и чувствительных узлов некоторых черепно-мозговых нервов.

Кожа препятствует проникновению микробов и ядовитых веществ в организм, предохраняет от механических повреждений лежащие под ней ткани и органы, выполняет функцию терморегуляции, выделяет вредные вещества. Таким образом, кожа является самостоятельным сложным органом, выполняющим важные и разнообразные функции: защитную, дыхательную, терморегуляционную, выделительную, метаболическую, рецепторную.

Функции кожи зависят от состояния всего организма и прежде всего от состояния нервной и эндокринной систем. При заболеваниях внутренних органов в коже появляется болевая чувствительность в зонах, строго соответствующих конкретному органу. Строение кожи человека показано на рис. 118.

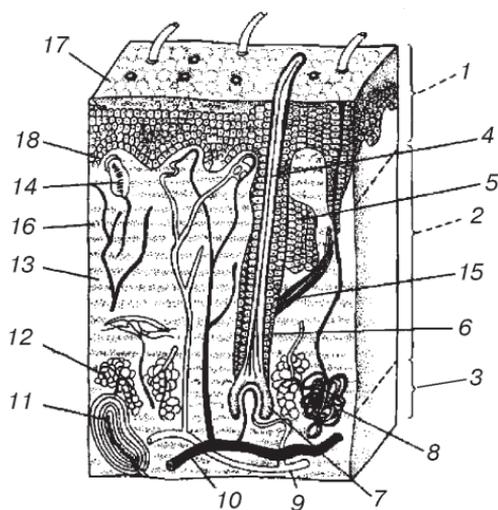


Рис. 118. Строение кожи человека:

1 — эпидермис; 2 — дерма; 3 — подкожная жировая клетчатка; 4 — волос; 5 — сальная железа; 6 — волосяная сумка; 7 — корень волоса; 8 — потовая железа; 9 — кожная артерия; 10 — кожная вена; 11, 14 — нервные окончания; 12 — группа жировых клеток; 13 — рыхлая соединительная ткань; 15 — гладкая мышца; 16 — коллагеновые и эластические волокна рыхлой соединительной ткани; 17 — многослойный ороговевающий эпителий; 18 — базальный слой, где размножаются клетки эпидермиса, образуется меланин и синтезируется витамин D

В коже различают два слоя.

1. *Эпидермис* — тонкий поверхностный слой (развивается из эктодермы),

2. *Собственно кожа (дерма)* — внутренний более толстый слой (происходит из мезодермы).

Эпидермис — многослойный плоский ороговевающий эпителий, толщина которого больше на участках, подвергающихся повышенному механическому давлению (ладони, подошвы). Эпидермис содержит клетки, вырабатывающие пигмент меланин, от количества которого зависит цвет кожи. Под влиянием солнечных лучей пигментация увеличивается, и загорелая кожа защищает организм от чрезмерных световых воздействий (меланин поглощает УФ лучи, тем самым, защищая другие клетки от их повреждающего действия).

Наружный слой эпидермиса, состоящий из мертвых клеток (чешуек), богатых белком кератином, играет защитную функцию. Он отличается плотностью, упругостью, непроницаем для воды и бактерий. Слущивающиеся роговые чешуйки замещаются новыми в процессе физиологической регенерации эпидермиса. **Волосы и ногти** — производные эпидермиса.

Дерма, залегающая под эпидермисом, толщиной 1–2,5 мм образована волокнистой соединительной тканью, содержащей пучки прочных и эластичных волокон, обуславливающих механические свойства кожи. В ней находятся кровеносные и лимфатические сосуды, нервные рецепторы, сальные и потовые кожные железы (образованные эпителиальными клетками эпидермиса), волосяные сумки, корни волос.

Протоки **сальных желез** открываются в волосяные сумки, выделяя кожное сало, служащее смазкой волос и кожи и препятствующее развитию микробов.

Потовые железы, которых насчитывается 2–2,5 млн, за сутки выделяют около 500 мл жидкости, в том числе минеральные соли и продукты азотистого обмена (пот). Выделительная функция кожи резко усиливается при некоторых заболеваниях почек, когда основным путем выведения мочевины и других продуктов обмена веществ становится деятельность потовых желез. *Потоотделение* служит фактором терморегуляции, поскольку благодаря испарению пота кожа охлаждается. Терморегулирующая функция кожи осуществляется также путем изменения просвета сосудов.

Молочная железа — измененная потовая железа. Эта железа недоразвита у мужчин, а у женщин в среднем достигает массы 150–200 г. У кормящих женщин масса железы возрастает до 300–400 г.

Корни волос — волосяные луковицы лежат в волосяных сумках, расположенных в собственно коже. Волосы содержат пигмент, обуславливающий их окраску.

В дерме имеются гладкомышечные клетки, связанные с волосяными луковицами, в результате сокращения которых меняется положение волоса. Сокращение гладких мышц кожи ведет к появлению на ней при охлаждении мелких бугорочков («гусиная кожа»). Это уменьшает площадь поверхности и теплоотдачу. Подкожная жировая клетчатка предохраняет организм от охлаждения, смягчает ушибы и служит местом отложения жира. Чувствительность кожи к прикосновениям, боли, холоду и теплу обусловлена наличием множества специализированных рецепторов. Это помогает организму воспринимать факторы среды и лучше реагировать на изменения ее условий.

5.7. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Половая система человека осуществляет репродуктивную функцию. Главной частью половой системы являются **половые железы**: семенники или яички (у мужчин) и яичники (у женщин).

Мужская половая система (рис. 119) подразделяется на внутренние и наружные половые органы.

1. *Внутренние мужские половые органы:*

- половые железы — яички, покрытые плотной соединительнотканной оболочкой и содержащие каналцы общей длиной до 300–400 м, в которых *в течение всей жизни* образуются сперматозоиды;
- придатки яичка, где накапливаются зрелые сперматозоиды;
- семенные пузырьки;
- предстательная и Куперова железы, образующие секреты, создающие определенную химическую среду для сперматозоидов.

Сперма — сперматозоиды вместе с секретом придаточных желез. **Эякуляция** — выведение наружу сперматозоидов в составе семенной жидкости.

2. *Наружные мужские половые органы:*

- мошонка, в которой находятся яички и их придатки; представляет собой выпячивание стенки тела, куда спускаются яички накануне или вскоре после рождения;
- половой член, или пенис, служащий для введения спермы в половые пути женщины.

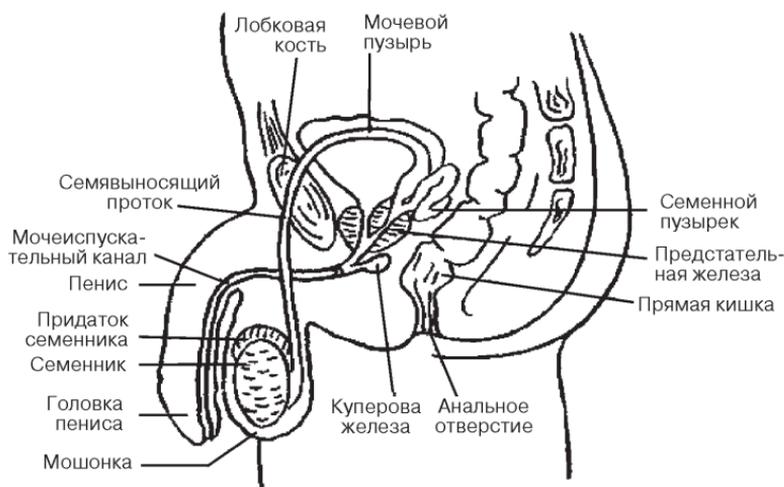


Рис. 119. Мужская половая система

Внутренние половые органы выполняют эндокринные функции. В канальцах семенников помимо сперматогенного эпителия находятся поддерживающие и интерстициальные клетки, одна из функций которых — образование мужского полового гормона тестостерона. Предстательная железа секретирует также гормоны, регулирующие обмен веществ в клетках — простагландины.

Женская половая система (рис. 120) делится на внутренние и наружные половые органы.

1. *Внутренние женские половые органы*, расположенные в малом тазу, включают половые железы — яичники; маточные трубы; матку; влагалище.

2. *Наружные женские половые органы* состоят из:

- больших и малых половых губ;
- клитора — небольшого по размерам органа, по строению сходного с penisом.

Яичники, подобно семенникам у мужчин, выполняют две функции:

- образование половых клеток (яйцеклеток);
- выработка женских половых гормонов, поступающих в кровь.

Яичники содержат ооциты I порядка, окруженные слоем эпителиальных клеток — **фолликулы** или Графовы пузырьки. У новорожденной девочки в обоих яичниках содержится 800 тыс.–1 млн

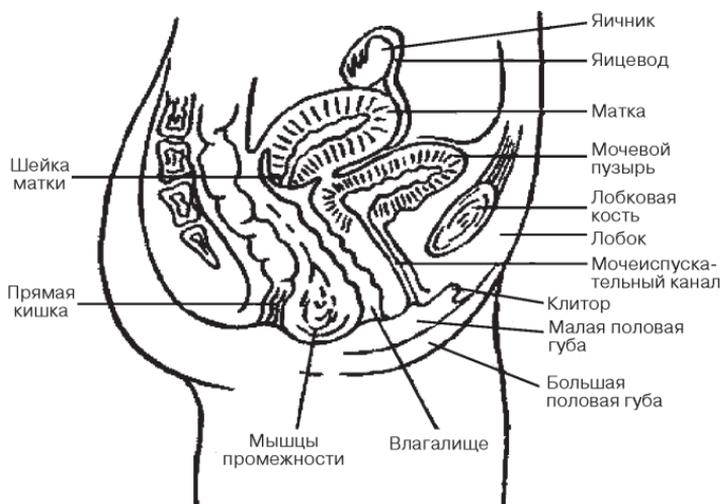


Рис. 120. Женская половая система

фолликулов. Большая часть их погибает, и ко времени наступления половой зрелости сохраняются только 400–500 первичных фолликулов.

По мере созревания ооцит претерпевает два мейотических деления, стенка фолликула лопается и зрелая яйцеклетка выходит в брюшную полость — происходит **овуляция**. Оттуда она с током жидкости попадает в маточную трубу. Отверстие маточной трубы окружено бахромой, отростки которой, а также слизистая оболочка трубы покрыты ресничным эпителием. Благодаря движению ресничек эпителия и перистальтическим движениям стенок трубы яйцеклетка засасывается в трубу и продвигается в сторону матки.

На месте бывшего фолликула в яичнике образуется **желтое тело**, выполняющее эндокринные функции (секретирует гормон прогестерон, вызывающий изменения в матке по подготовке к беременности). Если оплодотворения не происходит — яйцеклетка разрушается, желтое тело погибает, на его месте образуется соединительнотканый рубец. Происходит **менструация** — выведение остатков неоплодотворенной яйцеклетки вместе с кровью (отслоение внутреннего слизистого слоя матки). В яичнике начинается подготовка к оплодотворению новой яйцеклетки, цикл повторяется с периодом 28 дней.

Эмбриональное развитие человека. Возможно оплодотворение яйцеклетки в маточной трубе, тогда здесь же начинается развитие зародыша, и осуществляются первые деления дробления зиготы. Спустя несколько дней, зародыш спускается в полость матки, где и прикрепляется к ее стенке (*имплантация*).

Матка представляет собой полый мышечный орган с эластичными стенками. Ее функция состоит в обеспечении развития зародыша с последующим выталкиванием его наружу во время родов. Полость матки выстлана эпителием, который, разрастаясь, вместе с внезародышевой частью эмбриона образует детское место, или **плаценту**. Через плаценту зародыш снабжается необходимыми питательными веществами и кислородом, поскольку кровеносные сосуды матки и эмбриона здесь объединяются.

К концу третьей недели развития зародыш вступает в стадию органогенеза, во время которой формируются основные системы органов: нервная, пищеварительная, кровеносная. В этот период зародыш крайне чувствителен к разного рода неблагоприятным воздействиям — лекарственным препаратам, алкоголю, никотину, наркотикам, инфекциям. Например, заболевание краснухой между 4–12-й неделями беременности может привести к нарушению формирования сердца у зародыша, органов зрения, слуха и др. В последующие сроки беременности происходят рост и дальнейшая дифференцировка органов и тканей.

Зародыш окружен оболочками и соединен с телом матери пуповиной, в которой проходят кровеносные сосуды. Роды происходят примерно через 270 дней после оплодотворения яйцеклетки. Этот сложный процесс регулируется рядом гормонов. Главную роль играет усиление секреции гормонов корой надпочечников плода, что повышает чувствительность матки к другим гормонам, вызывающим ее сокращение.

5.8. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Высокодифференцированные клетки, ткани и органы человека нуждаются в координации их деятельности, без чего организм не может существовать как единое целое. Регуляция физиологических функций организма осуществляется при помощи нервной и **гуморальной систем** посредством **гормонов** — биологически актив-

ных веществ дистантного действия, вырабатываемых железами внутренней секреции.

Эндокринная система организма — совокупность эндокринных желез (желез внутренней секреции) и их гормонов.

Железы внешней секреции выделяют образующиеся в них вещества через выводные протоки или в полость органов тела, или во внешнюю среду (слюнные, желудочные, потовые, сальные железы).

Железы внутренней секреции не имеют выводных протоков и выделяют гормоны прямо в кровь (гипофиз, надпочечники, щитовидная, поджелудочная, половые железы и др.).

Поджелудочная и половые железы — **железы смешанного типа**, так как выполняют одновременно как внешнесекреторную, так и внутрисекреторную функции.

Железы внутренней секреции делят на:

1. Центральные железы (гипоталамус, гипофиз, эпифиз).

2. Периферические железы:

2. 1. **Гипофиз-зависимые железы:**

- щитовидная железа;
- половые железы;
- корковое вещество надпочечников.

2. 2. **Гипофиз-независимые железы:**

- паращитовидная железа;
- поджелудочная железа;
- вилочковая железа (тимус);
- мозговое вещество надпочечников.

Ничтожные количества **гормонов** оказывают мощное воздействие на деятельность определенных «органов-мишеней» и их систем. Каждый из гормонов оказывает определенное воздействие на жизненные процессы, происходящие в организме, и играет важную роль в регуляции обмена веществ. Гормоны могут изменять интенсивность обмена веществ, влияют на рост и дифференцировку тканей, определяют наступление полового созревания, развитие, адаптацию организма и др.

Таким образом, *специфическими свойствами гормонов* являются:

- образование специальными клетками эндокринных желез;
- высокая биологическая активность;
- выработка в чрезвычайно малых концентрациях (10^{-6} – 10^{-11} М/л);
- поступление в кровь, дистантное действие;

- специфическое влияние на строго определенный тип обменных процессов или на определенную группу клеток;
- отсутствие видовой специфичности;
- быстрое разрушение.

По **химической природе** различают 3 группы гормонов:

- аминокислоты и их производные (тироксин, адреналин);
- белки и полипептиды (инсулин, гормоны передней доли гипофиза);
- стероиды (половые гормоны и гормоны коры надпочечников).

Влияние гормонов на клетки осуществляется *разными путями и молекулярными механизмами*.

Белково-пептидные гормоны и адреналин действуют на клетки, связываясь с белками-рецепторами на их поверхности и изменяя активность находящихся в мембранах ферментов, а как следствие, интенсивность внутриклеточных процессов (запуская через посредников (например, ц-АМФ) каскад внутриклеточных реакций, идущий с многократным усилением гормонального сигнала).

Стероидные гормоны и тироксин, хорошо растворимые в липидной мембране, непосредственно проникают в клетку, затем в клеточное ядро и активируют определенные гены, ответственные за синтез необходимых в данном функциональном состоянии для клетки белков, ферментов. Синтез м-РНК и следующий за этим синтез ферментов изменяют интенсивность или направленность обменных процессов.

По **биологическим функциям** можно выделить следующие группы гормонов:

- регулирующие обмен углеводов, жиров, аминокислот (инсулин, адреналин, кортизол);
- регулирующие водно-солевой обмен (минералокортикоиды, вазопрессин);
- регулирующие обмен кальция и фосфатов (паратгормон, кальцитонин);
- регулирующие репродуктивную функцию (половые гормоны: эстрадиол, прогестерон, тестостерон);
- регулирующие функции эндокринных желез (гормоны гипофиза, релизинг-факторы гипоталамуса).

Кроме гормонов дистантного действия, существуют **гормоны местного действия** (желудочно-кишечного тракта, гистамин, простагландины и др.), регулирующие обмен веществ в тех органах, где сами синтезируются.

1. **Поджелудочная железа** содержит островки эндокринной ткани, которые секретируют гормоны инсулин, глюкагон, соматостатин, регулирующие уровень глюкозы в крови.

Инсулин вырабатывается В-клетками островков Лангерганса. Повышение концентрации инсулина ведет к увеличению потребления глюкозы клетками тканей и отложению в печени и мышцах гликогена, снижению концентрации глюкозы в крови. Недостаточность эндокринной функции поджелудочной железы нарушает использование глюкозы тканями, повышает ее уровень в крови и ведет к развитию заболевания — сахарного диабета. Углеводный обмен восстанавливается при введении в организм инсулина.

Глюкагон — гормон, вырабатываемый А-клетками островков Лангерганса поджелудочной железы, действует прямо противоположно инсулину. Он необходим для расщепления гликогена до глюкозы. Секреция этого гормона приводит к повышению уровня глюкозы в крови.

Соматостатин ингибирует глюкагон и действует подобно инсулину.

2. **Надпочечники** — парные железы, расположенные над верхней частью почек в брюшной полости, состоят из двух слоев — мозгового и коркового.

2.1. **Мозговое вещество надпочечников** образует гормоны **адреналин** и **норадреналин**. Они повышают артериальное давление, расширяют зрачки, усиливают и учащают ритм сердечных сокращений, регулируют углеводный обмен (усиливают превращение гликогена печени в глюкозу и увеличивают содержание глюкозы в крови), ускоряют свертывание крови. Секреция адреналина усиливается при напряженной мышечной или умственной работе, эмоциональном стрессе.

2.2. **Кора надпочечников** вырабатывает ряд гормонов — **кортикостероидов**.

Минералокортикоиды (альдостерон) регулируют обмен Na^+ , K^+ , а также секрецию канальцами почки H^+ .

Глюкокортикоиды (кортикостерон, кортизон) оказывают влияние на углеводный и белковый обмены, обладают противовоспалительным действием, в связи с чем их синтетические производные широко применяются в медицине.

Развитие и функцию коры надпочечников регулирует адreno-кортикотропный гормон гипофиза.

3. **Щитовидная железа** расположена на передней стороне шеи, поверх щитовидного хряща гортани. Она состоит из небольших пу-

зырьков (фолликулов), образованных эпителиальной тканью. Пузырьки оплетены сетью кровеносных капилляров, куда проникают гормоны, вырабатываемые в эпителиальных клетках. В состав гормонов входит йод, который щитовидная железа извлекает из крови.

Гормоны щитовидной железы — тироксин, трийодтиронин — усиливают обмен веществ в организме, регулируют рост и развитие.

Тироксин участвует в регуляции энергетического обмена, синтеза белка, роста и развития.

При *увеличении* выделения этого гормона (**гипертиреоз**) повышается температура тела, человек худеет, несмотря на то, что потребляет большое количество пищи. У него повышается артериальное давление, появляются мышечная дрожь, слабость, усиливается нервная возбудимость. Базедова болезнь вызывается избыточной деятельностью щитовидной железы, которая часто увеличивается в объеме и выступает на шее в виде зоба. Это заболевание лечат хирургическим путем — удаляют часть железы или применяют препараты, подавляющие синтез тироксина.

При *недостаточной деятельности* щитовидной железы (**гипотиреоз**) возникает микседема — заболевание, которое характеризуется понижением обмена веществ, падением температуры тела, замедлением пульса, вялостью движений. Масса тела увеличивается, кожа становится сухой, отечной. Причиной этого заболевания может быть или недостаточная активность самой железы, или недостаток в пище йода. В последнем случае йодная недостаточность компенсируется путем увеличения самой железы, вследствие чего развивается зоб. Если недостаточность функции железы проявляется в детском возрасте, то развивается болезнь — кретинизм (так как тироксин оказывает существенное влияние на формирование ЦНС). Дети, страдающие этим заболеванием, слабомышечны, у них задерживается физическое развитие.

В щитовидной железе есть клетки, образующие еще один гормон — **кальцитонин**, регулирующий обмен кальция и фосфора.

4. **Паращитовидные железы** располагаются на задней поверхности щитовидной железы. Они вырабатывают **паратгормон**, регулирующий концентрацию кальция в крови. Падение содержания кальция в крови приводит к усилению секреции паращитовидных желез, что способствует выделению в кровь кальция из костей. Этот гормон обуславливает всасывание кальция в кишечнике, высвобождение его из костей и обратное всасывание из первичной мочи в почечных канальцах. Удаление или поражение паращи-

товидных желез ведет к спазмам мышц, судорогам, что объясняется снижением концентрации кальция в крови.

5. **Вилочковая железа**, или **тимус (зобная железа)** располагается за грудиной, в верхнем отделе средостения. В тимусе образуются Т-лимфоциты, осуществляющие реакции клеточного иммунитета и регулирующие функцию В-лимфоцитов, вырабатывающих антитела. В нем вырабатываются также гормоны (тимозины и тимопоэтины), модулирующие иммунные и ростовые процессы.

6. **Половые железы** образуют половые гормоны.

В мужских половых железах — **семенниках** — образуются мужские половые гормоны — **андрогены** (тестостерон), определяющие развитие и созревание половых органов, сперматозоидов, вторичных половых признаков, характерных для мужского организма (волосяной покров на лице — борода, усы, развитые скелет и мускулатура, низкий голос), полового поведения.

В женских половых железах — **яичниках** — вырабатываются женские половые гормоны — **эстрогены** (эстрадиол, прогестерон), определяющие развитие и созревание половых органов, яйцеклеток, влияющих на формирование вторичных половых признаков, характерных для женского организма (отсутствие волосяного покрова на лице, более тонкие, чем у мужчин, кости, отложение жира под кожей, развитые молочные железы, высокий голос), полового поведения.

Выделяемые половыми железами гормоны имеются в крови каждого человека, но содержание женских половых гормонов у женщин выше, чем у мужчин.

7. **Гипофиз** — нижний мозговой придаток, расположенный под основанием головного мозга, образует и выделяет в кровь тропные гормоны. Значение гипофиза в жизнедеятельности организма очень велико, так как он контролирует функции многих периферических желез внутренней секреции (регулирует выброс соответствующих гормонов периферических желез внутренней секреции). Гипофиз состоит из передней и задней долей.

7.1. **Передняя доля (аденогипофиз)** продуцирует **тропные гормоны**.

Гонадотропные гормоны стимулируют деятельность мужских и женских половых желез; **адренокортикотропный гормон (АКТГ)** регулирует деятельность коры надпочечников и выработку ею гормонов; **тиреотропный гормон** необходим для функционирования щитовидной железы; **соматотропный гормон**, или **гормон роста** обуславливает рост организма. При недостаточном

его образовании в детском возрасте процессы роста замедляются и человек остается карликом. В случае избыточного поступления в кровь гормона роста в период полового созревания развивается гигантизм. Избыточное выделение этого гормона у взрослых после завершения роста организма ведет к заболеванию, сопровождающемуся увеличением в размерах костей лица, кистей, ступней, разрастанием надбровных дуг.

7.2. **Задняя доля (нейрогипофиз)** содержит **вазопрессин** — гормон, контролирующий обратное всасывание воды из почечных канальцев, и **окситоцин** — гормон, вызывающий сокращение мышц матки.

8. **Эпифиз (шишковидная железа)** располагается над третьим желудочком мозга и вырабатывает гормон **мелатонин** (регулирует кожную пигментацию и суточные биоритмы).

В свою очередь выработка гормонов гипофиза контролируется со стороны **гипоталамуса**, вырабатывающего **релизинг-факторы** (**либерины** — стимулирующие выброс и **статины** — подавляющие выброс соответствующих тропных гормонов гипофиза). Таким образом, по механизмам прямых и обратных связей осуществляется единая интеграционная регуляция процессов и функций организма.

5.8.1. Биоритмы. Нейрогуморальная регуляция процессов жизнедеятельности в организме человека

Физиологические процессы в организме характеризуются **ритмичностью**, т.е. закономерной повторяемостью через определенные промежутки времени. **Биоритмы** — саморегулирующиеся изменения интенсивности функционирования организма, осуществляемые в определенный отрезок времени и многократно повторяющиеся. Ритмические процессы в организме связаны с ритмическими процессами во Вселенной (движение небесных тел, смена сезонов года, дня и ночи, приливы и отливы) и осуществляются *посредством нейро-эндокринной системы*, выполняя адаптивную функцию.

Различают сезонные, суточные (циркадные) и другие биоритмы.

Сезонные ритмы проявляются совпадением периодов жизненного цикла с соответствующим временем года (увеличение длины светового дня стимулирует деятельность половых желез, определяет начало брачного периода).

В основе **суточных ритмов** лежит смена бодрствования и сна — биологические часы. Они предназначены в приурочивании максимальной биологической активности к определенному времени суток, наиболее благоприятному для деятельности организма.

У млекопитающих и человека наблюдаются следующие **биоритмы**: половые циклы, сезонные колебания физиологической активности щитовидной железы, надпочечников, половых желез, суточные изменения двигательной активности, температуры тела, частоты сердцебиения, обмена веществ и т. д. В сложной инстинктивной деятельности животных большую роль играет нервно-гуморальная регуляция. От нее зависят добыча пищи, размножение, запасание корма, спасение от врагов, и т. д.

Выделение гормонов железами внутренней секреции регулируется нервно-рефлекторными и гуморальными механизмами. Центральная железа внутренней секреции (**гипофиз**), которая контролирует деятельность желез внутренней секреции в свою очередь находится под контролем промежуточного мозга — **гипоталамуса**. В промежуточном мозге находятся ядра, управляющие обменом веществ и состоянием внутренней среды организма.

Взаимодействие гипоталамуса и гипофиза с железами внутренней секреции осуществляется по принципу *обратной связи*. Так, усиленное выделение щитовидной железой тироксина 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. Точно также адренокортикотропный гормон гипофиза регулирует выработку гормонов корой надпочечников.

В ряде случаев два или несколько гормонов оказывают на функцию клетки или органа *совокупное действие*. В эндокринной части поджелудочной железы помимо инсулина образуется глюкагон. Аналогичным с ним 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, в частности кортикостероидных, заключаются в том, что они создают условия для проявления действия другого гормона. Гормоны обладают также многими другими свойствами.

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. Изменения физиологических и биохимических реакций под действием гормонов способствуют приспособлению животных к постоянно изменяющимся условиям внешней среды (адаптации).

Можно выделить несколько уровней регуляции в организме (рис. 121):

1. *Нейрогуморальная регуляция* — клетки мозга с помощью рецепторов воспринимают различные сигналы внешней и внутренней среды и преобразуют их в волну деполяризации нервного волокна (нервный импульс). Это сопровождается высвобождением из нервных клеток в синапс *нейромедиаторов* — химических сигналов, вызывающих изменения обмена веществ в нервных и эндокринных клетках.

2. *Гормональная регуляция* (дистанционное управление) осуществляется посредством *гормонов* — химических сигналов, освобож-



Рис. 121. Нейрогуморальная регуляция в организме

дающихся в кровь в ответ на специфический стимул со стороны нервной системы (гипоталамуса, гипофиза), и достигающих своих специфических тканей-мишеней. Гормоны модифицируют обмен веществ через внутриклеточные механизмы регуляции. Отработанные гормоны разрушаются специфическими ферментами.

3. *Внутриклеточные механизмы регуляции* реализуются посредством:

- изменения активности имеющихся ферментов (ингибирование, активация);
- изменения количества белков и ферментов (индукция и репрессия синтеза и распада белков);
- изменения скорости трансмембранного транспорта веществ через мембрану.

5.9. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система является высшей интегрирующей и координирующей системой организма человека, обеспечивающей согласованную деятельность внутренних органов и связь организма с внешней средой.

Нервная система состоит из нервных клеток — **нейронов** (насчитывается 25 млрд нейронов в головном мозге и 25 млн на периферии). Различается:

- **центральная нервная система** (головной и спинной мозг);
- **периферическая нервная система** представлена отходящими от головного и спинного мозга нервами и нервными узлами, расположенными вне головного и спинного мозга.

По *функции* нервная система подразделяется так:

- **соматическая нервная система** осуществляет преимущественно связь организма с внешней средой: восприятие раздражений, регуляцию движений поперечно-полосатой мускулатуры и др.;
- **вегетативная (автономная) нервная система** регулирует обмен веществ и работу внутренних органов: биение сердца, тонус сосудов, перистальтические сокращения кишечника, секрецию различных желез и др.

Обе они функционируют в тесном взаимодействии, однако вегетативная нервная система обладает некоторой самостоятельностью (автономностью), управляя произвольными функциями (рис. 122).

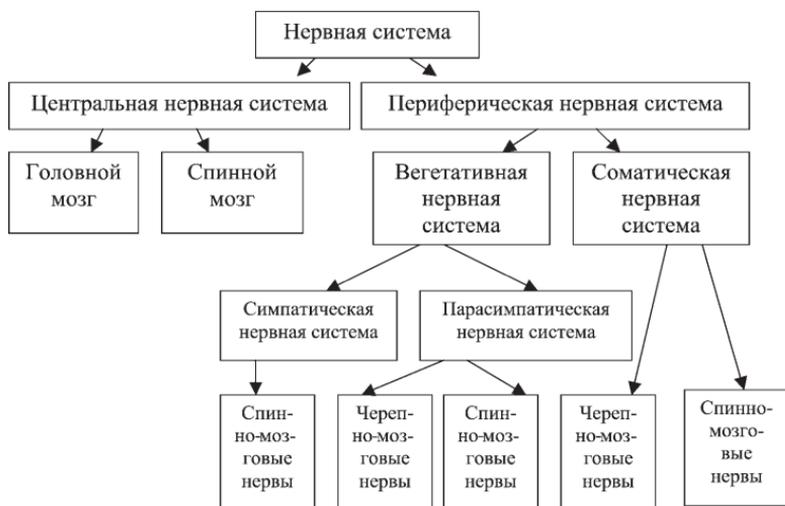


Рис. 122. Схема строения нервной системы

Мозг состоит из серого и белого вещества.

Серое вещество представляет собой скопление нейронов. В спинном мозге оно находится в центре, окружая спинно-мозговой канал. В головном мозге, наоборот, серое вещество расположено по поверхности, образуя кору и отдельные скопления — **ядра**, сосредоточенные в белом веществе.

Белое вещество находится под серым и составлено нервными волокнами, покрытыми оболочками. Нервные волокна, соединяясь, слагают нервные пучки, а несколько таких пучков образуют отдельные **нервы**.

Центростремительные, или **чувствительные** — нервы, проводящие возбуждение с периферии в центральную нервную систему.

Центробежные, или **двигательные** — нервы, по которым возбуждение передается из центральной нервной системы к органам.

Головной и спинной мозг одеты *тремя оболочками*:

- *твердая* — наружная, соединительнотканная, выстилает внутреннюю полость черепа и позвоночного канала;
- *паутинная* — расположена под твердой — тонкая оболочка с небольшим количеством нервов и сосудов;
- *сосудистая* — сращена с мозгом, заходит в борозды и содержит много кровеносных сосудов.

Между сосудистой и паутинной оболочками образуются полости, заполненные жидкостью.

В ответ на раздражение нервная ткань приходит в состояние возбуждения — процесс, вызывающий или усиливающий деятельность органа.

Проводимость — свойство нервной ткани передавать возбуждение. Скорость проведения возбуждения составляет от 0,5 до 100 м/с и зависит от типа нервного волокна. С максимальной скоростью возбуждение передается по чувствительным волокнам, берущим начало в мышцах, и двигательным волокнам скелетных мышц. Чувствительные волокна, проводящие ощущения прикосновения и давления (от кожи), обладают меньшей проводимостью: скорость импульса составляет 50 м/с. По волокнам, передающим сигнал боли, возбуждение идет со скоростью 1 м/с.

Возбуждение проводится по нервным волокнам изолированно и не переходит с одного волокна на другое, чему препятствуют миелиновые оболочки, покрывающие нервные волокна. В основе возбуждения лежит процесс изменения концентрации анионов и катионов по обе стороны мембраны нервной клетки (и ее отростков) — развитие электрохимического потенциала.

Прохождение нервных импульсов. Потенциал покоя и потенциал действия. Основная функция нейрона состоит в распространении и интегрировании кодированной информации. Элементарным проявлением этой активности служит **возбуждение**. Большая часть свойств нейрона осуществляется благодаря *особому составу мембраны нервной клетки*. Обычный двойной липидный слой образован в своей внешней части *сфинголипидами*, которые, в особенности сульфатиды, обладают способностью создавать кольцевое окружение функциональных белковых агрегатов (например, Na^+ , K^+ -АТФ-азы) и облегчать *избирательный транспорт ионов через мембрану*. В случае нейрона работа этого белка приводит к следующему *распределению ионов между внутри- (in) и внеклеточным (out) пространством* (табл. 24).

Таблица 24

Распределение ионов при потенциале покоя

Ионы	Концентрация ионов, мМ/л		Равновесный потенциал, мВ
	внутри клетки	снаружи клетки	
Na^+	15	140	60
K^+	150	4,5	-90
Cl^-	9	100	-70

Внутри клетки: $[\text{K}^+]_{\text{in}} = 150 \text{ мМ}$, $[\text{Na}^+]_{\text{in}} = 15 \text{ мМ}$, $[\text{Cl}^-]_{\text{in}} = 9 \text{ мМ}$

Вне клетки: $[\text{K}^+]_{\text{out}} = 4,5 \text{ мМ}$, $[\text{Na}^+]_{\text{out}} = 140 \text{ мМ}$, $[\text{Cl}^-]_{\text{out}} = 100 \text{ мМ}$

Неравномерное распределение ионов создает **трансмембранный потенциал покоя** (примерно -70 мВ) — трансмембранная разность потенциалов между цитоплазмой и внеклеточным раствором, когда *нейрон не проводит нервный импульс*.

Na^+ , K^+ -АТФ-аза — «ионный насос», локализованный в мембране, обеспечивает неравенство концентрации ионов — *активный транспорт ионов против градиента концентрации: закачивание K^+ в клетку и выкачивание Na^+ из клетки*. Этот процесс сопровождается затратой энергии. Расщепление одной молекулы АТФ достаточно для одновременного транспорта 2-х ионов K^+ и 3-х ионов Na^+ .

При *нервной активности* ионы, преобладающие внутри клетки (K^+), имеют тенденцию *пассивно диффундировать* из нейрона, а ионы, преобладающие вне клетки (Na^+) — поступать внутрь нейрона. При действии на клетку раздражителя возбуждение нерва временно вызывает резкое возрастание проницаемости мембраны нервной клетки для ионов K^+ и Na^+ , которые получают возможность перемещаться по градиенту концентрации. При этом *поток ионов Na^+ в клетку превышает поток ионов K^+ наружу*, что приводит к возникновению **потенциала действия**.

Изменение проницаемости мембраны происходит в результате изменения заряда и конформации белковых молекул, образующих отдельные каналы для транспорта Na^+ и K^+ (рис. 123).

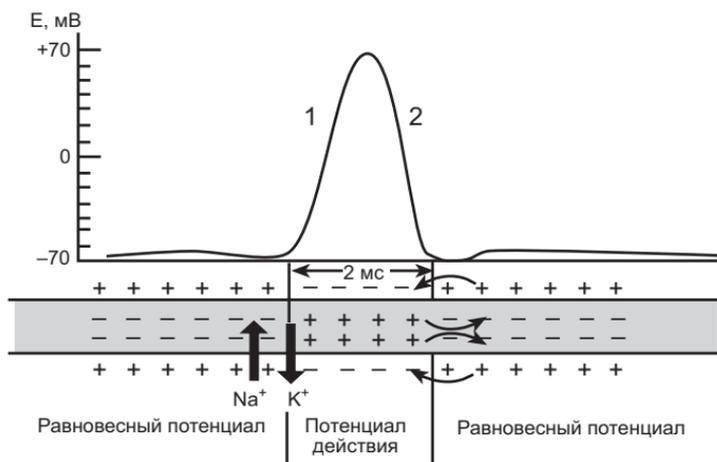


Рис. 123. Происхождение мембранного потенциала действия нейрона:

1 — фаза деполяризации; 2 — фаза реполяризации

Исходная отрицательная величина потенциала покоя (-70 мВ) меняется на положительную (от $+50$ до 170 мВ). Это происходит потому, что избыток ионов Na^+ проникает через мембрану снаружи внутрь клетки, а избыток ионов K^+ с небольшим запозданием по другому каналу переходит в обратном направлении. Изменение отношения их концентраций приводит к изменению знака потенциала. Величина потенциала равна алгебраической сумме потенциала покоя и потенциала, образованного движением двух ионов: $+70$ мВ (или 50 мВ) $- (-70$ мВ) = 140 мВ (или 120 мВ).

Потенциал действия сохраняется примерно 10 мс, из которых $1-2$ мс приходятся на соответствующий пиковый потенциал, после чего происходит восстановление исходного состояния в результате *активного транспорта* Na^+ и K^+ .

Электрический ток, генерируемый потенциалом, направлен через тело нейрона к периферийному участку, который сохраняет исходную проницаемость, далее через мембрану и обратно вдоль ее внешней поверхности. Так вызывается изменение проницаемости соседнего участка и происходит передача импульса вдоль нейрона. В результате возбуждение передается к синапсу.

Деятельность нервной системы носит **рефлекторный характер**.

Рефлекс — закономерная ответная реакция организма на изменения внешней или внутренней среды, осуществляемая при посредстве центральной нервной системы в ответ на раздражение рецепторов. Рефлекторные реакции многообразны: сужение зрачка при ярком свете, выделение слюны при попадании пищи в рот и др.

Рецепторы — нервные окончания, воспринимающие информацию об изменениях, происходящих во внешней и внутренней среде. Любое раздражение (механическое, световое, звуковое, химическое, электрическое, температурное), воспринимаемое рецептором, преобразуется (трансформируется) в процесс возбуждения. Возбуждение передается по чувствительным — центrostремительным нервным волокнам в центральную нервную систему, где происходит срочный процесс переработки импульсов. Отсюда импульсы направляются по волокнам центробежных нейронов к исполнительным органам, реализующим ответную реакцию — соответствующий приспособительный акт.

Рефлекторная дуга — путь, по которому проходят нервные импульсы (нервное возбуждение) от рецепторов к исполнительному (рабочему) органу при осуществлении рефлекса. Включает 5 отделов:

- 1) рецепторы, воспринимающие раздражение;
- 2) чувствительные, центроостремительные (афферентные) нервы, передающие возбуждение к центральной нервной системе;
- 3) вставочные нейроны, передающие возбуждение с чувствительных нейронов на исполнительные двигательные нейроны;
- 4) двигательные, центробежные (эфферентные) нервы, проводящие нервные импульсы (возбуждение) от центральной нервной системы на периферию к рабочему органу;
- 5) исполнительный рабочий орган, реагирующий на полученное раздражение, деятельность которого изменяется в результате рефлекса.

Для осуществления любого рефлекса необходима целостность всех звеньев рефлекторной дуги (рис. 124, 125).

Между центральной нервной системой и рабочими органами существуют *прямые и обратные связи*, лежащие в основе процессов саморегуляции функций в организме, например дыхания, кровообращения и т. д.

В осуществлении любого рефлекторного акта участвуют **процесс возбуждения**, вызывающий или усиливающий определенную деятельность, и **процесс торможения**, выключающий те нервные центры, которые могли бы мешать осуществлению этой деятельности организма. **Процесс торможения** противоположен возбуждению: он прекращает деятельность, ослабляет или препятствует

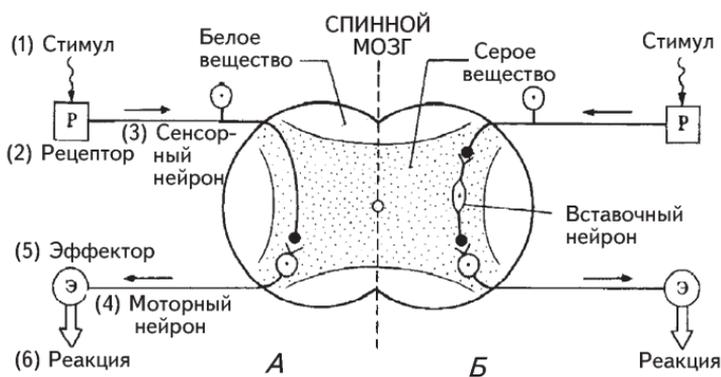


Рис. 124. Схема рефлекторной дуги

А — моносинаптическая рефлекторная дуга; Б — полисинаптическая рефлекторная дуга



Рис. 125. Схема рефлекторного акта

ее возникновению. Возбуждение в одних центрах нервной системы сопровождается торможением в других: нервные импульсы, поступающие в ЦНС, могут задерживать те или иные рефлексы. Явление **центрального торможения** было открыто в 1862 г. великим отечественным ученым И.М. Сеченовым.

Взаимодействие процессов возбуждения и торможения лежит в основе нервной деятельности, регуляции и координации функций в организме. Например, во время ходьбы чередуется сокращение мышц сгибателей и разгибателей: при возбуждении центра сгибания импульсы следуют к мышцам-сгибателям, одновременно с этим центр разгибания тормозится и не посылает импульсы к мышцам-разгибателям, вследствие чего последние расслабляются, и наоборот. Таким образом, оба процесса взаимосвязаны, что обеспечивает согласованную деятельность органов и всего организма в целом.

5.9.1. Спинной и головной мозг

Спинальный мозг расположен в позвоночном канале. Он имеет вид трубки (белого тяжа) длиной около 45 см и диаметром 1 см, отходящей от головного мозга. В центре проходит спинно-мозговой канал (полость), заполненный спинно-мозговой жидкостью, вокруг которого сосредоточено **серое вещество** — состоит из тел нервных клеток и дендритов и имеет на поперечном срезе форму бабочки. Серое вещество окружено **белым веществом** — скоплением пучков отростков нервных клеток.

В сером веществе различают *два передних и два задних рога*.

- В передних рогах находятся двигательные нейроны — **мотонейроны**, от которых отходят двигательные нервы.

- Задние рога включают нервные клетки, к которым подходят **чувствительные волокна** задних корешков. Здесь находятся **вставочные нейроны**, которые осуществляют связь между чувствительными и двигательными нейронами.

Чувствительные нейроны лежат вне тяжа, в спинно-мозговых узлах по ходу чувствительных нервов.

От двигательных нейронов передних рогов отходят длинные отростки — **аксоны**, образующие передние корешки и продолжающиеся далее в двигательные нервные волокна.

К задним рогам подходят аксоны чувствительных нейронов, формирующие задние корешки, которые поступают в спинной мозг и передают туда возбуждение с периферии. Здесь возбуждение переключается на вставочный нейрон, а от него — на короткие отростки двигательного нейрона, с которого затем по аксону оно сообщается рабочему органу.

В межпозвонковых отверстиях передние и задние (двигательные и чувствительные) корешки соединяются между собой, образуя **смешанные (двигательные и чувствительные) спинно-мозговые нервы**, которые затем распадаются на передние и задние ветви. Каждая из них состоит из чувствительных и двигательных волокон. Таким образом, на уровне каждого позвонка от спинного мозга в обе стороны отходит всего 31 пара спинно-мозговых нервов смешанного типа. Каждая пара нервов иннервирует определенную группу мышц и соответствующий участок кожи.

Белое вещество спинного мозга образовано отростками нервных клеток (нервными волокнами, аксонами), объединенными в проводящие пути, которые тянутся вдоль спинного мозга, соединяя как отдельные его сегменты друг с другом, так и спинной мозг с головным.

Одни проводящие пути называются **восходящими**, или **чувствительными**, передающими возбуждение в головной мозг (частично являются продолжением волокон задних корешков, частично отростков и клеток спинного мозга и восходят к головному мозгу), другие — **нисходящими**, или **двигательными**, проводящими импульсы от головного мозга к определенным сегментам спинного мозга (идущие из головного мозга в спинной мозг на соединение с клетками, дающими начало передним двигательным корешкам).

Функции спинного мозга. Спинной мозг выполняет две важные функции — рефлекторную и проводниковую.

1. **Рефлекторная функция.** В сером веществе спинного мозга замыкаются **рефлекторные пути** многих двигательных реакций, например коленного рефлекса. Каждый рефлекс осуществляется под контролем строго определенного участка центральной нервной системы — нервного центра.

Нервный центр — совокупность нервных клеток, расположенных в одном из отделов мозга и регулирующих деятельность какого-либо органа или системы. Например, центр коленного рефлекса находится в поясничном отделе спинного мозга, центр мочеиспускания — в крестцовом, центр расширения зрачка — в верхнем грудном сегменте спинного мозга. Жизненно важный двигательный центр диафрагмы локализован в III–IV шейных сегментах. Дыхательный, сосудодвигательный центры расположены в продолговатом мозге.

В большинстве рефлексов спинного мозга участвуют **вставочные нейроны** (входят в состав нервного центра). В **нервном центре** перерабатывается информация, которая поступает с соответствующих рецепторов кожи, двигательного аппарата, кровеносных сосудов, пищеварительного тракта, выделительных и половых органов, и формируются импульсы, передающиеся на исполнительные органы — сердце, сосуды, скелетные мышцы, железы и т. д. В результате их функциональное состояние изменяется. Нервные центры спинного мозга непосредственно связаны с рецепторами и исполнительными органами тела.

Двигательные нейроны спинного мозга обеспечивают сокращение мышц туловища и конечностей, а также дыхательных мышц — диафрагмы и межреберных. Для регуляции рефлекса, его точности необходимо участие и высших отделов ЦНС, включая кору головного мозга.

В спинном мозге расположены многие **центры вегетативной иннервации** внутренних органов.

2. **Проводниковая функция.** Пучки нервных волокон, образующих белое вещество, соединяют различные отделы спинного мозга между собой и головной мозг со спинным. Различают:

1) **Восходящие пути.** Центростремительные нервные импульсы по проводящим путям спинного мозга передают в головной мозг информацию об изменениях во внешней и внутренней среде организма. Возбуждение, возникающее в рецепторах кожи, мышц, внут-

ренных органов, проводится по спинно-мозговым нервам в задние корешки спинного мозга, воспринимается чувствительными нейронами спинно-мозговых узлов и отсюда направляется либо в задние рога спинного мозга, либо в составе белого вещества достигает ствола, а затем коры больших полушарий.

2) **Нисходящие пути** проводят возбуждение от головного мозга к двигательным нейронам спинного мозга. Отсюда возбуждение по спинно-мозговым нервам передается к исполнительным органам.

Деятельность спинного мозга у млекопитающих и человека подчинена координирующим и активирующим влияниям вышележащих отделов центральной нервной системы, регулирующих спинно-мозговые рефлексы. Поэтому рефлексы, присущие самому спинному мозгу, можно изучить в «чистом виде» только после отделения спинного мозга от головного. Первым следствием перерезки или травмы спинного мозга является спинальный шок (удар, потрясение), который длится у лягушки 3–5 мин, собаки — 7–10 сут, человека — 3–5 мес. В это время все спинальные рефлексы исчезают. Когда шок проходит, то простые спинно-мозговые рефлексы восстанавливаются, но пострадавший остается парализованным, превращается в инвалида.

Головной мозг расположен в черепной коробке (в мозговом отделе черепа), окружен оболочками, омывается черепно-мозговой жидкостью. Средняя его масса 1 300–1 500 г (иногда до 2 000 г). После рождения человека масса мозга составляет 350–390 г, и рост его продолжается до 20 лет.

Мозг состоит из 5 отделов (рис. 126):

- переднего (большие полушария);
- промежуточного;
- среднего;
- заднего;
- продолговатого мозга.

Филогенетически более древняя часть — **ствол головного мозга** включает продолговатый мозг, мозговой (варолиев) мост, средний и промежуточный мозг. Внутри головного мозга находятся 4 сообщающиеся между собой полости — мозговые желудочки, заполненные спинно-мозговой жидкостью.

- I и II желудочки расположены в больших полушариях;
- III — в промежуточном мозге;
- IV — в продолговатом мозге.

У человека полушария достигают высокого развития, составляя 80% массы мозга. В белом веществе ствола залегают много-

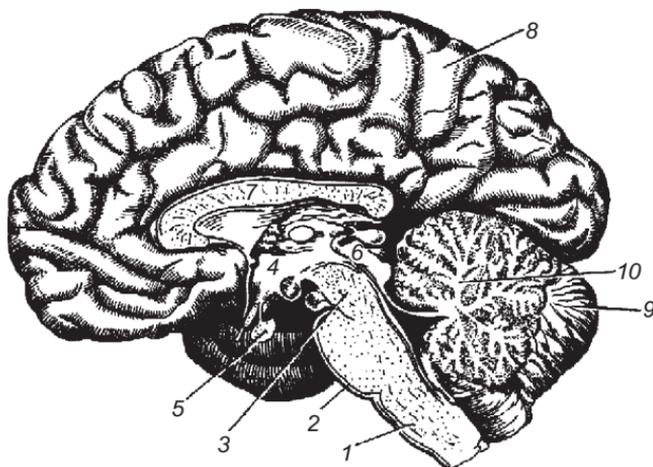


Рис. 126. Строение головного мозга человека:

1 — продолговатый мозг; 2 — мост; 3 — средний мозг; 4 — промежуточный мозг; 5 — гипофиз (нижний мозговой придаток); 6 — четверохолмие; 7 — мозолистое тело; 8 — правое полушарие; 9 — полушарие мозжечка; 10 — червячок

численные ядра серого вещества. От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов (их ядра находятся в стволе мозга), из которых зрительные, слуховые и обонятельные являются чувствительными нервами, остальные (за исключением чисто двигательных нервов, иннервирующих мышцы глаз) — смешанными.

Стволовая часть мозга прикрыта полушариями головного мозга.

Продолговатый мозг — продолжение спинного и повторяет его строение: на передней и задней поверхностях здесь также залегают борозды.

Он состоит из белого вещества — проводящих пучков, где рассеяны скопления серого вещества — ядра, от которых берут начало черепные нервы — с IX по XII пары, в их числе языкоглоточный (IX пара), блуждающий (X пара), иннервирующий органы дыхания, кровообращения, пищеварения и другие системы, подъязычный (XII пара).

Вверху продолговатый мозг продолжается в утолщение — **варолиев мост**, а с боков от него отходят нижние ножки **мозжечка**. Сверху и с боков почти весь продолговатый мозг прикрыт большими полушариями и мозжечком.

Продолговатый мозг выполняет *рефлекторную* и *проводниковую функции*. По чувствительным нервам продолговатый мозг получает импульсы от рецепторов кожи головы, слизистых оболочек рта, носа, глаз, гортани, трахеи, а также от рецепторов сердечно-сосудистой и пищеварительной систем, от органа слуха и вестибулярного аппарата.

В сером веществе продолговатого мозга залегают жизненно важные **центры**, регулирующие сердечную деятельность, просвет кровеносных сосудов, дыхание (центры вдоха и выдоха), глотание, осуществляющие защитные рефлексы (чихание, кашель, рвота, слезотечение, мигание ресниц), секрецию слюны, желудочного и поджелудочного сока и др.

Центры продолговатого мозга, иннервирующие дыхательные мышцы, мышцы голосовых связок, языка и губ, играют важную роль в формировании речи.

Продолговатый мозг принимает участие и в регуляции тонуса скелетных мышц.

Через него осуществляется замыкание разнообразных нервных путей, соединяющих центры переднего мозга, мозжечка и промежуточного мозга со спинным. На работу продолговатого мозга влияют импульсы, поступающие от коры больших полушарий, мозжечка и подкорковых ядер.

Повреждение продолговатого мозга может быть причиной смерти вследствие прекращения сердечной деятельности и дыхания.

Задний мозг включает варолиев мост и мозжечок.

Варолиев мост снизу ограничен продолговатым мозгом, сверху переходит в ножки мозга, боковые его отделы образуют средние ножки мозжечка. В веществе варолиевого моста находятся ядра с V по VIII пары черепно-мозговых нервов (тройничный, отводящий, лицевой, слуховой).

Мозжечок расположен позади от моста и продолговатого мозга. Поверхность его состоит из серого вещества (кора). Под корой мозжечка внутри находится белое вещество, в котором имеются скопления серого вещества — ядра.

Мозжечок представлен двумя полушариями, средней частью — червем и тремя парами ножек, образованных нервными волокнами, с помощью которых он связан с другими отделами головного мозга.

Основная **функция** мозжечка — *безусловно-рефлекторная координация движений*, определяющая их четкость, плавность и со-

хранение равновесия тела, а также поддержание тонуса мышц. Через спинной мозг по проводящим путям импульсы от мозжечка поступают к мышцам.

Многочисленными нервными путями мозжечок связан со всеми отделами центральной нервной системы. При нарушении функций мозжечка наблюдаются падение тонуса мышц, неустойчивые движения, дрожание головы, туловища и конечностей, нарушение координации, плавности, движений, расстройства вегетативных функций — желудочно-кишечного тракта, сердечно-сосудистой системы и др. Контролирует деятельность мозжечка кора больших полушарий.

Средний мозг расположен впереди варолиева моста, представлен четверохолмием и ножками мозга. В центре его проходит узкий канал (водопровод мозга), соединяющий III и IV желудочки.

Мозговой водопровод окружен серым веществом, в котором лежат ядра III и IV пар черепно-мозговых нервов. В ножках мозга продолжаются проводящие пути от продолговатого мозга и варолиева моста к большим полушариям.

Средний мозг играет важную роль в регуляции мышечного тонуса и осуществлении установочных рефлексов, благодаря которым возможны стояние и ходьба. Чувствительные ядра среднего мозга находятся в буграх четверохолмия:

- в **верхних** заключены ядра, связанные с органами **зрения**;
- в **нижних** — ядра, связанные с органами **слуха**. При их участии осуществляются ориентировочные рефлексы на свет и звук.

Промежуточный мозг занимает в стволе самое высокое положение и лежит спереди от ножек мозга. Состоит из двух зрительных бугров, надбугорной, подбугорной области и коленчатых тел.

По периферии промежуточного мозга находится белое вещество, а в его толще — ядра серого вещества.

Зрительные бугры (таламус) — главные подкорковые центры чувствительности: сюда по восходящим путям поступают импульсы со всех рецепторов тела, а отсюда — к коре больших полушарий. Зрительные бугры регулируют ритм корковой активности и участвуют в образовании условных рефлексов, эмоций и т. д.

Подбугорная область (гипоталамус) связана со всеми отделами центральной нервной системы и с железами внутренней секреции. Она является регулятором обмена веществ и температуры тела, постоянства внутренней среды организма и функций пищеварительной, сердечно-сосудистой, мочеполовой систем, а также желез

внутренней секреции. В подбугорной области находятся центры, совокупность которых представляет собой **высший подкорковый центр вегетативной нервной системы**, регулирующей обмен веществ в организме, теплоотдачу, постоянство внутренней среды. В передних отделах гипоталамуса располагаются парасимпатические центры, в задних — симпатические.

В ядрах **коленчатых тел** сосредоточены подкорковые зрительные и слуховые центры. К коленчатым телам направляется II пара черепно-мозговых нервов — зрительные.

Ствол мозга связывают с окружающей средой и с органами тела черепно-мозговые нервы. По характеру воздействия они могут быть чувствительными (I, II, VIII), двигательными (III, IV, VI, IX, XII) и смешанными (V, VII, IX, X пары).

Сетчатое образование, или **ретикулярная формация**, — скопление нейронов, образующее с их отростками густую сеть, расположенное в глубоких структурах ствола мозга. Все центроостремительные нервные волокна дают в стволе мозга ответвления в сетчатое образование. Ретикулярная формация оказывает активизирующее воздействие на кору головного мозга, поддерживая состояние бодрствования и концентрируя внимание. Разрушение ретикулярной формации вызывает глубокий сон, а раздражение — пробуждение. Кора больших полушарий регулирует активность сетчатого образования.

Передний мозг состоит из сильно развитых полушарий и соединяющей их срединной части. Правое и левое полушария отделены друг от друга глубокой щелью, на дне которой лежит мозолистое тело. **Мозолистое тело** соединяет оба полушария посредством длинных отростков нейронов, образующих проводящие пути.

Полости полушарий представлены боковыми желудочками (I и II). Поверхность полушарий образована **серым веществом**, или **корой головного мозга**, состоящей из нейронов и их отростков.

Под корой залегает **белое вещество** — проводящие пути, состоящие из нервных волокон. **Проводящие пути** соединяют различные участки коры с другими отделами головного мозга и со спинным мозгом. В белом веществе правого и левого полушарий, соединенных между собой перемычкой из нервных волокон, находятся скопления нервных клеток, образующих **подкорковые ядра серого вещества**, через которые происходит передача возбуждений в кору и из нее.

Частью больших полушарий является **обонятельный мозг** с отходящей от него парой обонятельных нервов (I пара).

У взрослого человека **большие полушария** составляют 80% массы головного мозга. Кора толщиной 2,5–3 мм покрывает поверхность мозга площадью 2 000–2 500 см²; в ней насчитывается 10¹¹ нейронов, расположенных в шести слоях лежащих друг над другом нервных клеток разных категорий.

Кора образует складки — **извилины**, ограниченные бороздами; в них заключено около 70% поверхности коры.

Борозды делят поверхность полушарий на доли. В каждом полушарии различают *4 доли*:

- лобную;
- теменную;
- височную;
- затылочную.

Самые глубокие борозды — **центральные**, отделяющие лобные доли от теменных, и **боковые**, отграничивающие височные доли от остальных; **теменно-затылочная борозда** отделяет теменную долю от затылочной.

Спереди от центральной борозды в лобной доле находится **передняя центральная извилина**, позади нее — **задняя центральная извилина**.

Основание мозга — нижняя поверхность полушарий и ствол мозга.

Функции коры головного мозга:

- 1) взаимодействие организма с внешней средой (поведенческие реакции);
- 2) объединение функций организма, т.е. нервная регуляция всех органов.

В кору больших полушарий головного мозга поступает информация от большого количества разнообразных высокоспециализированных рецепторов, способных улавливать самые незначительные изменения во внешней и внутренней среде.

Рецепторы, расположенные в коже, реагируют на изменения во внешней среде. В мышцах и сухожилиях находятся рецепторы, сигнализирующие в мозг о степени натяжения мышц, движениях суставов. Имеются рецепторы, реагирующие на изменения химического и газового состава крови, осмотического давления, температуры и др. В рецепторе раздражение преобразуется в нервные импульсы. По чувствительным нервным путям импульсы проводятся к соответствующим чувствительным зонам коры головного мозга, где и формируется специфическое ощущение — зрительное, обонятельное и др.

Кора больших полушарий выполняет функцию высшего анализатора сигналов от всех рецепторов тела и синтеза ответных реакций в биологически целесообразный акт. Она является высшим органом координации рефлекторной деятельности, приобретения и накопления индивидуального жизненного опыта, образования временных связей — условных рефлексов. Проводящие пути головного мозга связывают его части между собой, а также со спинным мозгом, так что вся центральная нервная система функционирует как единое целое.

Анализатор — функциональная система, состоящая из рецептора, чувствительного проводящего пути и зоны коры, куда проецируется данный вид чувствительности. Анализ и синтез полученной информации осуществляются в строго определенном участке — **зоне коры больших полушарий**.

По особенностям клеточного состава и строения кору больших полушарий разделяют на ряд участков, называемых **корковыми полями**. Функции отдельных участков коры неодинаковы. Каждому рецепторному аппарату на периферии соответствует область в коре — **корковое ядро анализатора**.

Важнейшие зоны коры (рис. 127):

- *Двигательная* — расположена в переднецентральной и заднецентральной областях коры (в передней центральной извилине впереди центральной борозды лобной доли).

- *Чувствительная* — зона кожно-мышечной чувствительности — расположена позади центральной борозды, в задней центральной извилине теменной доли. Наибольшую площадь занимает корковое представительство рецепторов кисти и большого пальца руки, голосового аппарата и лица, наименьшую — представительство туловища, бедра и голени.

- *Зрительная* — сосредоточена в затылочной доле коры. В нее поступают импульсы от сетчатки глаза, она осуществляет различение зрительных раздражений.

- *Слуховая* — расположена в верхней височной извилине височной доли.

- *Обонятельная и вкусовая* — в переднем отделе (на внутренней поверхности) височной доли каждого полушария.

В нашем сознании деятельность анализаторов отражает внешний материальный мир. Это дает возможность приспосабливаться к условиям среды путем изменения поведения.

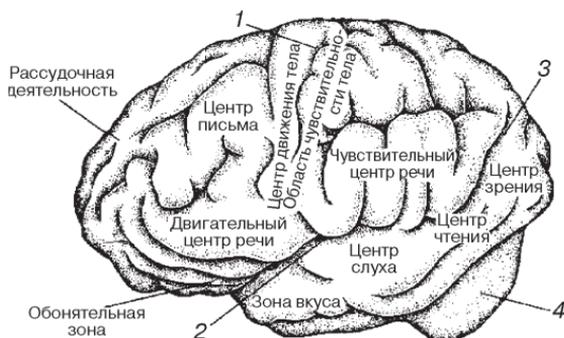


Рис. 127. Функциональные зоны коры больших полушарий:

1 — центральная борозда; впереди центральной борозды расположена двигательная зона, координирующая мышечные движения, здесь возникают двигательные импульсы, идущие затем по нисходящим путям к скелетным мышцам; позади центральной борозды, в задней центральной извилине теменной доли расположена зона кожно-мышечной чувствительности; 2 — боковая борозда; 3 — теменно-затылочная борозда (отделяет чувствительные зоны коры: зрительную, слуховую, кожно-мышечную, центры обоняния и вкуса); чувствительные зоны коры по восходящим нервным путям получают информацию от рецепторов тела и участвуют в формировании ощущений; 4 — мозжечок осуществляет координацию движений, поддержание равновесия

Деятельность коры головного мозга человека и высших животных определена И.П. Павловым как **высшая нервная деятельность**, представляющая собой условно-рефлекторную функцию коры головного мозга.

5.9.2. Особенности высшей нервной деятельности

Высшая нервная деятельность — функция коры больших полушарий головного мозга и ближайших подкорковых образований, где вырабатываются заново временные нервные связи (условные рефлексы), обеспечивающие наиболее тонкое и совершенное индивидуальное приспособление организма к изменяющимся условиям внешней среды. Высшая нервная деятельность носит рефлекторный характер. Высшим животным и человеку присущи бе-

Сравнительная характеристика условных и безусловных рефлексов

Безусловные рефлексы	Условные рефлексы
Врожденные	Приобретенные организмом в течение жизни
Видовые	Индивидуальные
Жизненно необходимы	Способствуют выживанию, адаптации
Осуществляются в ответ на безусловный раздражитель	Осуществляются в ответ на любое воспринимаемое организмом раздражение и формируются на базе безусловных рефлексов
Относительно постоянные, мало изменяющиеся в течение жизни	Непостоянные, могут выработаться и исчезнуть
Не поддаются торможению	Возможно внешнее и внутреннее торможение
Независимы от внешней среды	Изменяются под влиянием среды
Имеют готовые и постоянные рефлекторные дуги	Имеют временные рефлекторные дуги, формирующиеся при определенных условиях
Осуществляются на уровне спинного мозга, ствола мозга и подкорковых ядер	Осуществляются за счет деятельности коры головного мозга
Являются основой инстинктивного поведения	Являются основой формирования навыков
Например, дыхательный, сосательный, глотательный, слюноотделительный, болевой	Например, слюноотделение у собаки в ответ на свет, звук; дрессировка животных; индивидуальные привычки человека

условные и условные рефлексы. Их *специфика* состоит в следующем (табл. 25).

Безусловные рефлексы, обеспечивающие поддержание жизнедеятельности в относительно постоянных условиях среды, присущи человеку с рождения. К ним относятся пищевые (сосание, глотание, слюноотделение и др.), оборонительные (кашель, мигание, отдергивание руки и др.), размножения (выкармливание и уход за потомством), дыхательные и т. д.

Условные рефлексы вырабатываются на базе безусловных при воздействии условного раздражителя. Они обеспечивают более совершенное приспособление организма к меняющимся условиям внешней среды. Они помогают находить пищу по запаху, уходить от опасности, ориентироваться и др.

Условные рефлексы вырабатываются в течение индивидуальной жизни животных и человека. Поэтому они строго индивиду-

дуальны: у одних особей они могут быть, у других отсутствуют. Для возникновения таких рефлексов необходимо совпадение во времени действия условного раздражителя с действием безусловного. Лишь многократное совпадение этих двух раздражителей приводит к образованию временной связи между двумя центрами.

У человека и млекопитающих новые условные рефлексы формируются в течение всей жизни, они замыкаются в коре головного мозга и носят *временный характер*, так как представляют временные связи организма с условиями среды, в которых он находится.

Различные раздражители внешней среды, действующие на организм, могут вызвать в коре не только образование условных рефлексов, но и их торможение. **Безусловное торможение** возникает сразу при первом же действии раздражителя.

Торможение условных рефлексов. При изменении условий среды ранее выработанные условные рефлексы угасают, образуются новые. И.П. Павлов различал два вида торможения условных рефлексов.

Внешнее торможение возникает при воздействии на организм раздражителя, более сильного, чем прежний. При этом в коре головного мозга образуется новый очаг возбуждения. Например, у собаки условный слюноотделительный рефлекс, выработанный на свет, тормозится в условиях опыта более сильным раздражителем — звуком звонка. Последний вызывает в слуховой зоне коры мозга сильное возбуждение. Вначале оно порождает торможение соседних участков, а затем распространяется на зрительную зону. Поэтому возбуждение через расположенные в ней нейроны проводится не может и дуга прежнего условного рефлекса прерывается.

Внутреннее торможение возникает в дуге условного рефлекса тогда, когда условный раздражитель перестает получать подкрепление безусловного раздражителя и образовавшиеся в коре временные связи постепенно затормаживаются. Когда условные рефлексы повторяются в одной и той же последовательности, образуются динамичные стереотипы, которые составляют привычки и навыки.

Поведение человека связано с условно-безусловной рефлекторной деятельностью. На основе безусловных рефлексов, начиная со 2-го месяца после рождения, у ребенка вырабатываются условные рефлексы: по мере его развития, общения с людьми и влияния внешней среды в больших полушариях головного мозга постоянно возникают временные связи между различными их центрами.

Главное отличие высшей нервной деятельности человека — **мышление** и **речь**, которые появились в результате трудовой общественной деятельности. Благодаря **слову** возникают обобщенные понятия и представления, способность к логическому мышлению. Как раздражитель слово вызывает у человека большое количество условных рефлексов. На них базируются обучение, воспитание, выработка трудовых навыков, привычек.

И.П. Павлов создал учение о первой и второй сигнальной системах.

Первая сигнальная система существует у человека и животных. Эта система, центры которой находятся в коре головного мозга, воспринимает через рецепторы непосредственные, конкретные раздражители (сигналы) внешнего мира — предметы или явления. У человека они создают материальную основу для ощущений, представлений, восприятий, впечатлений об окружающей природе и общественной среде, и это составляет базу конкретного мышления.

Значение слова. У человека условные рефлексы могут образовываться не только как у животных, на основе первой сигнальной системы, когда условными раздражителями являются непосредственно предметы внешнего мира, но и на основе *второй (речевой) сигнальной системы*, когда условными раздражителями являются **слова**, выражающие понятия о предметах и явлениях.

Вторая сигнальная система свойственна человеку, связана с функцией **речи**, со словом слышимым (речь) и видимым (письмо). Посредством слова передаются сигналы о конкретных раздражителях, и в этом случае слово служит принципиально новым раздражителем — сигналом сигналов. Вторая сигнальная система возникла в результате совместной трудовой деятельности людей, при которой речь стала средством общения между ними. На этой основе возникло и развивалось далее словесное человеческое мышление. Головной мозг человека представляет собой **центр мышления** и связанный с мышлением **центр речи**.

Условные рефлексы являются физиологической основой технических процессов, основой мышления. Сознание людей связано с деятельностью коры головного мозга. При обобщении различных явлений человек открывает закономерные связи между ними — законы. Способность человека к обобщению составляет сущность *отвлеченного мышления*, которое отличает его от животных.

Мышление — результат функции всей коры головного мозга.

Обучение — приобретение индивидуального опыта. Формирование условных рефлексов — один из видов обучения. Существует много других видов обучения. Обучение возможно благодаря памяти. **Память** — комплекс процессов, протекающих в центральной нервной системе и обеспечивающих накопление, хранение и воспроизведение индивидуального опыта. Без накопления индивидуального опыта нарушается обычный ход жизни человека, он становится инвалидом, не может трудиться и приобретать даже простейшие навыки.

Сон и бодрствование. Чередование физического и умственного труда, рационализация труда, соблюдение режима дня, активный отдых имеют первостепенное значение для защиты центральной нервной системы от переутомления. **Сон** дает наиболее полный отдых центральной нервной системе. Чередование сна и бодрствования — необходимое условие существования человека.

5.9.3. Вегетативная нервная система

Вегетативная нервная система регулирует деятельность внутренних органов и процессов обмена веществ. Ее центры расположены в среднем, продолговатом и спинном мозге, а периферическая часть состоит из нервных узлов и нервных волокон, иннервирующих рабочий орган.

Вегетативная нервная система контролирует функционирование гладкой мускулатуры, сердца, других внутренних органов и желез. Тем самым она отвечает за нервную регуляцию постоянства внутренней среды организма.

Важная особенность вегетативной нервной системы — способность реагировать на изменение концентрации химических веществ в жидкостях организма. Некоторые из рецепторов вегетативной нервной системы способны воспринимать давление в просвете органа (например, в артериях) или степень наполнения органа (например, в мочевом пузыре). Другие рецепторы воспринимают изменение концентрации водородных ионов (рН) и электролитный состав внутренних органов и т. д. Благодаря этому она играет большую роль в поддержании *постоянства внутренней среды организма*.

Деятельность вегетативной нервной системы не зависит от воли человека. Вегетативная нервная система называется **автономной**, так как не находится под непосредственным контролем

сознания в отличие от произвольной, сознательно управляемой соматической системы, обеспечивающей связи организма с окружающей средой.

Характерной особенностью вегетативных нервов является их двухнейронное строение. От тела первого нейрона, расположенного в центральной нервной системе, отходит длинный отросток (аксон), образующий предузловое волокно. Оно переключается на второй нейрон, находящийся в периферическом нервном узле, от которого отходит послеузловое волокно к иннервируемым органам.

Особенностью строения вегетативных нервов является то, что они образованы безмякотными, т. е. лишенными изолирующей жироподобной оболочки, очень тонкими волокнами, проводящими возбуждение во много раз медленнее, чем другие периферические нервы.

Вегетативная нервная система *функционально делится на два отдела* — симпатический и парасимпатический. Большинство органов иннервирует как симпатическая, так и парасимпатическая нервная система.

Симпатическая часть вегетативной нервной системы связана со *средней частью спинного мозга*, где находятся тела *первых нейронов* (в боковых рогах грудных и поясничных сегментов спинного мозга). Отростки этих клеток покидают спинной мозг в составе его передних корешков и оканчиваются в *нервных узлах двух симпатических нервных цепочек*, расположенных по обе стороны спереди позвоночника. **Симпатические нервные цепочки** — нервные узлы — соединены нервными волокнами. В симпатических нервных узлах находятся тела *вторых нейронов*, отростки которых или в виде самостоятельных нервов, или в составе спинно-мозговых нервов направляются к внутренним органам и составляющим их тканям и иннервируют рабочие органы.

Симпатическая нервная система усиливает обмен веществ, повышает возбудимость большинства тканей, мобилизует силы организма на активную деятельность и осуществляет адаптационно-трофическую функцию.

Парасимпатическая нервная система начинается нейронами, лежащими в *стволе мозга и поясничном отделе спинного мозга*. **Парасимпатические узлы**, где находятся тела *вторых нейронов*, расположены в органах, на деятельность которых они влияют (отростки нейронов идут к внутренним органам в составе черепно-мозговых и тазовых нервов и оканчиваются в нервных узлах, находящихся вблизи внутренних органов или в самих органах).

Парасимпатическая нервная система способствует восстановлению израсходованных запасов энергии, регулирует жизнедеятельность организма во время сна.

По своему влиянию на физиологические функции симпатический и парасимпатический отделы вегетативной нервной системы — **антагонисты**.

Преобладающее влияние **симпатических нервов** приводит к увеличению частоты сердечных сокращений и ударного объема сердца, снижению двигательной активности кишечника, расслаблению желчного пузыря и бронхов, сокращению сфинктеров желудочно-кишечного тракта.

Стимуляция **парасимпатических волокон** оказывает противоположный эффект: частота и сила сокращений сердца уменьшаются, перистальтика кишечника усиливается, желчный пузырь и бронхи сокращаются, а сфинктеры желудочно-кишечного тракта расслабляются.

Нередко оба отдела вегетативной нервной системы в ответ на раздражение действуют совместно. Например, при повышении артериального давления возбуждаются барорецепторы, локализованные в дуге аорты. В результате частота и сила сокращений сердца снижаются. Это происходит как вследствие повышения активности парасимпатических нервных волокон, так и одновременного снижения активности симпатических волокон.

Существуют также органы, снабжаемые только симпатическими или парасимпатическими нервами.

Роль вегетативной нервной системы заключается в регуляции обмена веществ, возбудимости и автоматии периферических органов, а также самой центральной нервной системы. Вегетативная нервная система регулирует и изменяет физиологическое состояние тканей и органов, приспособляя их к деятельности организма в условиях окружающей среды.

5.9.4. Органы чувств. Анализаторы

Органы чувств обеспечивают восприятие различных раздражений, действующих на организм, служат ему для взаимосвязи и приспособления к постоянно меняющимся условиям окружающего мира, его познания. На основе показания органов чувств строятся разнообразные ощущения, которые являются источниками наших представлений об окружающем мире.

Основными элементами, определяющими специфику органов зрения, слуха, обоняния, вкуса, кожной чувствительности, равновесия, являются специализированные рецепторы, преобразующие энергию определенных раздражителей в процесс возбуждения, который передается по соответствующим нервам в центральную нервную систему. В соответствующих каждому органу чувств зонах коры больших полушарий происходит окончательное различение, анализ раздражений, воспринимаемых особенно чувствительными к ним рецепторами.

Анализатор — функциональная система, состоящая из рецептора, чувствительного проводящего пути и соответствующей зоны коры.

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 том случае, когда вещество, входящее в контакт с вкусовой почкой, растворимо в воде. Вещества, не растворимые в воде, безвкусны. 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.

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 птиц, приматов обонятельный анализатор развит плохо.

Зрение играет очень важную роль в жизни человека, обеспечивая восприятие информации о предметах и свойствах окружающей среды. Основная функция зрения состоит в различении освещенности, величины, яркости, цвета, формы, размеров наблюдаемых объектов и т. д. Наряду с другими анализаторами зрение играет

большую роль в регуляции положения тела и в определении расстояния до объекта.

Орган зрения — глаз — расположен в глазничной впадине лицевой части черепа. *Вспомогательный аппарат глаза* состоит из защитных приспособлений, слезного и двигательного аппарата. К *защитным образованиям* относятся брови, ресницы и веки, покрытые с внутренней стороны слизистой оболочкой, которая переходит на глазное яблоко. *Слезы*, выделяемые слезной железой, омывают глазное яблоко, постоянно увлажняют роговицу (увлажняется поверхность глаза и удаляются инородные мелкие частицы) и стекают по слезному каналу в носовую полость. *Двигательный аппарат* каждого глаза состоит из шести мышц, сокращения которых позволяют изменять направление взгляда. Мышцы, прикрепляющиеся к наружной поверхности глазного яблока, обеспечивают его движение.

Из глазного яблока выходит зрительный нерв, соединяющий его с головным мозгом. **Глазное яблоко** (рис. 128) состоит из внутреннего ядра и окружающих его трех оболочек — наружной, средней и внутренней.

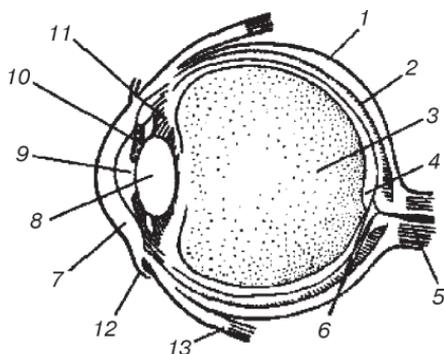


Рис. 128. Строение глаза человека:

1 — белочная оболочка; 2 — сосудистая оболочка; 3 — стекловидное тело; 4 — сетчатка; 5 — зрительный нерв; 6 — слепое пятно; 7 — роговица; 8 — хрусталик; 9 — зрачок; 10 — радужная оболочка; 11 — связка и ресничное тело; 12 — конъюнктура; 13 — мышца глазного яблока

Наружная оболочка — **склера**, или **белочная оболочка**, — непрозрачная соединительнотканная капсула, переходящая спереди в прозрачную роговицу, через которую в глаз проникает свет — определяет форму глазного яблока

Под ней находится **сосудистая оболочка**, которая переходит спереди в ресничное тело, где расположена ресничная мышца, регулирующая кривизну хрусталика, и радужную оболочку, в центре которой имеется отверстие — **зрачок**, способное суживаться и расширяться под влиянием мышц, заложенных в толще радужки. Сосудистая оболочка богата кровеносными сосудами, которые снабжают сетчатку, и содержит черный пигментный слой, поглощающий свет.

Во внутренней оболочке глаза — **сетчатке** — находятся светочувствительные фоторецепторные клетки — палочки и колбочки. В них энергия света превращается в процесс возбуждения, который передается по зрительному нерву в затылочную долю коры больших полушарий.

Колбочки сосредоточены в центре сетчатки, напротив зрачка, и обеспечивают дневное зрение, воспринимая цвета, форму и детали предметов. В месте пересечения сетчатки с оптической осью глаза располагается область наилучшего видения — **желтое пятно**, сформированное только колбочками.

На периферии сетчатки имеются только **палочки**, которые раздражаются слабым сумрачным светом, но не обладают способностью воспринимать цвета.

Слепое пятно — место, где зрительный нерв выходит из сетчатки — не содержит рецепторов (лишено палочек и колбочек).

Внутреннее ядро глазного яблока образует (вместе с роговицей) **оптическую систему глаза** и состоит из хрусталика, стекловидного тела и водянистой влаги передней и задней камер глаза.

Прозрачный и эластичный **хрусталик** расположен позади зрачка, прилегает к радужке и имеет форму двояковыпуклой линзы. Пространство между роговицей и хрусталиком заполнено жидкостью. Хрусталик вместе с роговицей и внутриглазными жидкостями преломляет входящие в глаз лучи света и фокусирует их на сетчатке. При сокращении подходящей к нему ресничной мышцы хрусталик меняет свою кривизну, принимая форму для дальнего или ближнего зрения.

Глазное яблоко наполнено **стекловидным телом** (бесцветная прозрачная масса, по консистенции напоминающая студень).

Глаз человека пропускает и преломляет лучи с длиной волны от 400 до 760 мкм. Все преломляющие среды глаза начиная с роговицы поглощают ультрафиолетовые лучи. В глазу имеются две преломляющие среды — роговица и хрусталик. Благодаря изменению кривизны хрусталика получается четкое представление о наблюдаемых объектах.

Преломившиеся лучи света от рассматриваемого предмета, попадая на сетчатку, образуют на ней уменьшенное обратное изображение. Однако мы видим предметы в прямом виде благодаря повседневной тренировке зрительного анализатора, что достигается образованием условных рефлексов, показаниями других анализаторов, их взаимодействиями, постоянной проверкой зрительных ощущений, повседневной практикой. У людей с нормальным зрением на сетчатке возникает четкое изображение предметов. Нарушения зрения часто являются следствием ненормальной длины глазного яблока.

Аккомодация — приспособление глаза к видению различно удаленных предметов. При аккомодации сокращаются мышцы, которые изменяют кривизну хрусталика. При постоянной избыточной кривизне хрусталика световые лучи преломляются перед сетчаткой и в результате возникает **близорукость**. Если же кривизна хрусталика недостаточна, то световые лучи фокусируются за сетчаткой и возникает **дальнозоркость**.

Близорукость развивается при увеличенной продольной оси глаза. Параллельные лучи, идущие от далеких предметов, собираются (фокусируются) впереди сетчатки, на которую попадают расходящиеся лучи и в результате получается расплывчатое изображение. При близорукости назначают очки с рассеивающими двояковогнутыми стеклами, уменьшающими преломление лучей настолько, что изображение предметов возникает на сетчатке.

Дальнозоркость наблюдается при укороченной оси глазного яблока. Изображение фокусируется позади сетчатки. Для исправления требуются двояковыпуклые стекла. Старческая дальнозоркость развивается обычно после 40 лет, когда хрусталик теряет эластичность, твердеет и утрачивает способность менять кривизну, что мешает четко видеть на близком расстоянии. Глаз утрачивает способность к ясному видению разноудаленных предметов.

Светочувствительный аппарат глаза. Восприятие света начинается с возбуждения фоторецепторов (колбочек и палочек), которому предшествуют специфические фотохимические реакции. В колбочках и палочках находятся светочувствительные пигменты. Функция колбочек заключается в восприятии цвета. Более чувствительны к свету палочки: они могут обеспечивать зрение при слабом освещении. Восприятие цвета колбочками связано с наличием трех типов рецепторов, которые соответственно реагируют на синий, зеленый и красный цвета. Промежуточные цвета восприни-

маются при одновременном раздражении колбочек двух или более типов.

От избыточной освещенности глаз предохраняется путем изменения диаметра зрачка. Помимо этого сетчатка сама способна компенсировать увеличение яркости: существуют колбочки и палочки, функционирующие в разных диапазонах яркостей, происходят перестройка рецепторных областей, фотохимические сдвиги и т. д.

Орган слуха воспринимает звуковые колебания воздуха. С помощью слуха воспринимается устная речь, обеспечивающая общение между людьми. Человеческое ухо способно воспринимать звуки частотой от 20 до 20 000 Гц. Слуховой анализатор человека наиболее чувствителен к звукам с частотой 2 000–4 000 Гц. Физически звуки характеризуются:

- *частотой* (числом периодических колебаний в секунду);
- *силой* (амплитудой колебаний). Физиологически этому соответствуют высота звука и его громкость;
- *звуковым спектром* (составом дополнительных периодических колебаний (обертонов), возникающих наряду с основной частотой и превышающих звук). Звуковой спектр выражается *тембром* звука.

Именно так различают звуки разных музыкальных инструментов и человеческого голоса.

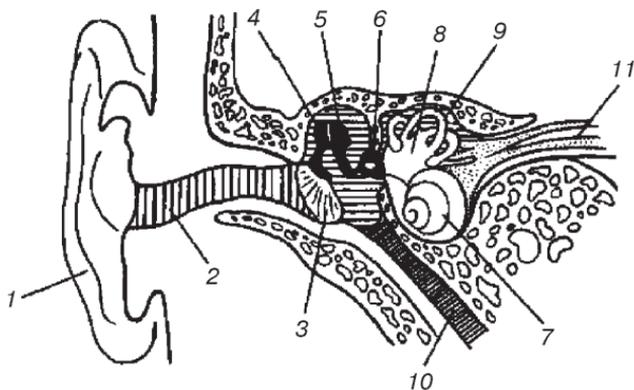


Рис. 129. Строение уха человека:

1 — ушная раковина; 2 — наружный слуховой проход; 3 — барабанная перепонка; 4 — молоточек; 5 — наковальня; 6 — стремечко; 7 — улитка; 8 — отолитовый аппарат; 9 — полукружные каналы; 10 — евстахиева труба; 11 — слуховой нерв

Орган слуха состоит из наружного, среднего и внутреннего уха (рис. 129).

Наружное ухо состоит из ушной слуховой раковины и наружного слухового прохода. Оно обеспечивает улавливание и проведение звуковых колебаний к барабанной перепонке, колебания которой передаются на цепь слуховых косточек. У человека **ушные раковины** имеют небольшое значение, у животных их подвижность обеспечивает лучшую ориентировку по отношению к источнику звука. Наружное ухо имеет форму воронки. Его строение существенно влияет на восприятие звуков. Парные слуховые проходы позволяют точнее локализовать источник звука. **Слуховой проход** представляет собой резонатор, собственная частота колебаний которого близка к 3 000 Гц.

Среднее ухо расположено внутри височной кости и состоит из барабанной полости, где находятся слуховые косточки — молоточек, наковальня и стремя, и слуховой (евстахиевой) трубы, соединяющей среднее ухо с носоглоткой. **Молоточек** соединен с барабанной перепонкой, а **стремечко** — с мембраной овального окна, разграничивающей среднее и внутреннее ухо. Эти косточки образуют систему рычагов, которые преобразуют колебания воздуха в колебания жидкости.

Внутреннее ухо состоит из улитки, системы трех полукружных каналов, овального и круглого мешочков. Внутреннее ухо — сложная система сообщающихся между собой каналов и полостей — **лабиринт**.

Часть лабиринта представлена **улиткой** — спирально закрученной трубкой в 2,5 витка. Улитка состоит из 3-х каналов, разделенных двумя эластичными тонковолокнистыми мембранами. На тонких волокнах основной мембраны, разделяющей улитку на каналы, помещаются слуховые нервные рецепторы — волосковые клетки. Внутри каналов находится жидкость. **Овальное окно** располагается у основания одного из этих каналов. У основания другого канала находится закрытое перепонкой отверстие — **круглое окно**, которое ведет в среднее ухо.

На основной мембране расположены рецепторы слуха — **кортиева орган**, состоящий из рецепторных клеток с выступающими над ними волосками. Над рецепторными клетками нависает другая мембрана — покровная.

Колебания мембраны овального окна передаются жидкости, находящейся в каналах. Колебания жидкости воспринимаются элас-

тическими волокнами основной мембраны и, следовательно, рецепторными клетками. При соприкосновении этих клеток с покровной мембраной в них возникают импульсы, которые по слуховому нерву достигают подкорковых образований и далее поступают в височную область коры.

Каждому звуку (тону) соответствуют колебания определенного участка основной мембраны. Возникшее в них возбуждение передается по слуховому нерву в слуховую зону коры больших полушарий головного мозга, где происходит окончательное различение характера звука, его силы, высоты.

Вестибулярный аппарат образуют система трех полукружных каналов, овальный и круглый мешочки внутреннего уха. Возбуждения, возникающие в рецепторах этого **органа равновесия**, поступают в нервный центр и сообщают информацию о положении тела в пространстве, движении организма в любом направлении. **Вестибулярный аппарат** регулирует положение тела в пространстве. Рецепторы вестибулярного аппарата находятся в **лабиринте** — в полукружных каналах и двух мешочках — **овальном и круглом**.

Вестибулярные чувствительные клетки млекопитающих и человека образуют пять рецепторных областей — по 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, — линейное ускорение и изменение положения головы относительно направления силы гравитации.

Полукружные каналы располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, внутри которых имеется перепончатый канал. Внутри него и между внутренней стороной костного лабиринта и наружной оболочкой перепончатого находится жидкость. Изменение положения тела в пространстве приводит к движению жидкости, что возбуждает находящиеся здесь рецепторные клетки.

Отолитовый аппарат имеет следующее строение. В мешочках располагаются рецепторные клетки, от которых отходят волоски; пространство между ними заполнено студнеобразной массой. Поверх нее находятся отолиты — кристаллики двууглекислого кальция. При изменении положения тела они оказывают давление на рецепторные клетки. В результате их механического раздражения, возбуждаются рецепторы, и возбуждение передается в центральную нервную систему.

Вестибулярный аппарат тесно связан с вегетативной нервной системой. Поэтому возбуждение вестибулярного аппарата в самолете, на качелях, корабле сопровождается различными вегетатив-

ными рефлексами: изменением артериального давления, дыхания, секреции, деятельности пищеварительных желез и т. д.

Контрольные вопросы

- 1. Охарактеризуйте строение и функции скелета человека.*
- 2. Охарактеризуйте строение и функции мышц человека.*
- 3. Опишите состав и функции крови.*
- 4. Опишите состав и функции лимфы и тканевой жидкости.*
- 5. Дайте понятие и охарактеризуйте типы иммунитета.*
- 6. Опишите строение и функционирование системы органов кровообращения.*
- 7. Охарактеризуйте строение и функции дыхательной системы.*
- 8. Охарактеризуйте строение и функции пищеварительной системы.*
- 9. Укажите роль витаминов и питательных веществ в обмене веществ и энергии в организме человека.*
- 10. Охарактеризуйте строение и функции выделительной системы.*
- 11. Охарактеризуйте строение и функции системы органов кожи.*
- 12. Охарактеризуйте строение и функции мужской и женской половых систем.*
- 13. Дайте характеристику эндокринной системы организма человека с указанием типов желез внутренней секреции и вырабатываемых ими гормонов.*
- 14. Поясните механизм нейрогуморальной регуляции процессов жизнедеятельности в организме человека.*
- 15. Охарактеризуйте строение и функции спинного мозга.*
- 16. Охарактеризуйте строение и функции отделов головного мозга.*
- 17. Перечислите и охарактеризуйте особенности высшей нервной деятельности человека.*
- 18. Дайте сравнительную характеристику условных и безусловных рефлексов.*
- 19. Охарактеризуйте строение и функции симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.*
- 20. Дайте характеристику органов чувств и анализаторов.*

НАДОРГАНИЗМЕННЫЕ СИСТЕМЫ. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

6.1. РАЗВИТИЕ БИОЛОГИИ В ДОДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД

Особое место в истории биологии занимает XVIII в., когда в биологическом познании происходит коренной перелом в направлении систематической разработки научных методов познания и формирование предпосылок первой фундаментальной биологической теории — теории эволюции путем естественного отбора.

Эволюция — всеобщее постепенное, упорядоченное и последовательное развитие. **Биологическая эволюция** — исторический процесс развития во времени органического мира, сопровождающийся изменением организмов (развитием сложных организмов из более простых), вымиранием одних и появлением других форм. Перечислим основные концепции биологии этого периода.

1. **Трансформизм — концепция Ж. Бюффона** основана на *идее единства живой природы* и единого плана строения живых существ. Рассматривает происхождение видов от одного предка под влиянием среды и утверждает ограниченную изменчивость видов.

2. **Искусственная классификация видов К. Линнея.**

3. **Ламаркизм — концепция эволюции органического мира Ж.Б. Ламарка** — включает *принцип градации форм* — стремление к совершенству и *принцип прямого приспособления организмов к условиям среды*.

4. **Катастрофизм — концепция Ж. Кювье** — разновидность гипотез органической эволюции, где прогресс органических форм объясняется через признание *неизменяемости* отдельных биологических видов. Концепция основана на принципе коренных *каче-*

ственных изменений органического мира в результате катастроф и принципе *прогрессивного восхождения* органических форм после катастроф, когда одни виды исчезают, появляются другие, качественно новые. После катастроф происходит повторное сотворение органического мира.

5. **Униформизм — концепция Дж. Геттона** и др. основана на представлениях о том, что Земля не развивается в определенном направлении, а просто изменяется случайным образом. Утверждаются однообразие действующих факторов и законов природы на протяжении истории Земли, отсутствие скачков в истории, суммирование мелких отклонений в течение громадных периодов времени, обратимость явлений и отрицание прогресса в развитии.

6. **Дарвинизм — теория эволюции Ч. Дарвина** — базируется на представлениях о естественном отборе как механизме видообразования.

Первоначально биология носила описательный характер. Было накоплено много фактического материала о разнообразных растениях и животных, не имевших общепринятых названий. К. Линней (1707–1778) — шведский натуралист создал первую *искусственную систему органического мира*. За основу своей системы он принял *вид* — как элементарную единицу живой природы. Близкие виды объединялись в *роды*, роды в *отряды*, отряды в *классы*.

Линней ввел в биологию *принцип бинарной (двойной) номенклатуры* для обозначения вида и его систематического положения:

- 1) название рода;
- 2) название вида.

Линней описал более 10 тыс. видов растений и более 6 тыс. видов животных, а также минералы. Однако система Линнея имела *ряд недостатков*. При классификации учитывались только 1–2 признака, позволяющих распознать вид в природе, но не отражавших подлинного родства (например, только количество тычинок у растений, либо только строение дыхательной, кровеносной системы у животных). Виды в природе Линней считал *неизменными*, созданными творцом.

Ж.Б. Ламарк (1774–1829) первым предложил *концепцию эволюции органического мира* и выдвинул гипотезу *о механизме изменчивости видов*. Ламарк утверждал, что разнообразие животных и растений — результат эволюции, т.е. исторического развития органического мира. Ламарк говорил о ступенчатом развитии, градации форм, т.е. усложнении организации от низших форм к высшим. Он предложил свою систему органического мира («лестницу

сущств»), где расположил родственные группы в восходящем порядке, от простых к более сложным. Ламарк ввел термин «биология», создал систему животного мира, где впервые разделил животных на позвоночных и беспозвоночных.

Механизм изменчивости видов ученый объяснял так.

1. *Изменения окружающей среды вызывают изменение форм поведения и необходимость использования органов и частей организма по-новому:*

а) в случае интенсивного использования происходит увеличение эффективности и размера органа;

б) при неиспользовании — дегенерация и атрофия органов.

2. *Признаки, приобретенные таким образом в течение жизни индивида, наследуются, т.е. передаются потомкам.*

Так, с позиций ламаркизма, длина шеи и ног жирафа — результат того, что многие поколения предков жирафа (коротконогих и короткошеих), питаясь листьями деревьев, тянулись все выше. В каждом поколении происходило постепенное удлинение ног и шеи до нынешней длины. Аналогично сформировались перепонки между пальцами у водоплавающих птиц и уплощенное тело камбалы, лежащей на дне водоема.

Заслуга Ламарка состоит в том, что впервые в истории биологии учитывается важность времени как фактора эволюции; формируются представления о развитии органических форм как о естественном процессе восхождения; учитывается роль условий окружающей среды в развитии органических форм (в возникновении фенотипических изменений у особей, например, таких как увеличение объема мышц при занятии физкультурой).

*Ошибка учения Ламарка заключается в том, что причиной прогресса он считал внутреннее стремление организмов изменяться, совершенствовать свою организацию, на основе врожденной способности к изменению в соответствии с изменениями условий среды (*принцип градации*). Ламарк ошибочно полагал, что изменения окружающей среды вызывают только полезные изменения у организмов (*принцип прямого приспособления к условиям среды*) и утверждал *принцип наследования благоприобретенных индивидом признаков*. На самом деле подобные изменения затрагивают только фенотип, но не генотип, поэтому не передаются потомству. В последующем А. Вейсман для доказательства того, что фенотипические изменения не затрагивают гены (половые клетки) отрезал хвосты нескольким поколениям мышей и наблюдал рождение мышей с нормальными хвостами.*

6.2. ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ Ч. ДАРВИНА. ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ ЭВОЛЮЦИИ

В создании своей эволюционной теории Ч. Дарвин (1809–1882) опирался на колоссальный эмпирический материал, собранный его предшественниками и им самим в ходе путешествий. В 1831 г. Дарвин отправился в качестве натуралиста в кругосветное путешествие на военном корабле «Бигль» к побережью Южной Америки, где занимался геологическими исследованиями, а также собрал данные об изменчивости организмов. После возвращения в Англию он изучал практику разведения голубей и домашних животных, разработал концепцию искусственного отбора.

Проанализировав огромный природный материал и данные селекционной практики, Дарвин сформулировал теорию эволюции путем естественного отбора, т.е. объяснил основные закономерности развития органического мира, механизм видообразования, и опубликовал свой труд «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859). *Сущность теории эволюции состоит в следующем:* многообразные виды на Земле, приспособленные к определенным условиям существования, образовались благодаря постоянно возникающим в природе разнонаправленным наследственным изменениям и естественному отбору. Способность организмов к интенсивному размножению и одновременное выживание немногих особей, наиболее приспособленных к конкретным условиям среды, является следствием борьбы за существование. Таким образом, между видами идет борьба за существование, вследствие которой выживают организмы, наиболее приспособленные к конкретным условиям среды. Значение теории Дарвина состоит в установлении основных движущих сил эволюции органического мира и введении естественно-исторического метода в биологию.

Основные движущие силы эволюции по Дарвину:

- 1) наследственная изменчивость;
- 2) борьба за существование;
- 3) естественный отбор.

Наследственность и изменчивость — определяющие факторы эволюции органического мира.

Наследственность — свойство живых организмов сохранять и передавать потомству особенности своего строения и развития с помощью генов. Благодаря наследственности из поколения в поколение сохраняются признаки вида, сорта, породы, штамма. Связь между поколениями осуществляется при размножении через гаплоидные или диплоидные клетки. Ведущая роль в наследствен-

ности принадлежит хромосомам, способным к самоудвоению и формированию с помощью генов всего комплекса характерных для вида признаков. В клетках каждого организма содержатся десятки тысяч генов. Вся их совокупность, характерная для особи вида составляет **генотип**.

Изменчивость — способность организмов изменяться. Благодаря изменчивости отдельных особей популяция оказывается разнородной. *Дарвин различал два основных типа изменчивости.*

1. Ненаследственная (определенная или модификационная) изменчивость возникает в процессе индивидуального развития организмов под влиянием конкретных условий среды (температура, влажность, освещение, пища), вызывающих у всех особей одного вида сходные изменения, по сравнению с исходной формой. Однако степень таких изменений у отдельных индивидуумов может быть различной. Например, у травяных лягушек низкие температуры вызывают темную окраску, но ее интенсивность у разных особей различна.

Это фенотипические ненаследуемые изменения (адаптивная модификация). Дарвин считал модификации не существенными для эволюции, так как они, как правило, не наследуются.

2. Наследственная (неопределенная или мутационная) изменчивость связана с изменением генотипа особей, поэтому возникшие изменения наследуются. В природе мутации (различия по сравнению с исходной формой) появляются у единичных особей (даже в одинаковых условиях существования всех сравниваемых особей) под влиянием случайных внешних и внутренних факторов. Характер изменений предсказать трудно. Мутации бывают незначительными и существенными и затрагивают различные признаки и свойства. Например, у дрозофилы под влиянием рентгеновских лучей изменяются крылья, щетинки, окраска глаз и тела, плодовитость и т. д. Мутации могут быть полезными, вредными и безразличными для организма. Мутации играют решающую роль в эволюции. К наследственной изменчивости относятся:

2.1. комбинативная изменчивость, возникающая при свободных скрещиваниях в популяциях или при искусственной гибридизации. В результате рождаются особи с новыми сочетаниями признаков и свойств, отсутствовавшими у родителей;

2.2. соотносительная изменчивость также наследственна, выражается в том, что изменение одного органа вызывает зависимые изменения других (множественное действие гена). Например, у гороха с пурпурными цветками всегда с таким же оттенком черешки

и жилки листьев; у болотных птиц длинные конечности и шея всегда сопровождаются длинным клювом и языком.

Наследственную изменчивость Дарвин считал особенно важной для эволюции, так как она служит материалом для естественного и искусственного отборов при образовании новых популяций, видов, сортов, пород и штаммов.

Искусственный отбор. Проанализировав огромный материал по культурным формам животных и растений, Дарвин пришел к выводу, что их многообразие происходит от единичных родоначальных форм. Породы и сорта отличаются по признакам, отражающим различные интересы человека как результат разнонаправленной естественной изменчивости и искусственного отбора, проводимого человеком. Например, все породы кур произошли от дикой банкивской. В соответствии с интересами человека селекция кур велась в нескольких направлениях, в результате чего были созданы группы пород, имеющие разные признаки и продуктивность: яйценоские, мясные, общепользовательные, декоративные и бойцовские. *Дарвин различал две формы искусственного отбора.*

1. Бессознательный отбор применялся на первых этапах окультуривания растений и одомашнивания животных. На протяжении тысячелетий человек вел его стихийно, отбирая, сохраняя и накапливая из поколения в поколение интересовавшие его признаки, часто не представляя конечных результатов. Так были созданы многие сорта растений и породы животных, значительно отличавшиеся от своих диких предков.

2. Методический отбор человек стал вести с конца XVIII в., создавая новые породы животных и сорта растений, сознательно подбирая для скрещивания исходные пары особей с наиболее удачным, нужным ему сочетанием признаков. Учение об искусственном отборе стало теоретической основой селекции и привело Дарвина к мысли о наличии аналогичного процесса в природе.

В современном понимании **искусственный отбор** — способ создания человеком методом гибридизации (скрещивания) высокопродуктивных пород животных и сортов растений. Искусственный отбор основан на изоляции природных популяций и избирательном скрещивании организмов, обладающих признаками, желательными для человека.

Формами искусственного отбора являются:

1) **инбридинг** — близкородственное скрещивание особей с целью сохранения и распространения желательных признаков. Однако длительный инбридинг может привести к снижению плодо-

витости, уменьшает изменчивость генома (повышается число гомозиготных генотипов);

2) **аутбридинг** — неродственное разведение — скрещивание особей из генетически различных популяций (обычно между различными сортами и линиями). Увеличение мощности гибридов обусловлено повышением гетерозиготности в результате смешения генов.

Дарвин установил способность большинства видов к неограниченному размножению, позволяющему особям одного вида в относительно короткий срок заселить весь земной шар. Однако в природе этого не наблюдается, потому что подавляющее большинство зародышей и молодых особей погибает в борьбе за существование.

Борьба за существование — форма активности организмов, направленная на обеспечение своей жизни и жизни потомства, включающая сложные связи между различными организмами и условиями среды в биогеоценозах (например, у осетровых рыб только 2 особи доживают до половозрелого состояния из 2 млн икринок).

Дарвин выделял различные формы борьбы за существование.

1. **Внутривидовая борьба** — конкуренция между особями *одного вида*, имеющими сходные потребности в пище, территории (например, разметка границ, жизнь стадами, угрожающие позы). Она носит сложный, наиболее острый характер, так как особям одного вида, и в особенности одной популяции, для жизни и оставления потомства требуются одинаковые условия (соперничество из-за самки, за добычу). Чрезмерное увеличение численности популяции обостряет борьбу за пищу, поэтому некоторые рыбы питаются молодью своего вида, а синицы иногда затаптывают в подстилку птенцов. У многих животных в процессе эволюции выработались приспособления, помогающие им избежать конкуренции с другими особями своего вида. Например, самцы бобров, медведей, метят границы своего участка. Наряду с этим в целях сохранения своего вида у многих животных в процессе эволюции выработались приспособления жить стадами (олени, обезьяны), совместно заботиться о молодняке своей популяции (зайцы, пчелы, пингвины).

2. **Межвидовая борьба** — состязание за выживание между особями *разных видов*. Она носит сложный характер и проявляется в следующих видах вредных и полезных взаимоотношений:

- 1) Конкуренция.
- 2) Хищничество.
- 3) Паразитизм.

4) Один вид без ущерба и пользы для себя способствует процветанию другого вида (овцы, рогатый скот на своей шерсти распространяют плоды и семена растений).

5) Два вида взаимно поддерживают друг друга (насекомые и птицы опыляют цветки, злаковые и бобовые растения способствуют произрастанию друг друга в травосмесях).

3. **Борьба с неблагоприятными условиями среды** (абиотическими факторами неживой природы). Особенно наглядно проявляется в районах с избыточной влажностью, сухостью, жарой, холодом. В процессе эволюции у организмов выработался ряд приспособлений, позволяющих выжить и оставить потомство наиболее приспособленным к суровым условиям. Например, на обдуваемых ветром островах растения стелются по земле.

Естественный отбор — процесс, происходящий в природе, в результате которого выживают и оставляют потомство в конкретных условиях среды особи с полезными для данного вида признаками и свойствами. Материалом для естественного отбора служат индивидуальные наследственные изменения (мутации и комбинации, возникающие в популяциях). *Творческая роль естественного отбора* заключается в том, что в процессе эволюции он сохраняет и накапливает из разнонаправленных мутаций наиболее соответствующие условиям среды и полезные для вида. Полезным для вида является всякое изменение, повышающее возможность выживания и оставления более многочисленного потомства. *Естественный отбор является главной движущей силой эволюции органического мира.*

Таким образом, **естественный отбор** — отбирающий и направляющий эволюционный фактор, контролирующий возникающие изменения; механизм, выбраковывающий ненужные формы и сохраняющий благоприятные изменения, приводящий к постепенному усложнению и повышению уровня организации живых форм, относительной приспособленности к условиям окружающей среды и многообразию видов, образующий новые виды.

Различают следующие формы естественного отбора.

1. **Стабилизирующий (центростремительный) отбор**, сохраняющий в популяции только норму (среднее значение признака) и элиминирующий особей с крайними отклонениями признаков. Происходит, когда фенотипические признаки оптимально соответствуют условиям среды и конкуренция относительно слабая. Фиксирует, закрепляет полезные признаки и формы в относительно постоянных условиях среды. Мутации, отклоняющиеся от установившейся оптимальной нормы, в таких условиях, как правило, оказываются менее жизнеспособны и уничтожаются отбором (например, в замкнутом водоеме).

Реальность стабилизирующего отбора подтверждается существованием относительно стабильных сортов растений и пород животных, длительным существованием древних форм (кистеперые рыбы, пресмыкающиеся и др.). Отбор сохраняет виды неизменными, поддерживает фенотипическую стабильность популяции из поколения в поколение, и не способствует эволюционному изменению. Эту форму отбора описал И.И. Шмальгаузен.

2. **Движущий (направленный, центробежный) отбор** особей по одному признаку отклонения от нормы. Возникает в ответ на постепенные изменения условий среды, сдвигая фенотип в ту или другую сторону оптимального соответствия с новыми условиями среды. Приводит к образованию новых популяций, а затем образованию *новых видов*, генотипы которых обеспечивают формирование новых, наиболее отвечающих изменяющимся условиям среды признаков. Например, вследствие постоянного засорения воды органическими остатками на смену прежней популяции краба приходит новая, способная существовать в таких условиях. Аналогично происходит отбор бактерий, устойчивых к антибиотикам, морозоустойчивых растений и др. Эту форму отбора впервые описал Ч. Дарвин.

3. **Разрывающий (дизруптивный) отбор** особей по нескольким признакам отклонения от нормы, ведет к отклонению фенотипа от среднего для данной популяции к обоим крайним типам, и в результате к дроблению вида на группировки. Направлен против особей, имеющих среднюю выраженность признака, в пользу организмов, обладающих крайними отклонениями, благоприятными в изменяющихся условиях. В результате происходят разрыв нормы реакции и образование двух новых средних норм. Отбор может привести к появлению новых популяций и видов. Например, популяции бескрылых и крылатых форм насекомых.

Частным случаем естественного отбора является **половой отбор** — конкуренция самцов за возможность размножения. При этом определенную роль в половом отборе играет *половой диморфизм* — внешние различия в строении полов и их поведении.

Естественный отбор подразделяется также на следующие *виды*:

1. **Индивидуальный отбор** направлен на сохранение единичных особей (преимущественное размножение отдельных особей) с признаками, обеспечивающими успех в борьбе за существование в пределах популяции.

2. **Групповой отбор** направлен на закрепление признаков, благоприятных для группы (избирательное размножение группы особей).

6.3. ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ (ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТЬ) ОРГАНИЗМОВ

В процессе эволюции у организмов выработалось множество разнообразных относительных приспособлений (адаптаций) к окружающей среде. Рассмотрим различные *виды приспособлений*.

Форма тела позволяет животным легко перемещаться в соответствующей среде, например, обтекаемая форма тела у рыб, птиц.

Покровительственная окраска делает организмы менее заметными на фоне окружающей местности. Многие животные, обитающие в траве (богомолы, кузнечики), окрашены в зеленый цвет, а на снежных местностях — в белый (белые медведи, белые куропатки).

Расчленяющая окраска — чередование светлых и темных полос на теле создает иллюзию светотени, размывает контуры животного (тигры, зебры).

Маскировка — приспособления, при которых форма тела и окраска животных сливаются с окружающими предметами. Например, в тропических лесах многие змеи неразличимы среди лиан, лохматый морской конек похож на водоросль, насекомые на коре деревьев — на лишайники (жуки, усачи, пауки, бабочки).

Предостерегающая (угрожающая) окраска указывает на наличие ядовитых веществ или специальных органов защиты, выделяет из окружающей среды яркими пятнами или полосами ядовитых, жалящих животных (змеи, осы, шмели).

Мимикрия — сходство в окраске, форме тела безопасных животных с ядовитыми и опасными животными. Отдельные виды мух, не имеющие жала, похожи на жалящих шмелей и ос, неядовитые змеи — на ядовитых. Это результат гомологичных (одинаковых) мутаций у разных видов, которые помогают выжить незащищенным животным.

Приспособительное поведение — принятие определенных поз покоя либо, наоборот, демонстративное поведение, отпугивающее хищников.

Забота о потомстве — защита потомства от врагов.

Физиологические адаптации — приобретение специфических особенностей обмена веществ в разных условиях среды.

У *растений* также известно много различных приспособлений, позволяющих произрастать во влажных или засушливых местах, обеспечивающих опыление цветков определенными видами насекомых или птиц, способствующих распространению

плодов ветром, птицами и животными, препятствующих самоопылению (более длинный пестик и короткие тычинки, разное время созревания тычинок и пестиков) и т. д.

У всех растений и животных в результате естественного отбора сформировались приспособления к жизни в определенной среде, но характер их различен. Например, дельфин плавает при помощи хвостового плавника, а пингвин — видоизмененных крыльев. **Большая плодовитость** — приспособленность организмов, подвергающихся значительному уничтожению (тля, черви-паразиты, мелкие рыбы, сорные растения и др.), к сохранению вида.

Однако все эти приспособления имеют **относительный характер** и помогают организму выжить только в тех условиях, в которых они возникли. При изменении условий приспособление перестает быть полезным. В некоторых случаях при освоении новой среды обитания у животных оказываются уже развитыми органы или структуры, необходимые в новой среде — явление **преадаптации** (например, при выходе позвоночных животных на сушу в девоне).

6.4. ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

Вид — совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биологических особенностей, свободно скрещивающихся (панмиксия) и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни, и занимающих в природе определенную территорию — ареал обитания. *Критерии (признаки) вида следующие:*

1. **Морфологический** — определенное сходство внешнего и внутреннего строения особей одного вида.

2. **Генетический** — одинаковый, типичный для вида, набор хромосом и возможность особей скрещиваться, давая плодовитое потомство.

3. **Физиологический** — сходство жизненных процессов.

4. **Биохимический** — сходство молекулярного состава, способность образовывать специфические белки и другие органические вещества.

5. **Географический** — распространение в природе в определенном ареале.

6. **Экологический** — приспособленность к определенным условиям среды и взаимоотношения с другими видами.

Для определения вида необходимо учитывать совокупность всех критериев.

Структура вида. В природе разные виды изолированы друг от друга. Однако особи каждого вида внутри ареала распространены неравномерно. В его пределах места, благоприятные для их обитания, чередуются с участками, непригодными для жизни. Каждый вид в пределах занимаемой территории (ареала) распадается на более мелкие единицы — популяции.

Популяция — совокупность свободноскрещивающихся особей одного вида, занимающая определенную часть ареала, включающая особей разного возраста и пола, характеризующаяся наибольшим числом связей между ними, изолированная от других сходных групп, способная к саморегулированию и поддержанию оптимальной численности особей.

Особи одной популяции имеют больше сходства, чем особи разных популяций одного вида. Численность особей в ней резко колеблется в связи с численностью других видов, стихийными бедствиями и другими причинами. Известны годы массового размножения вредных насекомых, болезнетворных бактерий и др. Территория, занимаемая популяцией, может составлять от 0,1 до 10 га и более. Обычно границы популяций совпадают с границами биогеоценоза (лес, озеро, болото).

Смешиванию популяций мешает *географическая изоляция* (горы, реки, пустыни) и *биологическая* (различие в строении полового аппарата, сроках и повадках спаривания у животных, несовместимость пыльцы и рыльца, разные сроки цветения растений и др.).

Популяция является основной единицей эволюции, так как в ней совершаются все первичные эволюционные процессы (в отличие от представлений Дарвина, где единицей эволюции является особь).

Сорта культурных растений, породы домашних животных и штаммы микроорганизмов — искусственные, созданные человеком популяции. Несколько близких популяций образуют более крупную внутривидовую группировку (*подвид*), имеющую определенные морфологические признаки, конкретную область обитания в пределах ареала вида и способную свободно скрещиваться с другими подвидами своего вида.

6.5. СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ. ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Развитие современной биологии и ее достижения в области генетики, молекулярной биологии, экологии привели к созданию **синтетической теории эволюции**, или **неодарвинизма**. Это расширенная теория эволюции в сфере современных данных генетики, пале-

онтологии, молекулярной биологии, экологии и этологии, это теория органической эволюции путем естественного отбора признаков, детерминированных генетически. Согласно синтетической теории эволюции, основной единицей эволюции является **популяция**.

Рассматривают *два уровня протекания эволюционного процесса*:

1. **Микроэволюция** — эволюционные процессы на уровне популяций, приводящие к образованию новых видов.

2. **Макроэволюция** — эволюционные процессы надвидовых таксонов, приводящие к формированию более крупных систематических групп.

Связь генетики с эволюцией впервые установил С.С. Четвериков, показав, что первые элементарные эволюционные процессы начинаются в популяциях. Природные популяции при относительной фенотипической однородности по генетической структуре разнородны и насыщены множеством скрытых мутаций, образующих резерв наследственной изменчивости.

Популяционная генетика изучает действие генетических законов на популяционном уровне.

Генофонд популяции — совокупность генотипов всех особей популяции.

Генетическая структура популяции — соотношение в ней различных генотипов и частот аллельных генов.

Частота аллеля — фактическая доля аллеля в общей сумме аллелей данного гена. Сумма частот всех аллелей данного гена равна 1.

Дж. Харди и В. Вайнберг установили закон (**закон Харди-Вайнберга**), позволяющий по фенотипам определять соотношение генотипов и аллельных генов в идеальной популяции:

$$(p + q)^2 = p^2 (AA) + 2pq (Aa) + q^2 (aa) = 1,$$

где p — частота встречаемости доминантного аллеля гена А;

q — частота встречаемости рецессивного аллеля гена а;

p^2 — частота гомозиготного доминантного генотипа;

$2pq$ — частота гетерозиготного генотипа;

q^2 — частота гомозиготного рецессивного генотипа.

Все возможные сочетания аллелей гена и их частоты можно установить с помощью решетки Пеннета:

Частоты аллелей	p (А)	q (а)
p (А)	p^2 (AA)	pq (Aa)
q (а)	pq (Aa)	q^2 (aa)

Для генов, имеющих более двух аллелей, частоты генотипов можно рассчитать по формуле: $(p + q + r)^3 = 1$, где p, q, r — соответствующие частоты аллелей.

При идеальных условиях — крупной популяции, отсутствии мутаций, миграций и отбора — **соотношение генотипов и аллельных генов во всех поколениях в популяции будет постоянно, частоты встречаемости генотипических комбинаций остаются неизменными и соответствуют формуле.** Например, в популяции дрозофилы число особей с серым телом (AA) в 4 раза больше, чем с черным (aa). Значит, в этой популяции 0,8 женских и мужских гамет несет ген А и 0,2 — ген а. Соотношение генотипов в F₁ будет следующим: 0,64 AA : 0,32 Aa : 0,04 aa. Гаметы с геном А будут возникать с частотой 0,8 (0,64 от AA + 0,16 от Aa), а с геном а — 0,2 (0,04 aa + 0,16 Aa), т.е. в тех же частотах, что и у исходных форм. Соотношение генотипов в F₂ будет таким же.

По формуле Харди—Вайнберга можно прогнозировать эпидемии и распространение аномалий в популяциях человека, определять частоты полезных и вредных мутаций в популяциях растений и животных для учета, при восстановлении исчезающих видов и создании новых сортов и пород. Эта формула служит стандартом при количественной оценке эволюционных изменений в популяциях.

Согласно теоретическому **принципу равновесия Харди-Вайнберга** идеальная популяция находится в состоянии *генетического равновесия*, т.е. ее генофонд не изменяется из поколения в поколение, и никаких эволюционных изменений не происходит при наличии **определенных условий**:

- размеры популяции велики;
- спаривание происходит случайным образом (свободное скрещивание — панмиксия);
- новых мутаций не возникает;
- все генотипы одинаково плодовиты, жизнеспособны;
- поколения не перекрываются;
- отсутствует обмен генами с другими популяциями (не происходит ни эмиграции, ни иммиграции).

Однако реально в природе очень немногие популяции находятся в условиях равновесия. В соответствии с современной **синтетической теорией эволюции**, историческое развитие организмов определяется комплексом воздействия на популяцию *эволюционных факторов* (мутации, популяционные волны, изоляция, естественный отбор) и *абиотических факторов среды* (геологические, географические, климатические, физико-химические, космические и др.).

6.5.1. Микроэволюция

Микроэволюция — эволюционный процесс, протекающий в популяции, ведущий к изменению генетической структуры популяции, направляемый естественным отбором, и приводящий к возникновению нового вида.

Генофонд популяции *изменяется* при воздействии различных *элементарных факторов эволюции*:

1. Возникновение новых наследственных изменений — мутаций и рекомбинаций — ведущих к появлению новых генотипов в популяциях (кроссинговер во время мейоза, независимое распределение хромосом при мейозе, случайное оплодотворение вызывают перекомбинацию имеющихся генов, мутации вызывают образование новых генов).

Резерв наследственной изменчивости в популяции образуется за счет *мутаций*. Доминантные мутации возникают редко, сразу проявляются и подвергаются отбору. Рecessивные мутации в гетерозиготном состоянии фенотипически не проявляются, но, участвуя в скрещиваниях, насыщают генофонд популяции и образуют новые генотипы. Также резерв наследственной изменчивости образуется и за счет *комбинаций*, которые объединяют в одном генотипе и обезвреживают разнонаправленные мутации.

Накапливаясь в популяции, скрытые мутации частично переходят в гомозиготное состояние (aa) и тогда проявляются фенотипически. В постоянных условиях стабилизирующий отбор устраняет их как несоответствующие условиям среды. В меняющихся условиях, при действии движущего отбора, резерв наследственной изменчивости позволяет популяции приспосабливаться к новым условиям среды. Чем больше генотипов в популяции, тем шире ее норма реакции, тем вероятнее ее выживание в меняющихся условиях и возможность полнее использовать новые места обитания.

2. Колебания численности особей в популяциях — популяционные волны (волны жизни). Они могут возникать в связи с *сезонными изменениями* (например, у однолетних растений, насекомых), *обеспеченностью пищей* (взаимоотношения типа «хищник-жертва», массовое размножение грызунов), *стихийными бедствиями* (засухи, наводнения, пожары, природные катастрофы), *миграциями* и **изменять концентрацию отдельных генов**, т.е. вызывать **дрейф генов** — случайное изменение генетической структуры популяции.

Генофонд популяций пополняется за счет генного потока — *миграции* особей из других популяций, приносящих новые гены.

Они так же, как мутации, участвуя в скрещиваниях, первое время существуют в скрытом гетерозиготном состоянии.

3. Географическая и биологическая изоляции популяций, создающие преграды к свободному скрещиванию с особями других популяций, и приводящие к различиям в генном составе разных популяций и обособлению.

Условия, необходимые для генетического равновесия Харди-Вайнберга, нарушаются также и в ряде других случаев:

1) когда **скрещивание носит неслучайный характер** (например, красноглазые и белоглазые самки дрозофил предпочитают спариваться с красноглазыми самцами, через 25 поколений исчезают все белоглазые особи), таким образом, **половой отбор** как механизм избирательного скрещивания, обеспечивает некоторым особям более высокий репродуктивный потенциал, в результате чего вероятность передачи генов этих особей следующему поколению повышается;

2) когда **популяция мала**, что ведет к **случайному дрейфу генов** (случайному ненаправленному изменению частот аллелей в популяции), т.е. в результате длительного скрещивания особей внутри малой изолированной популяции снижается ее генетическая изменчивость (уменьшается доля гетерозигот и увеличивается доля гомозигот). Это может приводить как к утрате какого-либо редкого гена, так и к повышению частоты гена (соответственно, случайный дрейф генов может приводить как к гибели популяции, так и сделать ее еще более приспособленной к данной среде и способствовать образованию новых видов);

3) **селективное влияние среды на частоту аллелей** — когда **генотипы обладают различной фертильностью (выживаемостью)**, т.е. некоторые рецессивные аллели, вредоносные в гомозиготном состоянии (обычно элиминирующиеся вместе с гибелью организма), могут сохраняться в гетерозиготном состоянии (генетический груз), что при некоторых условиях среды доставляет селективное преимущество (например, люди с аллелью серповидноклеточности обладают повышенной резистентностью к малярии);

4) **обмен генами между популяциями** (поток генов изначально повышает генетическую изменчивость популяций, но приводит к постепенному приобретению общего генофонда во всех популяциях, т.е. различия между популяциями уменьшаются, поэтому для видообразования необходимо прерывание потока генов).

Все эти изменения в генофонде носят **случайный характер**, они разнонаправлены. Единственным отбирающим и направляющим

фактором эволюции является **естественный отбор**, который в изменившихся условиях отбирает и увеличивает количество особей, генотип которых больше соответствует конкретным условиям среды и сокращает число особей с генотипом, менее соответствующим этой среде. Естественный отбор не вызывает появления новых признаков (они возникают благодаря мутациям), а лишь способствует исчезновению или распространению уже существующих признаков в популяции. Естественный отбор приводит к постепенному усложнению и повышению организации живых форм, относительной приспособленности их к условиям существования и многообразию видов.

Видообразование — образование новых видов, увеличение числа видов вследствие расщепления одного вида на несколько. Э. Майр выделил следующие пути появления новых видов:

1. **Филетическое видообразование** основано на преобразовании существующих видов (например, вид А в ходе эволюции преобразуется в вид В), что не сопровождается изменением числа видов.

2. **Гибридогенное видообразование** выражается в слиянии двух существующих видов А и В с образованием нового вида С, при этом возможно исчезновение родительских видов, что сопровождается уменьшением числа видов.

3. **Дивергентное видообразование** (истинное, наиболее распространено, на основе его возникло большинство видов) основано на процессе расхождения признаков — *дивергенции*, приводящей к образованию новых группировок особей внутри вида (от исходного вида берет начало пучок форм, но не все они получают дальнейшее развитие). Одновременно с процессом дивергенции идет процесс вымирания тех форм, которые имеют сходные признаки.

Теория видообразования Ч. Дарвина — *монофилетическая*, т.е. рассматривает происхождение видов от общего родоначальника, исходного вида.

Образование новых видов из предсуществующих — важный этап эволюции, начинается в популяции, состоящей из особей с неодинаковыми генотипами и насыщенной постоянно возникающими мутациями. При свободном скрещивании таких особей образуются новые генотипы и фенотипы. Это ведет к *дивергенции* — расхождению признаков среди особей данной популяции. Исходная популяция образует группу форм, имеющих различную степень отклонений признака. Новые организмы с измененными

признаками способны осваивать новые местообитания, увеличивать свою численность. Наибольшие возможности выжить и оставить плодовитое потомство имеют особи с крайними контрастными отклонениями. Промежуточные формы больше конкурируют и быстрее вымирают. Так в исходной популяции возникают новые группировки, из которых вначале образуются новые популяции, а затем при последующей дивергенции новые подвиды и виды. Принцип дивергенции объясняет происхождение многообразия жизненных форм.

Различают следующие **способы видообразовательного процесса**:

1. **Внутривидовое видообразование** — возникновение новых видов из одного вида.

Обязательным условием **внутривидового видообразования** является прекращение обмена генами между популяциями, т.е. генетическая изоляция популяций в течение длительного времени. Смешиванию популяций препятствуют следующие *барьеры к свободному скрещиванию (репродуктивно-изолирующие механизмы)*:

1) **сезонная изоляция** — брачный период или сроки цветения видов в разное время года;

2) **эколого-географическая (пространственная) изоляция** — горы, реки, пустыни, различные местообитания видов;

3) **этологическая (поведенческая) изоляция** — различия в особенностях поведения, ритуале ухаживания;

4) **физиологическая изоляция** — различия в строении полового аппарата, сроках и повадках спаривания и невозможность копуляции;

5) **генетическая изоляция** — стерильность, гибель зигот и гибридов.

1.1. **Географическое (аллопатрическое) видообразование** в условиях пространственной разобщенности популяций.

Связано с **пространственной изоляцией, расширением ареала** исходного родительского вида или **расчленением** его на изолированные части различными естественными географическими преградами.

При расширении ареала вида особи популяций встречаются с новыми почвенно-климатическими условиями, с иным животным и растительным миром. В новых необычных условиях будут выживать и оставлять потомство те особи, генотипы которых наиболее соответствуют этим условиям. Это ведет к изменению генофонда, образованию новых популяций, а в дальнейшем к возникновению подвидов и видов.

Географические барьеры (реки, моря, горы, ледники) могут препятствовать потоку генов. В результате длительного территориального разобщения может произойти генетическая изоляция популяций и образование самостоятельных видов. Например, различные виды лиственниц, сосен, австралийских попугаев образовались в результате разрыва ареала. Примером аллопатрического видообразования являются различные виды вьюрков, населяющие Галапагосские острова.

Репродуктивная изоляция популяций, препятствующая свободному скрещиванию, также приводит к изменению генофонда популяций, а затем и к созданию новых популяций, подвидов и видов.

Аллопатрическое видообразование происходит на протяжении сотен тысяч поколений сравнительно медленно.

1.2. Экологическое (симпатрическое) видообразование в пределах одной и той же географической области, при условии развития механизма репродуктивной изоляции.

Симпатрическое видообразование может протекать путем **полиплоидизации, гибридизации** с последующим удвоением числа хромосом и **репродуктивной изоляции** особей в результате хромосомных перестроек.

При скрещивании особей из двух соседних популяций (в зонах территориального перекрытия) образуются гибриды с низкой фертильностью, что препятствует скрещиванию и обмену генами между двумя исходными популяциями. Это может привести к образованию двух отдельных видов.

Эта форма видообразования связана с заселением новых мест обитания (экологических ниш) в пределах ареала своего вида. При этом небольшие группы одной популяции могут попадать в необычные для них экологические условия в пределах ареала своего вида. Новые условия будут способствовать выявлению и закреплению новых мутаций и изменению направления естественного отбора, что приведет к изменению генофонда, еще большему обособлению популяций, а затем к образованию новых популяций, подвидов и видов, приспособленных к новым конкретным условиям.

Например, виды севанской форели имеют разные места нереста (возникновение нескольких видов объясняется существованием между особями сезонной изоляции, связанной с размножением), виды лютиков приспособлены к жизни в разных условиях.

2. Межвидовая гибридизация — одна из форм симпатрического видообразования, при которой новый вид возникает в результате скрещивания между особями двух разных видов.

Например, образование аллоплоидов у растений (плодовитый межвидовой гибрид-тетраплоид капусты с редькой образован за счет хромосомной мутации с удвоением числа хромосом каждого из видов $4n = 36$).

Таким образом, *географическое и экологическое видообразование идет по схеме:*

обособление популяции → **накопление мутаций** → **изоляция** →
→ **дивергенция признаков** → **образование подвида** → **репродуктивная
изоляция** → **образование вида.**

6.5.2. Макроэволюция

Макроэволюция, или надвидовая эволюция — участие видов в образовании в процессе эволюции более крупных таксонов, высших систематических групп (семейств, отрядов, классов, типов).

В макроэволюции происходят те же процессы, что и при видообразовании — дивергенция признаков, борьба за существование и естественный отбор. Макроэволюция происходит в исторически большие промежутки времени и недоступна для непосредственного изучения.

Два главных направления эволюционного процесса установили А.Н. Северцов и И.И. Шмальгаузен. Во все эры и периоды развитие органического мира происходило в соответствии с геологическими и климатическими условиями Земли. С их изменением в процессе эволюции соответственно изменялся мир животных и растений. **Главными направлениями эволюции** являются следующие:

1. **Биологический прогресс**, связанный с повышением организации от примитивных форм к более сложным, увеличением численности особей одного вида, расширением его ареала, образованием новых популяций, преобладанием рождаемости над смертностью. Например, ареал зайца-русака расширился с образованием 20 новых подвигов.

Биологический прогресс иногда основывается на **морфофизиологическом регрессе** (упрощении организации). Например, у паразитических червей и других форм упрощение организации привело к увеличению количества особей и расширению ареала. Наряду с прогрессом в природе происходит регресс.

2. **Биологический регресс**, связанный с уменьшением ареала, числа особей и видов, сокращением числа популяций, уменьшением систематических единиц, преобладанием смертности над рождаемос-

тью. В итоге биологический регресс ведет к вымиранию видов. В настоящее время наблюдается биологический регресс плаунов, хвощей и других организмов. Истребление человеком некоторых видов (бобр, морской котик и др.) ведет к сокращению их ареала.

Вопрос о путях и направлениях биологической эволюции разработал А.Н. Северцов. Он выделял **три основных пути достижения биологического прогресса**, связанных со всевозможными преобразованиями в строении организмов.

1. **Ароморфоз (арогенез, или морфофизиологический прогресс)** — эволюционные морфофизиологические изменения (крупные изменения в строении организмов), повышающие общий уровень организации и жизнеспособности. Ароморфоз всегда вел к биологическому прогрессу (например, к возникновению полового процесса, фотосинтеза, многоклеточности).

Ароморфозы возникали при примитивности строения и многофункциональности органов организма (кистеперые рыбы, стегоцефалы, псилофиты) или в связи с крупными геологическими и климатическими изменениями, приводящими к резкому изменению среды обитания. В новых условиях возникшие у организмов ароморфозы давали им возможность выжить за пределами сферы обитания их предков (выход животных и растений на сушу, теплокровность у птиц и млекопитающих и др.).

Таким образом, ароморфозы носят общий характер, не являются приспособительными к специальным условиям, дают возможность освоить новые места обитания, расширить ареал. Ароморфозы приводили к образованию новых крупных систематических групп — типов, классов.

2. **Идиоадаптация (аллогенез)** — мелкие эволюционные морфофизиологические изменения, обеспечивающие частное приспособление организмов к определенным условиям среды обитания, не связанные с подъемом общего уровня организации и жизнеспособности. Они давали преимущества организмам лишь в конкретной среде обитания (скаты и камбалы перешли к донному образу жизни — у них сплюснутое тело, появилась покровительственная окраска и другие средства защиты от врагов).

Таким образом, идиоадаптации носят приспособительный характер, иногда узкую специализацию к конкретному условию. В результате происходит *дивергенция признаков* внутри одной систематической группы. Идиоадаптации способствовали появлению более мелких систематических групп — отрядов, семейств, родов.

У особей разных систематических групп может наблюдаться *конвергенция* — схождение признаков в результате приспособления различных организмов к одинаковым условиям обитания, возникают аналогичные органы (бабочки и птицы, киты и рыбы). Иногда имеет место независимое развитие сходных признаков у близкородственных групп организмов — *параллелизм* (например, развитие ласт у моржей и тюленей).

3. Общая дегенерация — эволюционные морфофизиологические изменения, ведущие к упрощению организации, морфофизиологическому регрессу, сопровождающемуся исчезновением некоторых органов или систем органов. Дегенерация связана с переходом к паразитическому или сидячему образу жизни (например, упрощение строения червей-паразитов: утрата органов пищеварения, утрата корней и листьев у растения-паразита повилики и др.). У таких организмов в новой среде обитания в результате узкой специализации возникали различные частные приспособления: присоски, крючки, высокая плодовитость.

Ароморфозы возникали сравнительно редко и всегда вели к появлению новых, более высокоорганизованных форм. Проникая в иную сферу, эти формы приобретали приспособительные изменения — идиоадаптации, которые обеспечивали полное обживание разнообразных условий обитания без повышения общего уровня организации. Иногда эволюция продолжалась путем дегенерации.

Морфологические закономерности эволюционного процесса.

В основе эволюционного процесса лежит явление расхождения признаков — **дивергенция**, что связано с приспособлением к местным географическим и экологическим условиям существования. Дивергировать могут виды, роды, семейства, отряды. Органы, соответствующие друг другу по строению и имеющие общее происхождение, независимо от выполняемых ими функций, называются **гомологичными** (например, конечности лазающих, скачущих, плавающих, роющих млекопитающих, у растений — усики гороха, иглы барбариса, колючки кактуса (видоизмененные листья), корневища ландыша, клубни картофеля, донце репчатого лука (подземные побеги)).

Конвергенция — приобретение сходного строения в одинаковых условиях существования у организмов, относящихся к разным систематическим группам. Органы, выполняющие сходные функции, но имеющие принципиально различное строение и происхождение, называются **аналогичными** (например, крылья птицы и бабочки).

Правила эволюции:

1. **Правило необратимости эволюции** — любая систематическая группа не может вернуться к исходному предку.

2. **Правило прогрессирующей специализации** — эволюция прогрессивна и направлена на более глубокое приспособление к более узким условиям существования.

3. **Правило чередования главных направлений эволюции** — каждое повышение уровня организации (ароморфоз) сопровождается частными приспособлениями — идиоадаптацией, в особых случаях — дегенерацией.

Закономерности эволюции растений: переход от гаплоидности к диплоидности, приобретение независимости процесса полового размножения от капельно-жидкой влаги, возникновение двойного оплодотворения, многоклеточность и разделение тела на корень, стебель и лист, развитие сети проводящей системы, специализация тканей, опыление с помощью насекомых, усиление защиты зародыша от неблагоприятных условий.

Закономерности эволюции животных: возникновение многоклеточности и дифференциация органов и тканей, появление твердого скелета, развитие центральной нервной системы и общественного поведения.

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

6.6. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА И РЕЗУЛЬТАТЫ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Современная наука располагает рядом фактов, свидетельствующих об эволюционном процессе, доказывающих единство происхождения и историческое развитие органического мира.

1. Палеонтологические доказательства эволюции.

Палеонтология — наука, изучающая ископаемые остатки (скелеты, окаменелости, следы, отпечатки) в земной коре, предположительно принадлежащие живым организмам, и позволяющая установить исторический процесс, причины изменения органического мира. Палеонтология доказывает общность строения вымерших и ныне живущих организмов. Расположение земных пластов: наиболее простые древние — внизу (самые древние породы содержат ископаемые остатки организмов, имеющих простое строение), более сложные поздние — сверху (молодые породы содержат более

разнообразные остатки с более сложным строением), свидетельствует об эволюции органического мира. На основе палеонтологических находок составлена история развития органического мира.

Переходные формы — таксоны, занимающие промежуточное положение, между крупными систематическими группами (например, современные низшие млекопитающие утконос и ехидна, подобно пресмыкающимся, откладывают яйца, имеют клоаку).

Древние переходные формы — формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп. Они позволяют установить филогенез отдельных групп. Например, сеймурия (амфибии — рептилии), археоптерикс (рептилии — птицы), цинонатурас (рептилии — млекопитающие), псилофиты (водоросли-наземные растения). В палеонтологической летописи часто не обнаруживаются переходные формы от одного вида к другому, что объясняется быстрым разложением мертвых организмов, либо их поеданием, обнаружением только отдельных частей, либо вообще ненахождением.

Палеонтологические ряды состояются из ископаемых форм и отражают ход исторического развития вида (палеонтологические ряды для лошадей, слонов, носорогов).

Реликты — виды растений и животных, сохранившихся от древних исчезнувших организмов, характеризующиеся признаками вымерших групп. На Земле существуют виды, возникшие сотни миллионов лет назад и не изменяющиеся и в настоящее время. Например, гаттерия (древнее пресмыкающееся), кистеперая рыба латимерия (400 млн лет), гинкго (примитивная форма голосеменных), произрастающее в Японии (280 млн лет).

2. Биогеографические доказательства эволюции. Изучение флоры и фауны различных материков позволяет восстановить общий ход эволюционного процесса и выделить несколько зоогеографических зон.

1) Голарктическая область, объединяющая Палеарктическую (Евразия) и Неоарктическую (Северная Америка) области.

2) Неотропическая область (Южная Америка).

3) Эфиопская область (Африка).

4) Индо-Малайская область (Индокитай, Малайзия, Филиппины).

5) Австралийская область.

Одна область отличается от других определенными эндемичными группами.

Эндемики — виды, роды, семейства растений или животных, распространение которых ограничено небольшой географической областью, т.е. это специфическая для данной области флора или фауна. Это связано с географической изоляцией. Например, наиболее раннее отделение Австралии от южного материка Гондваны (более 120 млн лет) привело к самостоятельному развитию ряда животных (утконос, ехидна, кенгуру, коала).

3. Сравнительно-анатомические и морфологические доказательства эволюции.

Цитология — наука о клетке — указывает, что все живые организмы состоят из клеток, имеющих сходный химический состав, органоиды, циклы клеточных делений и передачи генетической информации.

Сравнительная анатомия — наука, устанавливающая общность строения при сравнительном изучении анатомии и морфологии групп растений и животных, показывает единство строения и происхождения живых организмов. Так, например, позвоночные животные имеют двустороннюю симметрию, общий план строения скелета, черепа, передних и задних конечностей, головного мозга и всех основных систем (нервной, пищеварительной, кровеносной и др.). У цветковых растений — единый план строения цветка. Единство происхождения подтверждается строением гомологичных органов, а также наличием рудиментов и атавизмов.

Гомологичные органы — сходные по строению и происхождению, независимо от выполняемой функции (конечности земноводных, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих) позволяют доказать историческое родство различных видов. Различия приобретаются в ходе *дивергентной эволюции (расхождения)*.

Адаптивная радиация — специализация гомологичных органов у разных представителей родственной группы в соответствии с выполняемыми функциями и адаптацией к определенной среде и образу жизни (например, ротовой аппарат насекомых).

Аналогичные органы — сходные по строению и выполняемым функциям, но различные по происхождению (глаза моллюсков и позвоночных, крылья насекомых и летучих мышей). Они свидетельствуют об однотипных приспособлениях, возникающих в эволюции в одинаковых условиях среды в результате естественного отбора. Развиваются в ходе *конвергентной эволюции (схождения)*.

Рудименты — недоразвитые органы, утратившие у всей группы особей в процессе эволюции свои функции и находящиеся в стадии исчезновения (у **человека** — ушные мышцы, мышцы, под-

нимающие волосяной фолликул (терморегуляция), копчиковые позвонки как рудимент хвоста, аппендикс, рудимент третьего века, зубы мудрости и др., у удава — остатки таза и задних конечностей, у лошади — грифельные косточки; у горных гусей — перепонки на лапах и др.).

Атавизмы — возврат к признакам предков у отдельных особей (например, хвостик, волосатость, многососковость у человека).

4. Эмбриологические доказательства эволюции.

Сравнительная эмбриология — наука, изучающая зародышевое развитие организмов — доказывает, что гаметогенез — процесс образования половых клеток, сходен у всех многоклеточных организмов: все они начинают развитие из одной клетки зиготы, у всех позвоночных зародыши похожи между собой на ранних стадиях развития.

Впервые **К. Бэр** (1792–1876) обнаружил *структурное сходство на ранних стадиях эмбрионального развития разных групп позвоночных*: пресмыкающихся (черепаха), птиц (курица), млекопитающих (кролик). Они имеют жаберные щели, 3 одинаковых отдела тела (головной, туловищный, хвостовой), перепонки между пальцами.

Наибольшее сходство имеют зародыши на ранних стадиях развития. Общие признаки типа формируются в ходе эмбриогенеза раньше, чем специальные. По мере развития у зародышей проявляются различия. На средних стадиях развития появляются особенности, характерные для каждого класса, затем отряда, рода. Только на более поздних стадиях развития формируются особенности вида (эмбрион приобретает некоторое сходство со взрослой формой). Это доказывает общность их происхождения и постепенное расхождение признаков.

Ф. Мюллер и **Э. Геккель** (1866) указали на эволюционное значение этого сходства, установили связь между индивидуальным и историческим развитием организмов и сформулировали **биогенетический закон**, или **закон рекапитуляции**: онтогенез, т. е. стадии индивидуального развития организма, повторяют филогенез, или историческое эволюционное развитие группы, к которой он относится.

Позднее А.Н. Северцов уточнил и дополнил положения биогенетического закона. В процессе онтогенеза происходит выпадение отдельных этапов исторического развития, повторение зародышевых стадий предков, а не взрослых форм, возникновение изменений, мутаций, каких не было у предков. Полезные мута-

ции передаются по наследству и включаются в филогенез (например, сокращение числа позвонков у бесхвостых земноводных), вредные — ведут к гибели зародыша. Таким образом, онтогенез не только повторяет филогенез, но и является источником новых направлений филогенеза.

5. Молекулярные доказательства эволюции.

Сравнительная биохимия и генетика устанавливают генетическую и биохимическую гомологию, т.е. сходство молекулярного состава у родственных групп организмов, путем:

- сравнительного анализа молекул гемоглобина, цитохрома и др. (аминокислотный состав сходен у человека и человекообразных обезьян);
- сравнительного анализа молекул ДНК (метод гибридизации);
- сравнительно-серологического (иммунологического) анализа на подтверждение филогенетических связей (по количеству образующегося преципитата (осадка антиген-антитело) в сыворотке реципиента можно оценить степень сходства между белками сывороток от различных доноров).

6.7. ГИПОТЕЗЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Исторически и в настоящее время существовали различные *гипотезы, объясняющие происхождение жизни на Земле.*

1. **Креационизм** (религиозно-идеалистическая гипотеза) рассматривает жизнь как результат божественного творческого акта; *витализм* — в основе жизненных процессов лежит жизненная сила — *vis vitalis*.

2. **Гипотеза самопроизвольного (спонтанного) зарождения** указывает на возможность неоднократного возникновения живого из неживого вещества. Была распространена, как альтернатива креационизму, в Древнем Китае, Вавилоне, Египте, а также в Европе в средневековье и эпоху Возрождения. **Аристотель, Ван Гельмонт** и др. предполагали возможность происхождения живого из разлагающейся почвы, гниющего мяса, тины, солнечного света, грязного белья и т. д. Известны попытки **Парацельса** разработать рецепты искусственного человека — гомункуласа.

3. **Гипотеза биогенеза** указывает на возможность происхождения жизни только от предсуществующей жизни. Невозможность самозарождения жизни доказана рядом опытов **Ф. Реди**, **Л. Спалланцани**, **Л. Пастера** в XIX в. Пастер показал, что не только в запаянном сосуде, но и в незакрытой колбе с длинной S-образной горловиной хорошо прокипяченный бульон остается стерильным, потому что в колбу не могут проникнуть микробы (методы пастеризации, стерилизации). Таким образом, новый организм может появиться только от другого живого существа.

4. **Гипотеза стационарного состояния** утверждает, что Земля и жизнь существовали всегда, вечно. Виды существовали всегда, однако могли либо вымирать, либо изменять численность.

5. **Гипотеза панспермии (гипотеза космозоов** — космических зачатков) объясняет появление жизни на Земле вследствие занесения ее из Космоса. Во Вселенной вечно существуют зародыши жизни, движущиеся в космическом пространстве и оседающие на планеты. Таким образом, жизнь может возникать один или несколько раз в разных частях Вселенной. *Доказательствами инопланетного происхождения жизни служат* появление НЛО и встречи с инопланетянами, наскальные изображения летательных аппаратов, необычные постройки на Земле (пирамиды, дольмены и др.), химический состав метеоритов и комет (синильная кислота, органические вещества, бактерии-цианогены).

6. **Концепция абиогенеза** указывает, что органические вещества и живые организмы возникли *абиогенным путем*, т.е. из неорганического вещества, в результате длительной физико-химической эволюции материи. Концепция сформулирована в 20-е гг. XX в. независимо русским академиком А.И. Опариным и английским биологом Дж. Холдейном.

7. **Теория биопоэза** — современная теория **биохимической эволюции** и возникновения жизни на Земле, сформулированная английским ученым Дж. Берналом. Возникновение жизни включает следующие стадии:

- 1) абиогенное возникновение биологических мономеров;
- 2) образование биологических полимеров;
- 3) формирование мембранных структур и первичных организмов (пробионтов).

Условиями, необходимыми для возникновения жизни на планете, являются значительные интервалы времени (поэтому жизнь может возникнуть только вокруг старых звезд второго поколения,

где могут быть остатки тяжелых элементов после взрыва сверхновых звезд первого поколения); соответствующие температурные условия; масса планеты не должна быть слишком маленькой, чтобы удерживать атмосферу, и слишком большой, чтобы не препятствовать изменению газового состава первичной атмосферы; наличие гидросферы; условия для возникновения сложных молекулярных соединений.

Установлено, что лишь у 1–2% звезд (1 млрд) в Галактике могут быть планетные системы с явлениями жизни. Возраст Земли составляет около 5 млрд лет. Жизнь существует на Земле более 3,5 млрд лет.

Основные этапы биохимической эволюции жизни (рис. 130).

1. **Абиогенное образование простых органических соединений из неорганических.** Начальный этап существования Земли отличался интенсивными термоядерными процессами, высокой температурой и химической активностью. Образовавшиеся при этом газы (NH_3 , CH_4 , CO_2) и водяной пар под огромным давлением извергались на поверхность и создавали первичную (бескислородную) атмосферу Земли.

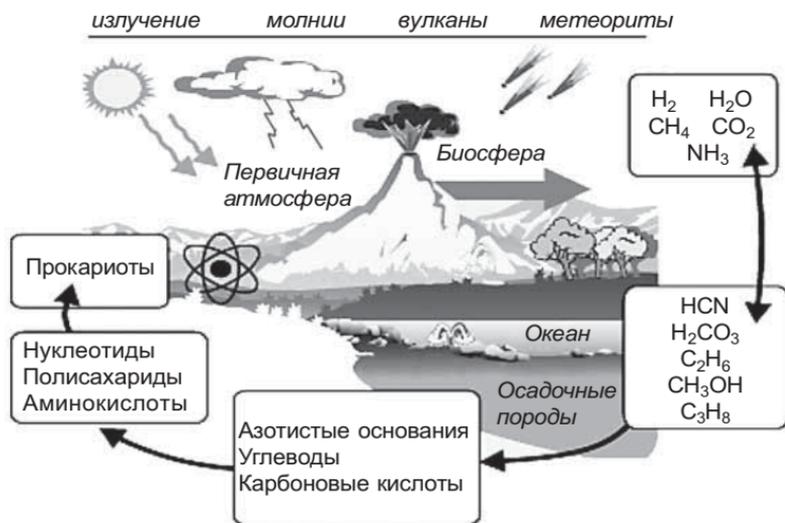


Рис. 130. Происхождение жизни на Земле по теории А.И. Опарина, Дж. Холдейна

На первобытной Земле последовательно протекали следующие процессы. Изначально планета характеризовалась очень высокой температурой (4 000–8 000 °С). При постепенном снижении температуры вследствие вращения атомы тяжелых элементов перемещались к центру, атомы легких элементов (Н, О, С, N) — концентрировались в поверхностных слоях. При дальнейшем охлаждении Земли появились химические соединения — H_2O , CH_4 , CO_2 , NH_3 , HCN (цианистый водород) и образовалась *первичная атмосфера Земли, имеющая восстановительный (бескислородный) характер* (инертные легкие газы — гелий, неон, аргон, водород, кислород, азот — уходили из атмосферы, еще не удерживаясь слабым гравитационным полем планеты). При дальнейшем снижении температуры происходил переход ряда газообразных соединений в жидкое и твердое состояние. Из углерода и тугоплавких металлов образовалась *земная кора*. При температуре поверхности Земли ниже 100 °С происходило сгущение водяных паров, шли длительные ливни с грозами и образовались *большие водоемы* (первобытный океан). В результате *вулканической активности* происходил вынос на поверхность Земли раскаленной лавы, содержащей *карбиды* (соединение металлов с углеродом), при взаимодействии их с водой — образование *углеводородов*. Протекание химических реакций в горячей воде с участием растворенных углеводородов и газов — аммиака, углекислого газа, цианистого водорода — привело к накоплению в большом количестве (10^{16} кг) простейших *органических соединений* на поверхности молодой планеты.

2. Возникновение сложных органических соединений — биополимеров. В водах первичного океана в бескислородных условиях при высокой температуре, за счет энергии электрических разрядов гроз, ультрафиолетовых излучений и вулканической деятельности (с учетом большой площади поверхности Земли и масштабов времени) произошло образование концентрированного «*органического бульона*». Из растворенных в горячей воде неорганических веществ *абиогенным путем возникли различные простые органические соединения* (сахара, аминокислоты, азотистые основания и др.). Взаимодействуя друг с другом, органические вещества образовывали биополимеры — сложные органические вещества — углеводы, липиды, белки и нуклеиновые кислоты.

Возможность таких процессов доказана экспериментально опытами С. Миллера (1953) и др. по синтезу органических соединений из неорганических веществ при имитирующих условиях перво-

бытной Земли. В специальной установке были смоделированы условия первобытной Земли (смесь газов: аммиак, метан, водород, вода, углекислый газ + температура 70–80 °С + давление нескольких атмосфер + электрические разряды напряжением 60 000 В + УФ лучи), в которых могли синтезироваться сложные органические вещества. Так, были синтезированы 15 аминокислот, аденин, рибоза, простые нуклеиновые кислоты. Однако в природе все молекулы аминокислот являются левосимметричными (L-формами), тогда как в условиях искусственного синтеза случайным образом половина аминокислот оказывается D-формами (правосимметричные), а половина — L-формами.

На определенном этапе химической эволюции Земли начал накапливаться *кислород* в результате разложения воды под действием УФ света (фотолиз воды), в течение 1–1,2 млрд лет формировалась *вторичная окислительная атмосфера Земли*, состоящая на 20% из кислорода, впоследствии вызывающего окисление восстановленных соединений (2,5 млрд лет назад произошел переход от брожения к дыханию).

3. Формирование мембранных структур и первичных организмов. Химическая эволюция в дальнейшем шла по пути образования мономолекулярных комплексов — **коацерватов** (белковых скоплений). Происходили процессы концентрации, смешивания и объединения белковых молекул в океане в мелкие обособленные структуры раствора — *коацерваты* — коллоидные сгустки, отделенные от водной среды. Коацерваты имели сложную организацию и обладали свойствами простейших живых систем.

В коацерватах протекали следующие биологические процессы:

- поглощение веществ из окружающей среды, накопление веществ и рост (коацерваты имели примитивные биомембраны — агрегаты белков и липидов, ограничивающие вещество от среды и придающие прочность упаковке молекул, стабильность, избирательное поглощение веществ);

- распад веществ и выделение продуктов обмена в среду;
- фрагментация и развитие.

Коацерватные капли были способны захватывать из окружающей среды (питательного бульона) различные вещества и увеличиваться в размерах. Эти вещества вступали во взаимодействие, а крупные капли распадались на мелкие капельки, которые в свою очередь могли расти и т. д. Среди коацерватных капель шел своего рода отбор наиболее устойчивых к окружающей среде.

Следующий этап — **превращение коацерватов в первые живые существа**. В коацерватах случайно оказались вместе независимо возникшие простые белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды и липиды. Благодаря высокой концентрации этих веществ и близкому расположению их молекул в коацерватных каплях могли осуществляться интенсивные процессы взаимодействия веществ. Момент возникновения жизни связан с включением в состав коацервата молекул РНК, ДНК, преобразованием информации ДНК в структуру белка при условии самовоспроизведения всей комплексной системы ДНК–белок (возможность матричного синтеза белка).

Таким образом, возникновение простейшей формы живого (*примитивного самовоспроизводящегося гетеротрофного организма*) связано с возникновением у коацерватов способности к самовоспроизведению и саморегуляции синтеза органических веществ. *Автокаталитический механизм репликации ДНК и синтеза белка*, т.е. циклическая система, в которой продукт реакции одновременно является и ее катализатором или исходным реагентом усложняется с появлением специальных белковых катализаторов — *ферментов* и формированием *генов*.

Однозначного объяснения качественного скачка от неживого к живому (клетке) на сегодняшний день нет. Американский астроном Ф. Хойл считает, что возникновение живого в результате случайных процессов равносильно тому, что ураган, пронесшийся над мусорной свалкой, может привести к сборке новенького Боинга-747. Расчеты показывают, что вероятность получения хотя бы 100 ферментов (всего известно около 3–4 тыс. разновидностей ферментов) составляет 20^{1000} , что превышает число атомов во всех звездах Вселенной.

6.7.1. Развитие органического мира

Биологическая эволюция на Земле длится более 3 млрд лет. С момента появления первых примитивных клеточных организмов благодаря естественному отбору появилось бесчисленное множество форм живых организмов. Историю Земли принято делить на эры и периоды, границами которых являются крупные геологические события, связанные с историей развития нашей планеты. В приведенной геохронологической шкале кратко представлена история развития жизни на Земле (табл. 26).

Геохронологическая шкала и история развития живых организмов (возраст = годы · 10⁶)

Эра	Период	Эпоха	Возраст	Группы животных	Группы растений
КАЙНО- ЗОЙСКАЯ (<i>kainos</i> – современ- ный)	Четвертичный	Современная (голоцен)	0,01	Господство человека	Адаптивная радиация цветковых растений, осо- бенно травянистых
		Ледниковая (плейстоцен)	2	Появление человека	
	Третичный	Плиоцен	7	Адаптивная радиация млекопитающих	
		Миоцен	26	Появление собак и медведей	
		Олигоцен Эоцен	38 54	Появление человекообразных обезьян и свиней	
Палеоцен	65	Лошади, парнокопытные, слоны			
МЕЗОЗой- СКАЯ (<i>mesos</i> – средний)	Мел		135	Исчезновение аммонитов и динозавров; появление современных рыб и плацен- тарных млекопитающих	Доминирование цветко- вых растений
	Юра		195	Доминирование динозавров; появление птиц и млекопитающих; обилие насе- комых	Появление цветковых растений
	Триас		225	Появление динозавров; адаптивная ра- диация пресмыкающихся	Обилие саговниковых и хвойных

Окончание табл. 26

Эра	Период	Эпоха	Возраст	Группы животных	Группы растений
ПАЛЕО- ЗОЙСКАЯ (<i>palaeo</i> – древний)	Пермь		280	Адаптивная радиация пресмыкающихся; появление жуков; исчезновение трилобитов	Появление хвойных
	Карбон		350	Появление пресмыкающихся и насекомых; адаптивная радиация земноводных	Обилие древовидных папоротников (например <i>Lepidodendron</i>), образующих «каменноугольные леса»
	Девон		400	Появление земноводных, аммонитов и пакусообразных; адаптивная радиация рыб (хрящевых и костных)	Первые мохообразные и папоротникообразные
	Силур		440	Появление челюстноротых; первые коралловые рифы	Первые споровые сосудистые растения
	Ордовик		500	Появление позвоночных – бесчелюстных; обилие трилобитов, моллюсков и ракообразных	
	Кембрий		570	Появление всех типов беспозвоночных и иглокожих	
	Докембрий			<i>Отдельные организмы</i> Примитивные многоклеточные Примитивные эукариоты Синезеленые водоросли (прокариоты), бактерии Возникновение жизни	
АРХЕО- ЗОЙСКАЯ					

Перечислим основные этапы эволюции форм жизни.

- Появление *прокариотических анаэробных гетеротрофных* организмов — более 3,5 млрд лет назад (бактерии, не имеющие оформленного ядра и характеризующиеся такими свойствами, как подвижность, питание, обмен веществ и энергии, защита от воздействий среды, размножение, рост, раздражимость, адаптация).

- Переход к фотосинтезу и *автотрофному* питанию — 1,8 млрд лет назад (цианобактерии, синезеленые водоросли).

- Образование *кислородной атмосферы Земли*, озонового слоя, накопление биомассы.

- Переход от прокариот к *аэробным эукариотам* (обладающим хромосомами в оформленном ядре) — 1,8 млрд лет назад (простейшие подвижные одноклеточные — амёбы, инфузории).

- Образование *царств растений и животных* (формирование различий между растительными и животными клетками).

- Возникновение *полового размножения* — около 900 млн лет назад, повышение видового разнообразия и адаптация к условиям среды.

- Появление *колониальных форм* одноклеточных жгутиковых.

- Переход от *одноклеточности* к *многоклеточности* — около 700—800 млн лет назад — дифференциация тела на специализированные ткани и органы (губки, кишечнополостные, плеченогие, членистоногие).

- Появление *скелета у животных* — 500 млн лет назад (внутренний скелет — позвоночник у хрящевых, костистых рыб, амфибий и наружный скелет у беспозвоночных — насекомых).

- Развитие *нервной системы и рефлексов*.

- *Выход растений и животных из воды на сушу*, выработка приспособлений к наземному образу жизни — 400 млн лет назад.

- *Формирование почвы*. Компактность и дифференциация тела растений, развитие корневой системы, системы транспорта веществ (сосуды вместо трахеид), древесины, водонепроницаемых покровов, примитивных листьев (псилофиты). Выработка способов размножения и распространения (споры, семена), смена поколений в жизненном цикле (спорофит, гаметофит).

- *Появление рептилий* — 350 млн лет назад (плавающих, сухопутных и летающих динозавров).

- *Возникновение теплокровных животных* (птиц и млекопитающих), *расцвет насекомых*.

- *Появление человека*.

В целом, можно отметить, что в истории развития органического мира происходила смена флоры и фауны, сопровождавшаяся такими крупными ароморфозами, как появление фотосинтеза, полового процесса, многоклеточности.

6.8. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА. АНТРОПОГЕНЕЗ

Антропология — наука, изучающая происхождение и эволюцию человека. **Антропогенез** — процесс исторического развития человека. *Человек разумный* как биологический вид имеет следующее систематическое положение.

Тип: хордовые; Подтип: позвоночные; Класс: млекопитающие; Подкласс: плацентарные; Отряд: приматы; Подотряд: человекоподобные; Секция: узконосые, или обезьяны Старого Света; Надсемейство: гоминоиды, человекоподобные (Hominoidea); Семейство: гоминиды (Hominidae); Под: люди (Homo); Вид: разумные (Sapiens).

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, расположение сердца на брюшной стороне тела определяют принадлежность человека к *подтипу позвоночных*. Четырехкамерное сердце, сильно развитая кора головного мозга, теплокровность, молочные железы, наличие волос на поверхности тела свидетельствуют о принадлежности человека к *классу млекопитающих*. Развитие плода в теле матери и питание его через плаценту — особенности, характерные для *подкласса плацентарных*. Конечности хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), ногти на пальцах, одна пара сосков молочных желез, хорошо развитые ключицы, зубы трех типов, замена молочных зубов на постоянные в процессе онтогенеза, рождение, как правило, одного детеныша, обуславливают 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 рекапитуляции (кратким повторением основных этапов развития предковых форм). 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 лице-

вого отделов черепа, бинокулярное зрение, ограниченную плодовитость, плечевой сустав, допускающий движения с размахом почти до 180° и др.

Предпосылками антропогенеза явились следующие:

1) *геологические* — усиленный вулканизм, сейсмические и тектонические процессы, повышение уровня радиоактивности, изменения магнитного поля;

2) *географические* — изменение очертаний материков и морей, миграция и расселение животных;

3) *климатические* — оледенения и потепления, изменения флоры и фауны;

4) *физико-химические* — состав атмосферы, радиационный фон — мутации;

5) *космические* — ритмы солнечной активности, космические лучи;

6) *биологические* — основы симиальной (обезьяней) теории антропогенеза. Решающая роль в происхождении человека принадлежит *социальным факторам*: труду, речи, общественному образу жизни, изменению характера пищи, возникновению социальных закономерностей.

Эволюция приматов. В настоящее время еще нет палеонтологических данных для построения всех промежуточных стадий в развитии гоминид, приведших к человеку современного типа. В целом эволюция гоминид представляет собой дерево с большим количеством ветвей, одна из которых достигла уровня человека.

Вся кайнозойская эра характеризуется постепенным развитием приматов. Потомки первых форм приматов третичного периода сейчас составляют подотряд низших приматов, или полуобезьян.

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 (рис. 131).

В настоящее время наиболее вероятным предком современного человека считают **дриопитека**, жившего примерно 25 млн лет назад на территории Африки, Азии и Европы. **Рамапитеки** жили примерно 14–8 млн лет назад, были мелкими существами, пере-

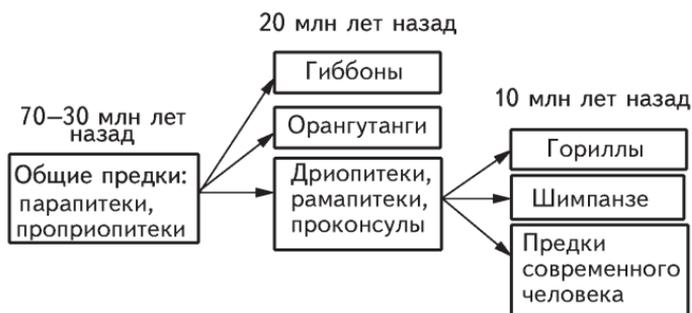


Рис. 131. Схема эволюции приматов

двигавшимися на четырех конечностях, ростом до 100–110 см, массой 18–22 кг. Объем мозга составлял 350–380 см³. Это были обитатели открытых пространств, возможно, пользовавшиеся примитивными орудиями, но не обрабатывавшие их.

Во второй половине палеогена в связи с начинающимися горообразовательными процессами наступило похолодание. Тропические и субтропические леса отступили на юг, появились обширные открытые пространства. В конце неогена ледники, сползавшие с гор Скандинавии, проникли далеко на юг. Обезьяны, не откочевавшие к экватору, оказавшиеся на менее залесенных территориях и перешедшие к жизни на земле, должны были приспосабливаться к новым условиям. Произошел переход к прямохождению.

Основные стадии эволюции человека представлены в табл. 27 и на рис. 132.

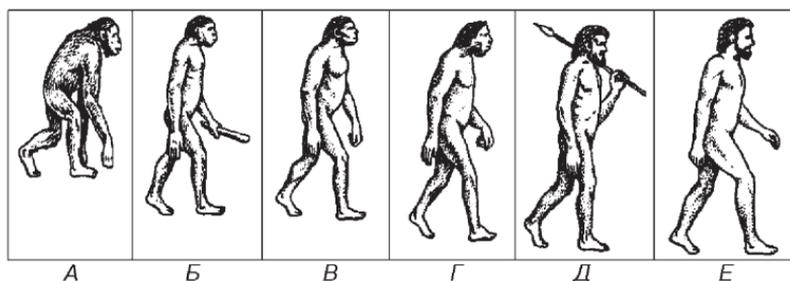


Рис. 132. Антропогенез:

А — дриопитек; Б — австралопитек; В — питекантроп (синантроп); Г — неандерталец; Д — кроманьонец; Е — современный человек

Основные стадии эволюции человека

Время появления знака, лет до н. э.	Распространение по планете	Стадия антропогенеза	Представители ископаемых форм	Рост, см, объем мозга, см ³	Признаки, характерные для людей	Орудия труда
Более 10 млн	Индия, Африка	Отделение ветви гоминоидов	Австралопитек	120–150; 550	Прямохождение, жили в скалах, саваннах, питались мясом	Камни, палки, кости животных использовались для защиты и охоты
4,5–1,75 млн	Африка, Азия	Претоминидная	То же	—		
2,5–1,5 млн	Африка	То же	Человек умелый	150/750	Изготовление орудий	
2,6 млн — 600–400 тыс.	Африка, Западная и Центральная Европа, Индонезия, Восточная Азия	Древнейшие люди (архантропы)	Человек прямоходящий (питекантроп, синантроп)	150–160; 700–1 250	Поддержание огня, примитивная речь, простые формы коллективной деятельности. Жили первобытными стадами в примитивных укрытиях, пещерах, использовали шкуры, соуды	Камни, палки, кости, ножи, сверла, рубила
1,5 млн — 250–40 тыс.	Европа, Африка, Азия,	Древние люди	Человек разумный (неандерталец)	155–165; 1 400–1 500	Сложные формы коллективной деятельности (охота), забота о ближних, жесты, речь. Жили группами в пещерах, использовали огонь, шкуры животных. Разделение труда	Специализация орудий труда из камня и дерева. Усложнение технологий
Менее 40–10 тыс.	Европа, Африка, Азия, Австралия, Америка, Всесветное	Новые люди	Человек разумный (кроманьонец)	до 180; 1 600	Настоящая речь, мышление, искусство, ритуалы, развитие сельского хозяйства, промышленного производства, техники, науки. Жили родовыми обществами, имели жилища, шили одежду из шкур	Орудия из камня и дерева

Одна из групп обезьян — **австралопитеки** (переходная форма от обезьян к человеку) — обитавших 8–2 млн лет назад, дала начало ветви, ведущей к человеку. Они имели массу тела 20–50 кг и рост 120–150 см, ходили на двух ногах при выпрямленном положении тела. Строение зубной системы было сходно с зубной системой человека. Объем мозга составлял около 550 см^3 , руки были свободны. Австралопитеки для защиты и добывания пищи пользовались камнями, костями животных.

2,5–1,5 млн лет назад **человек умелый**, более близкий к человеку, чем австралопитеки, имел объем мозга до 750 см^3 , умел обрабатывать камни с целью изготовления орудий. Эволюция австралопитеков шла в направлении прогрессивного развития прямохождения, способности к труду и совершенствования головного мозга.

Переход к новой стадии эволюции — появление **древнейших людей**. Для них были характерны такие биологические и социальные признаки, как способность к обучению, совершенствование руки, использование огня, общественный характер поисков добычи и защиты от хищных зверей. В процессе становления человека выделяют три стадии:

1. древнейшие люди (архантропы);
2. древние люди;
3. новые люди (кроманьонцы).

Древнейшие люди (архантропы). Изучено большое число их форм: **питекантроп** (Ява), **синантроп** (Китай), **гейдельбергский человек** (Средняя Европа), **атлантроп** (Алжир) и др. Внешне они были похожи на современных людей, но имели существенные отличия: развитые надбровные валики, отсутствие настоящего подбородочного выступа, низкий лоб, плоский нос. Объем мозга составлял в среднем $1\,000 \text{ см}^3$, средний рост 160 см. Архантропы широко использовали орудия труда, рубила, скребки, остроконечники, охотились, жили в пещерах, разводили огонь.

Древние люди. Выделяют несколько групп, среди которых наиболее хорошо изучены **неандертальцы** со следующими характерными признаками: низкий лоб, затылок, сплошной надглазничный валик, большое лицо с широко расставленными глазами, слабо развит подбородочный выступ, крупные зубы, сильно развиты мускулатура, рост 160 см, крупная, втянутая в плечи голова, объем мозга $1\,400$ – $1\,500 \text{ см}^3$. Жили 50–60 тыс. лет назад.

Каменные орудия более совершенны и разнообразны, эти люди умели не только поддерживать, но и добывать огонь, селились по берегам рек, под естественными навесами или в пещерах.

Новые люди (кроманьонцы). Возникли около 40 тыс. лет назад, останки их обнаружены в Европе, Африке, Азии, Австралии, Америке. Впервые обнаружены в пещере Кро-Маньон во Франции. Это были высокие люди, по физическому строению не отличавшиеся от современного человека. Объем мозга составлял 1600 см³. Они имели извилины в мозге и высокий лоб. Сплошной надбровный валик отсутствовал, подбородочный выступ свидетельствовал о развитой речи. Жили в пещерах, носили одежду, имели наскальную живопись.

Расы современного человека. Все современное человечество принадлежит к одному виду — *Homo sapiens*. Единство человечества вытекает из общности происхождения, сходства строения, неограниченного скрещивания представителей различных рас и плодovitости потомства от смешанных браков. Внутри вида — *Homo sapiens* — выделяют *пять больших рас*: негроидную, европеоидную, монголоидную, австралоидную, американскую, либо *три расы*: экваториальную (негро-австралоидную), евразийскую (европеоидную), азиатско-американскую (монголоидную).

Каждая из них делится на малые расы. Различия между расами сводятся к особенностям цвета кожи, волос, глаз, формы носа, губ и т. д. Возникли эти различия в процессе приспособления человеческих популяций к местным природным условиям. Для современного этапа эволюции человека характерно резкое снижение роли биологических факторов, ведущее значение приобрели социальные факторы.

Контрольные вопросы

1. *Охарактеризуйте развитие биологии в додарвиновский период.*
2. *Сформулируйте сущность и основные положения теории эволюции Ч. Дарвина.*
3. *Охарактеризуйте движущие силы эволюции (наследственную изменчивость, борьбу за существование и естественный отбор).*
4. *Дайте определение и охарактеризуйте на примерах относительную приспособленность (целесообразность) организмов.*
5. *Сформулируйте понятия вида, популяции, перечислите и поясните критерии вида.*
6. *Сформулируйте сущность и условия применения закона Харди-Вайнберга.*
7. *Назовите и поясните факторы эволюции в соответствии с синтетической теорией эволюции.*

-
8. *Опишите микроэволюционные процессы в популяциях.*
 9. *Охарактеризуйте механизмы и способы видообразования.*
 10. *Дайте определение и охарактеризуйте процессы макроэволюции.*
 11. *Приведите доказательства и результаты эволюции органического мира.*
 12. *Сформулируйте и поясните сущность гипотез возникновения жизни.*
 13. *Перечислите и поясните стадии биопоэза (биохимической эволюции) от неорганических веществ к первым клеткам и примитивным организмам.*
 14. *Опишите развитие органического мира в соответствии с геохронологической шкалой.*
 15. *Охарактеризуйте стадии происхождения человека и расы современного человека.*

ЭКОСИСТЕМЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ

7.1. ЭКОЛОГИЯ КАК НАУКА

Экология — наука, изучающая закономерности взаимоотношений организмов друг с другом и с окружающей средой, образ жизни животных и растений, их продуктивность, изменение численности, видовой состав. Впервые термин «**экология**» был введен немецким естествоиспытателем **Э. Геккелем** в 1866 г. и в дословном переводе с греческого означает — науку о доме, о жилище или «земном хозяйстве». По этой причине экологию иногда связывают только с учением о среде обитания. Однако среду обитания нельзя рассматривать в отрыве от организмов. Это составные части *единого функционального целого*.

Современная экология — наука, изучающая *взаимоотношения организмов*, в том числе и человека, со средой, определяющая *масштабы и допустимые пределы воздействия* человеческого общества на среду, возможности уменьшения этих воздействий или их полной нейтрализации.

Основные разделы экологии и их содержание представлены в табл. 28.

7.2. СРЕДА ОБИТАНИЯ ОРГАНИЗМОВ. ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Экологические факторы — элементы окружающей среды, оказывающие влияние на живые организмы, в ответ на которые организмы реагируют приспособительными реакциями — **адаптациями**.

По *природе* факторы делят на 3 группы:

1. **Абиотические** — физико-химические, неорганические или факторы неживой природы. Это климатические, атмосферные, по-

Структура общей биоэкологии

Разделы экологии	Их содержание
Факториальная экология	Учение о факторах среды и закономерностях их действия на организмы
Экология организмов (аутэкология)	Взаимодействие между отдельными организмами и факторами среды, или средами жизни
Экология популяций (демэкология)	Взаимоотношения между организмами одного вида (в пределах популяций) и средой обитания. Экологические закономерности существования популяций
Экология сообществ, или учение об экосистемах, биогеоценозах (синэкология)	Взаимоотношения организмов разных видов (в пределах биоценозов) и среды их обитания как единого целого. Экологические закономерности функционирования экосистем
Глобальная экология, или учение о биосфере	Роль живых организмов (живого вещества) и продуктов их жизнедеятельности в создании и функционировании земной оболочки – биосферы (атмо-, гидро-, литосферы)

чвенные (эдафические), геоморфологические, гидрологические и др. (температура, свет, вода, воздух, ветер, соленость, плотность среды, ионизирующие излучения).

2. **Биотические** — факторы живой природы — влияние одних организмов или их сообществ на другие. Это факторы, связанные с совместным обитанием, взаимовлиянием одних организмов на другие (влияние со стороны растений (фитогенное), животных (зоогенное), микроорганизмов, грибов и т. д.).

3. **Антропогенные** — факторы человеческой деятельности, обусловленные трудовой деятельностью человека и его воздействием на природу.

3.1. **Прямое влияние** на организмы — промысел.

3.2. **Косвенное влияние** на организмы — загрязнение среды, уничтожение кормовых угодий, строительство плотин на реках и т. д. Современная экологическая ситуация связана с действием **антропогенных факторов**.

По *периодичности действия* различают:

1. **Факторы, действующие строго периодически** (смена времен года, сезонов, приливы и отливы).

2. **Факторы, действующие без строгой периодичности** (погодные явления, наводнения, ураганы, землетрясения).

По направленности действия различают:

1. **Факторы направленного действия** (потепление / похолодание климата, заболачивание).
2. **Факторы неопределенного действия** (антропогенные факторы, вредные — ксенобиотики, различные загрязняющие вещества).

Адаптация организмов к факторам среды

Организмы легче адаптируются к факторам, действующим строго периодически и направленно. Адаптационность к ним наследственно обусловлена. Более трудна адаптация организмов к нерегулярно-периодическим факторам, но организмы имеют механизмы предчувствия их возможности, что может смягчать их отрицательные последствия (землетрясения, ураганы, наводнения). Наиболее трудна адаптация к факторам неопределенного действия, с которыми вид не встречался в эволюции и не готов к ним. В этом **специфика и антиэкологичность антропогенных факторов**.

В отдельных случаях по отношению к вредным факторам организмы могут использовать **механизмы преадаптации**, т.е. адаптации, выработанные по отношению к другим факторам. Например, устойчивости растений к загрязнителям воздуха способствуют структуры, используемые для повышения засухоустойчивости (плотный покров, восковой налет, опушенность, мало устьиц на листьях).

Общие закономерности действия факторов среды на организмы

1. **Правило оптимума**. Для экосистемы, организма или определенной стадии его развития имеется диапазон наиболее благоприятного (оптимального) значения экологического фактора (рис. 133). За пределами зоны оптимума лежат зоны угнетения, переходящие в критические точки, за которыми существование невозможно.

Степень влияния факторов определяется силой их действия. Интенсивность фактора, наиболее благоприятную для жизнедеятельности, называют *оптимальной*, или *оптимумом*. При оптимальной силе воздействия фактора (**экологический оптимум**, создающий наилучшие условия для жизни) данный вид нормально живет, развивается, размножается. Так, к зоне оптимума обычно приурочена максимальная плотность популяции.

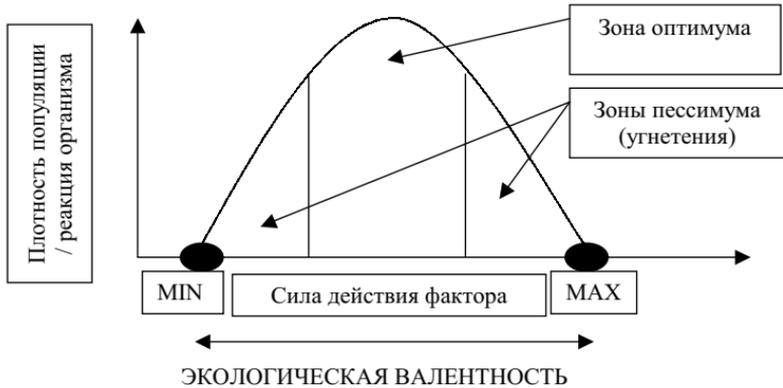


Рис. 133. Действие фактора среды на организмы

Границы, за которыми существование организма невозможно, называют *нижним и верхним пределами выносливости*. Для всех организмов и для каждого вида существуют свои **пределы выносливости** (по каждому экологическому фактору отдельно). Например, границы, за пределами которых существование невозможно: ледяная пустыня, горячий источник, верхние слои атмосферы.

Экологическая валентность — диапазон значений фактора между критическими точками. Пределы выносливости у различных организмов неодинаковы выделяют две группы организмов.

- **Эврибионты** (от греч. «eurya» — широкий, «biontos» — живущий) — организмы с **широким** диапазоном выносливости, могут переносить значительные отклонения от оптимальных значений.
- **Стенобионты** (от греч. «stenos» — узкий, «biontos» — живущий) — организмы с **узким** диапазоном выносливости.

Поскольку зоны оптимума по каждому экологическому фактору различаются, наиболее благоприятно для организмов, когда весь спектр факторов имеет оптимальные значения. В относительно **стабильной** по свойствам среде обитания больше **видов-стенобионтов** (в водной среде), в **динамичной** среде больше **видов-эврибионтов** (в наземно-воздушной среде).

Зона оптимума и экологическая валентность обычно шире у теплокровных организмов, чем у холоднокровных.

Экологическая валентность изменяется в различных **условиях обитания** (в северных и южных районах) и в разные **периоды жизни** (молодые и старые организмы — требуют более однород-

ных условий), **по отношению к температуре** — личинки насекомых–стенобионты, куколки и взрослые особи — эврибионты.

2. Правило взаимодействующих факторов. На отдельные организмы или их популяции одновременно воздействуют **многие факторы**, создающие определенный **комплекс условий**, в которых обитают эти организмы. **Одни факторы могут усиливать или смягчать силу действия других факторов.**

Например, избыток тепла смягчается пониженной влажностью воздуха; недостаток света для фотосинтеза растений компенсируется повышенным содержанием в воздухе улекислого газа; при оптимальной температуре повышается выносливость организмов к недостатку влаги и пищи. Однако каждый из экологических факторов *незаменим*. Так, недостаток тепла нельзя заменить обилием света, минеральные элементы, необходимые для питания растений — водой.

3. Правило лимитирующих факторов. Фактор, находящийся в недостатке или избытке, т.е. вблизи критических точек, **отрицательно** влияет на организмы и **ограничивает** возможность проявления силы действия других факторов, в том числе находящихся в оптимуме.

Например, рост и развитие растений обусловлены наличием в почве того химического элемента, который — **в недостатке**. Все другие элементы (в достатке) не проявляют на этом фоне своего действия. Поэтому, например, необходимо сбалансированное внесение удобрений в почву.

Лимитирующий фактор — жизненно важный фактор среды (вблизи критических точек), при отсутствии которого жизнь становится невозможной. Лимитирующие факторы обычно обуславливают границы распространения видов.

Ограничивающий фактор — фактор среды, выходящий за пределы выносливости организма (за пределы допустимого *tax* или *min*). В жизни человека — это освоение новых сред обитания (Космоса, Арктики, подводного мира).

7.2.1. Абиотические факторы

1. **Солнечное излучение** служит основным источником энергии для всех процессов, происходящих на Земле. Биологическое действие света обусловлено его **спектральным составом, интенсивностью, периодичностью освещения**. В спектре солнечного из-

лучения выделяют ультрафиолетовые (УФ), видимые и инфракрасные (ИК) лучи.

1.1. **Ультрафиолетовые лучи** с длиной волны 290 нм губительны для всего живого и задерживаются озоновым слоем атмосферы. Более длинноволновые УФ лучи (300–400 нм) обладают высокой химической активностью и в небольших дозах полезны — стимулируют синтез витамина D, пигмента кожи — меланина.

1.2. **Видимые лучи** (400–750 нм) имеют особенно большое значение для организма. Видимый свет составляет около 50% лучистой энергии спектра; необходим для нормальной жизнедеятельности большинства животных (зрение, ориентация в пространстве) и растений (фотосинтез).

Фототаксис — способность воспринимать световые раздражения с помощью светочувствительных органов (характерно для простейших животных).

У растений **световой режим** существенным образом влияет на процесс фотосинтеза и газообмен.

По **требованию к интенсивности освещения** выделяют следующие экологические группы растений:

1) **Гелиофиты** (светолюбивые) — растения открытых, постоянно и хорошо освещаемых местообитаний (тюльпаны). Имеют мелкие светлые листья, много пигментов, устьиц.

2) **Сциофиты** (тенелюбивые) — растения нижних ярусов тенистых лесов, плохо переносят сильное освещение прямыми солнечными лучами (мхи, ель, самшит). Имеют темно-зеленые, более крупные и тонкие листья, мало устьиц.

3) **Факультативные гелиофиты** (теневыносливые) — растения, растущие как при значительном затенении, так и на свету, легко перестраиваются при изменении светового режима (комнатные растения, береза).

Световой режим приводит к возникновению *многоярусности и мозаичности растительного покрова* (для лучшего использования солнечной энергии).

Фотопериодизм — реакция организма на продолжительность светового дня, выражающаяся изменением интенсивности физиологических процессов. Длина светового дня играет роль пускового механизма роста и развития организмов, сигнала для наступления определенных фаз развития и поведения. С фотопериодизмом связаны сезонные и суточные ритмы.

Сезонные изменения обусловлены изменением важнейших факторов жизни — температуры, освещения, влажности. Обитатели умеренных широт характеризуются проявлением *сезонных*

циклов развития. Весной при повышении температуры и освещении наблюдается активная жизнедеятельность организмов: растут и зацветают растения, прилетают птицы и т. д. Летом созревают семена растений, большинство животных дает потомство. Осенью начинается подготовка организмов к неблагоприятным зимним условиям: у растений откладываются питательные вещества, у животных происходит линька и т. д. Зимой при пониженной температуре наступает глубокий покой. Это явление особенно присуще растениям и некоторым животным.

В регуляции сезонных циклов у большинства растений и животных главная роль принадлежит изменениям продолжительности дня и ночи. Реакция на продолжительность светового периода суток — *фотопериодизм* — общее, важное приспособление, регулирующее сезонные явления у самых различных организмов. Изменение длины дня всегда тесно связано с годовым ходом температуры и предшествует ее изменению. В течение года длина дня изменяется строго закономерно.

Сезонный ритм — регулируемая фотопериодизмом реакция организмов на изменение времени года, совпадение периодов жизненного цикла с соответствующим временем года.

Увеличение длины светового дня стимулирует у многих *животных* деятельность половых желез, определяет начало брачного периода; у *растений* — образование гормонов, влияющих на цветение, оплодотворение, плодоношение, образование клубней.

Укорочение длины светового дня приводит у *животных* к затуханию половой функции, накоплению жира, смене покровов (мех), перелету у птиц. У *растений* к осени затухают процессы образования цветков, плодов, увеличивается концентрация клеточного сока.

Суточная ритмичность (биологические часы) связана со сменой дня и ночи. У *растений* проявляется в периодическом открывании и закрывании цветков, усилении / ослаблении фотосинтеза, скорости деления клеток. У *животных* и *человека* — в периодическом чередовании дневной активности и отдыха (сна). Всех животных по времени активности можно разделить на **дневных** и **ночных**. Большинство организмов проявляют активность днем, немногие — ночью (совы, летучие мыши). Некоторые животные обитают в полной темноте — крот, аскарида.

У человека обнаружены суточные колебания значений более 300 физиологических показателей: температура тела (днем выше, максимально в 18.00, снижается ночью); артериальное давление (днем выше, ночью ниже); свертываемость крови (днем выше, но-

чью ниже); содержание в крови тромбоцитов, эритроцитов, лейкоцитов, адреналина (днем выше, ночью ниже); биоэлектрическая активность мозга наблюдается утром и вечером (между 17.00 и 19.00). Люди, активные утром, — «жаворонки», вечером — «совы».

Наряду с суточной и сезонной ритмикой организмы адаптированы и к другим видам *периодических явлений в природе*, таким как ритмы солнечной активности, лунные фазы, приливно-отливные явления.

1.3. **Инфракрасные лучи** — важный источник тепловой энергии.

2. **Температура** — экологический фактор, влияющий на жизненно важные процессы организмов: рост, развитие, размножение, дыхание, фотосинтез и др. Оптимальная температура зависит от условий обитания вида. У большинства наземных животных и растений процессы жизнедеятельности протекают при температуре от минус 4 до плюс 40–45 °С (в среднем 15–30 °С).

По способности *регулировать температуру тела* животных делят на 2 группы.

1) **Пойкилотермные (холоднокровные)** организмы с непостоянной температурой тела, зависимой от температуры окружающей среды (беспозвоночные, рыбы, земноводные, рептилии). Эти организмы имеют приспособления от перегрева (например, кожные покровы и др.).

2) **Гомойотермные (теплокровные)** организмы, способные поддерживать постоянную температуру тела независимо от температуры окружающей среды, благодаря интенсивному обмену веществ, наличию четырехкамерного сердца, теплоизолирующих покровов (подкожная жировая клетчатка, перья, мех) и выработке в процессе эволюции особых механизмов терморегуляции (птицы, млекопитающие, человек). Наиболее совершенная терморегуляция обеспечивает им существование независимо от температурных условий среды и расселение по всему земному шару.

Для организмов характерны следующие **механизмы адаптации к температурному фактору**:

1. **Физический** — осуществляется *регулированием теплоотдачи* (кожные покровы, жировые отложения, совершенные органы дыхания и четырехкамерное сердце у млекопитающих, потовыделение у животных, транспирация через устьица у растений). Характерен для пойкило- и гомойотермных животных.

2. **Химический** — *регулирование теплопродукции*. Постоянная температура тела поддерживается благодаря интенсивному обмену веществ. Свойствен только гомойотермным, редко — пойкилотермным животным.

3. **Поведенческий** — осуществляется посредством выбора организмами предпочтительных положений (солнечные или затененные места, укрытия). Свойствен пойкилотермным животным, редко — гомойотермным.

Адаптация к температуре осуществляется также через размеры и форму тела. Существует зависимость между температурой окружающей среды и морфологическими приспособлениями животных.

1. **Правило Бергмана.** Одни и те же виды, обитающие в более холодных условиях (на севере) крупнее тех, которые обитают в более теплом климате. Для уменьшения теплоотдачи выгоднее иметь крупные размеры и компактные по форме, так как, чем крупнее тело, тем меньше его поверхность на единицу массы, и наоборот.

2. **Правило Аллена.** Регулирование температуры тела осуществляется также через выступающие части (уши, нос, конечности, хвост). В холодных районах они меньше по размерам, чем в более теплых (для уменьшения поверхности теплоотдачи).

Температура окружающей среды определяет границы распространения отдельных видов растений. Зональные типы растительности тесно связаны с климатическими поясами земного шара.

Каждый организм имеет определенные приспособления к перенесению пониженных температур. Причем морозостойкость растений и насекомых усиливается в течение зимы — *холодное закаливание*. Глубокое охлаждение вызывает временную обратимую остановку жизнедеятельности — *анабиоз*. У птиц и млекопитающих состояние полного анабиоза не наступает, так как они не приспособлены к переохлаждению. У них выработались другие приспособления к перенесению зимнего времени года (сезонные миграции и др.). Таким образом, можно выделить следующие **приспособления организмов к колебаниям температуры среды**.

Миграция — переселение в более благоприятные условия.

Оцепенение — резкое снижение всех физиологических функций, неподвижность, прекращение питания (насекомые, рыбы, земноводные при 0 ... +10 °С).

Спячка — понижение интенсивности обмена веществ, поддерживающегося за счет запасов жира, накопленных ранее (**летняя спячка** — у пустынных грызунов, черепах, моллюсков и **зимняя спячка** — у медведей, ежей, барсуков).

Анабиоз — состояние организма, при котором жизненные процессы снижены или прекращены, однако жизнеспособность сохраняется в течение нескольких лет (образование **спор** у бактерий и **цист** у простейших повышает устойчивость к ряду неблагоприятных

факторов — недостатку кислорода, действию ядовитых веществ, ионизирующих излучений, чаще — к изменению температуры и влажности окружающей среды).

3. **Влажность.** Вода — основной, неперенный компонент живого, важный климатический фактор, регулирующий температуру на поверхности Земли. Источник воды — атмосферные осадки, водоемы, подземные воды, роса, туман. Недостаток влаги — ограничивающий фактор, определяющий границы жизни и ее зональное распределение. Растения извлекают влагу из почвы и испаряют своей наземной поверхностью. Сухопутные животные не могут жить без потребления воды, потеря 10–15% воды приводит к обезвоживанию организма, 20% — к смерти, исключение составляет верблюд, который может потерять до 30% воды от массы тела.

Приспособленность к переживанию при недостатке влаги ярко выражена у обитателей засушливых степей и пустынь (видоизмененные листья-колючки, хорошо развитая корневая система, высокое осмотическое давление). Некоторые растения (агава, очиток, молодило) имеют мясистые листья и стебли и способны долго удерживать воду. Другие растения (тюльпаны, маки, гусиный лук и др.) успевают вырасти и отцвести за короткий весенний срок, когда в почве еще достаточно влаги. Большое приспособительное значение имеет способность этих растений погружаться в состояние глубокого физиологического покоя. Таким образом, можно выделить следующие механизмы регулирования водного баланса:

1) **Морфологический** — *через форму тела и покровы, испарение и органы выделения* (приспособления у растений — узкие листья либо их редукция — колючки у кактусов, мясистые листья и стебли у агавы, алоэ, суккуленты запасают воду в теле и имеют защиту от испарения (покровы-волоски, плотная кутикула, восковой налет, глубокая корневая система, листопад), у животных — резервуар воды — отложения жира в горбе у верблюдов, курдюке у овец, в жировом теле у насекомых).

2) **Физиологический** — *посредством высвобождения метаболической воды из жиров, белков, углеводов в результате окисления.*

3) **Поведенческий** — *через выбор предпочтительных положений в пространстве* (ночной образ жизни у некоторых грызунов для избежания испарения воды).

По требованию к влажности окружающей среды различают следующие экологические группы растений:

1) **Гидрофиты** — наземно-водные растения, погруженные в воду только нижними частями (тростник, калужница).

2) **Гигрофиты** — наземные растения, живущие в условиях повышенной влажности (тропические травы, росянка).

3) **Мезофиты** — растения, произрастающие при среднем увлажнении и умеренно теплом климате (травы умеренной зоны, культурные растения, деревья саванн, кустарники подлеска).

4) **Ксерофиты** — растения мест с недостаточным увлажнением (степей, пустынь).

4. **Соленость** — экологический фактор, определяющийся концентрацией растворимых солей в субстрате. Соли служат источником питания *растений*. Избыток солей (на почвах-солончаках) действует на растения губительно. Существуют растения и микроорганизмы-**галофиты**, предпочитающие избыток солей. Среди *животных* в природе имеются виды, приспособленные к обитанию только в *пресной* воде (карповые рыбы) или только в *соленой* (сельдеобразные). Некоторые нуждаются в разной степени солености на разных этапах развития (личинки угря обитают в морях, взрослые особи — в пресных водоемах, лососевые рыбы — наоборот).

5. **Воздух**. В состав воздуха входят различные газы — азот (78 %), кислород (21 %), углекислый газ (0,03 %), инертные газы.

Азот. Усваивается из воздуха клубеньковыми бактериями и накапливается в почве. Азот в виде солей азотной и азотистой кислот (нитраты и нитриты) поглощается корнями растений и используется в синтезе органических веществ. Наличие азота в почве повышает *засухоустойчивость растений*.

При подводном погружении человека азот растворяется в крови, а при резком подъеме выделяется в виде пузырьков, закупоривающих кровеносные сосуды — развивается *кессонная болезнь*.

Кислород — главная функциональная составная часть воздуха. Дыхание и окислительные процессы в организме происходят в кислородной среде.

По *отношению к кислороду* организмы делят на 2 группы:

- **анаэробы** — организмы, существующие в бескислородной среде (некоторые микроорганизмы, взрослая аскарида);

- **аэробы** — организмы, существующие в кислородной среде (большинство организмов на планете: растения, грибы, животные, в том числе яйца и личинки аскариды).

Углекислый газ. Главная роль — участие в *процессе фотосинтеза у растений* (необходим для построения углеродных скелетов органических веществ). Это продукт дыхания животных и

растений, компонент газообмена, при избытке которого в атмосфере развивается одышка.

6. Барометрическое давление. Большинство организмов на нашей планете приспособлены к существованию при атмосферном давлении 720–740 мм рт. ст. (на уровне Мирового океана). При подъеме на высоту парциальное давление кислорода падает и развивается особое физиологическое состояние организма — гипоксия, анемия или горная болезнь (приспособительная реакция к гипоксии выражается увеличением количества эритроцитов на единицу объема крови и содержанием в них гемоглобина). На глубине, наоборот, парциальное давление кислорода возрастает — повышается растворимость газов в крови — развивается *гипероксия*.

7. Ветер — важный климатический фактор в жизни растений. Играет роль в размножении, расселении растений, переносе пыльцы, спор, семян, плодов.

7.2.2. Среды жизни и адаптация организмов

Среда жизни — часть природы, в которой живут организмы. Все разнообразие условий жизни на Земле объединяют в **4 среды**: водная, наземно-воздушная, почвенная, организменная.

Вода — первичная среда для живых существ, поскольку именно в ней зародилась жизнь. Организмы могут обитать в одной среде (рыбы — в воде), в двух (наземные растения — в воздухе и почве) и даже в трех средах (прибрежные водные растения — в почве, воде и воздухе). Некоторые организмы периодически переходят из одной среды в другую (насекомые с водными личинками, земноводные). При паразитическом образе жизни среда жизни паразита — другой организм.

1. Водная среда — однородна, мало изменяется в пространстве. Колебания температуры составляют около 50 °С, плотность воды равна 1–1,3 г/см³.

Лимитирующие факторы: *кислород, свет*, а также плотность воды, солевой режим, скорость течения, содержание органических веществ, свойства грунта. Обитатели водной среды — *гидробионты* — главным образом пойкилотермные животные и некоторые теплокровные (киты, тюлени, морские котики).

Гидробионты потребляют кислород через покровы тела, дыхание сочетается с фильтрационным типом питания. К высокой плотности воды адаптируются следующими путями:

1) **Планктон (фито- и зоопланктон)** использует воду как опору, находится в состоянии свободного парения (планктонные формы имеют малые размеры, плотность тела, равную плотности воды, отсутствие тяжелого скелета, наличие выростов, воздушных полостей, жировых включений).

2) **Пловцы** — активнопередвигающиеся организмы (имеют продолговатую форму тела, хорошо развитую мускулатуру, слизь, чешую для снижению трения). Для ориентации используют звук (эхолокация), запахи, самосвечение (биохемилюминесценция).

Группы гидробионтов:

1) **планктон** — свободнопарящие;

2) **нектон** (от греч. «нектос» — плавающий) — активно передвигающиеся;

3) **бентос** (от греч. «бентос» — глубина) — обитатели дна;

4) **пелагос** (от греч. «пелагос» — открытое море) — обитатели водной толщи;

5) **нейстон** — обитатели верхней пленки воды.

Антропогенное воздействие человека на водную среду приводит к изменению химического состава (загрязнению), прозрачности, температуры, обеднению кислородом, снижению продуктивности, как следствие, смене видового состава.

2. **Наземно-воздушная среда** — наиболее сложная и разнообразная в пространстве, требует более высокого уровня организации живого. Характерны низкая плотность воздуха, большие колебания температуры (около 100 °С), высокая подвижность атмосферы.

Лимитирующие факторы: *температура* и *влажность*, менее важны — интенсивность света, содержание кислорода, климатические условия. Преобладают гомойотермные организмы, имеющие широкий спектр мест обитания (ареалов вида).

3. **Почвенная среда** сочетает свойства водной и наземно-воздушной сред. Колебания температуры в ней невелики, отмечается дефицит кислорода (особенно при избытке воды и углекислого газа). В почве выделяют 3 фазы: твердую, жидкую, газообразную. Специфическим свойством почвы является плотное сложение (твердая часть), а также поры, заполненные воздухом.

Лимитирующие факторы: *температура* (мерзлота), *влажность* (засуха / болото), *кислород*. Обитатели почвы — *геобионты* (микроорганизмы, дождевые черви, кроты, живут в почвенной воде, порах, корнях растений). Ориентация осуществляется с помощью обоняния и других рецепторов. Характерна редукция органов зрения (ввиду отсутствия света в почве).

Свойства почв: структура, химический состав, кислотность, которая определяет состав и видовое разнообразие растений на Земле.

По реакции на кислотность почв выделяют следующие экологические группы растений:

1) **ацидофильные** — обитающие на кислых почвах (хвощ, черника);

2) **нейтрофильные** — обитающие на почвах с нейтральной реакцией (культурные растения);

3) **базофильные** — обитающие на почвах с щелочной реакцией (степные и пустынные, лебеда, полынь, сложноцветные);

4) **индифферентные** — обитающие на почвах с разной кислотностью.

4. **Организменная среда.** Тела организмов служат средой обитания других организмов (паразитов, симбионтов). **Факторы среды:** обилие пищи, стабильность условий (однородность среды по температуре, влажности), защищенность от неблагоприятных воздействий. В связи с паразитическим образом жизни такие организмы имеют упрощенное строение всех систем органов и специфические приспособления. **Лимитирующие факторы:** *потеря хозяина* («разумный паразитизм» и «закон большого числа яиц»).

7.2.3. Биотические факторы

Биотические факторы — взаимное влияние животных, растений, микроорганизмов друг на друга. Выделяют следующие формы взаимоотношений организмов разных видов.

1. **Симбиоз** — сожительство организмов разных видов, приносящее пользу хотя бы одному из них. Симбиоз — полезные неразделимые связи видов. Организмы, входящие в симбиоз приспособлены к совместному существованию и не могут жить отдельно (не выдерживают конкуренции).

Формами симбиоза являются следующие:

1.1. **Мутуализм** — обоюдовыгодное сожительство разных видов, приносящее взаимную пользу. Например: клубеньковые азотфиксирующие бактерии, поселяющиеся на корнях бобовых; гифы грибов, образующие микоризу с корнями высших растений (подосиновики, подберезовики); лишайники (симбиоз гриба и водоросли).

1.2. **Синийкия** (квартиранство) — сожительство, при котором особь одного вида использует особь другого вида только как жилище, не принося ни пользы, ни вреда. Например, некоторые рыбы откладывают икринки в полость раковины моллюсков (икринки надежно защищены раковиной, но не питаются за счет хозяина).

1.3. **Комменсализм** (нахлебничество) — совместное сожительство организмов разных видов, при котором один организм использует другой как жилище и источник питания, но не причиняет вреда партнеру, т.е. происходит одностороннее использование одного вида другим без вреда. Например: бактерии желудочно-кишечного тракта питаются остатками пищи хозяина, не принося вреда, а способствуя пищеварению (бифидум-бактерии, уничтожение которых антибиотиками приводит к развитию дисбактериоза); львы и гиены, доедающие остатки добычи львов; животные — разносчики плодов и семян с зацепками (нет ни пользы, ни вреда).

1.4. **Протокооперация** — разновидность симбиоза, когда совместное существование выгодно обоим видам, но необязательно для них. Например, сожительство мелких рыбок (губановых) и хищной рыбы (муруны), птиц и копытных.

2. **Нейтрализм** — сожительство видов на одной территории, которое не влечет для них ни положительных, ни отрицательных последствий. Виды не связаны друг с другом непосредственно, но зависят от состояния сообщества в целом (например, белки и лоси в лесу — совместнообитающие на одной территории организмы, непосредственно не влияющие друг на друга).

3. **Антибиоз** — сожительство видов, приносящее вред. Формы антибиоза являются следующие:

3.1. **Конкуренция** — соперничество между особями одного или разных видов за жизненные ресурсы: пищу, воду, убежища, местообитания. Возникает в том случае, если различные виды обладают *сходными потребностями к условиям жизни*.

Конкуренция — единственная форма экологических отношений, отрицательно сказывающаяся на *обоих* взаимодействующих партнерах. В результате конкуренции наименее приспособленные организмы погибают. Формы конкурентного взаимодействия различны — от прямой физической борьбы до мирного сосуществования (постепенно исчезнет вид, интенсивность размножения которого ниже в данной среде обитания). Например, конкурентные отношения существуют между следующими организмами: саранча, грызуны, травоядные; сорняки и культурные растения (перехват минеральных веществ и почвенной влаги корнями, а также солнечного света листьями).

3.2. **Хищничество** — источник однократного питания, при котором особи одного вида поедают особей другого вида. Характерно специальное охотничье поведение, наблюдается прямое уничтожение жертвы. Однако хищничество никогда не приводит к полному

истреблению жертв. Примеры хищников: волки, ежегодно убивающие около 20% популяций оленей (таков и прирост популяции в год в результате размножения); орлы, крокодилы; инфузории — хищники у простейших; насекомоядные растения-хищники для насекомых: росянка, венерина мухоловка.

Каннибализм — внутривидовое хищничество, поедание одними особями особей своего же вида (например, самка паука поедает самца после спаривания).

Биологическое значение хищничества:

- *осуществляется регуляция численности видов* (взаимосвязь хищник-жертва в природе способствует естественному отбору, хищники истребляют наиболее ослабленных животных, поддерживая состав и численность популяции на оптимальном уровне);

- *круговорот веществ*, более полное освоение и использование среды.

3.3. Паразитизм — сожительство организмов, при котором один организм («паразит») использует другой организм («хозяина») в качестве среды обитания и источника питания. Паразит наносит хозяину вред, но не вызывает его немедленной гибели, так как смерть хозяина привела бы к гибели самого паразита.

Болезнетворное действие паразитов состоит в механическом повреждении клеток, тканей хозяина и отравлении продуктами обмена. Примеры паразитов: вирусы, бактерии, грибы, простейшие — черви и членистоногие.

Различают паразитов двух типов:

- **временных** — нападают на хозяина временно, для питания (комары, клещи);

- **постоянных** — весь цикл развития или большую его часть проводят на теле или в теле хозяина (вши, аскарида).

По месту обитания существуют:

- **эктопаразиты** — наружные (вши, блохи, клещи);

- **эндопаразиты** — внутренние, обитают в теле хозяина (малярийный плазмодий, бычий цепень).

Паразитический образ жизни оказывает существенное влияние на морфологию и физиологию паразита. У них развиваются специальные органы прикрепления (присоски, крючья, колюще-сосущий ротовой аппарат); высоко развита половая система для интенсивного размножения; слабо развиты органы чувств, дыхательная и кровеносная системы.

3.4. Аллелопатия — взаимоотношения организмов разных видов, когда особи одного вида путем выделения особых веществ

(токсичных соединений) оказывают угнетающее воздействие на особей других видов. Эти вещества имеют различную химическую природу: **антибиотики** (пенициллин, выделяемый грибами, грамицидин — бактериями); **фитонциды** (летучие вещества, выделяемые растениями (чеснок, лук, сосна) и угнетающие жизнедеятельность бактерий, грибов, простейших).

Аллелопатия реализуется также через корневую систему, даже между разными цветами в вазоне.

Также выделяют 4 типа межвидовых отношений:

1. **Трофические связи** возникают, когда один вид *питается* живыми особями, мертвыми остатками или продуктами жизнедеятельности другого вида (стрекозы — насекомыми, жуки-навозники, пчелы и нектар).

2. **Топические связи** — физическое или химическое изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого, заключается в *создании одним видом среды* или формировании субстрата для другого вида (растительность создает микроклимат для жизни обитателей леса).

3. **Форические связи** — участие одного вида в *распространении* другого (животные переносят семена, споры, пыльцу растений и более мелких животных).

4. **Фабрические связи** — отношения, в которые вступает вид, используя для своих *сооружений* продукты выделения, мертвые остатки или живых особей другого вида (постройка гнезд птицами).

Таким образом, в распространении вида различают:

1) **Физиологический оптимум** — благоприятное для вида сочетание всех абиотических факторов, обеспечивающих наиболее быстрые темпы роста и размножения.

2) **Синэкологический оптимум** — биотическое окружение, при котором вид испытывает наименьшее давление со стороны врагов и конкурентов, т.е. благоприятные отношения с особями других видов, позволяющие ему успешно размножаться.

Наиболее благоприятно для вида совпадение обоих оптимумов.

Экологическая ниша вида — положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза, комплекс его *биоценологических связей и требований к абиотическим факторам среды*. Экологическая ниша — это не просто местообитание вида (что зависит от абиотических факторов среды), но и его биоценологическое окружение. Два вида не уживаются в одной экологической нише. Выход из конкуренции достигается благодаря расхождению тре-

бований к среде, изменению образа жизни, т.е. разграничением экологических ниш видов.

7.3. ПОПУЛЯЦИИ. ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ И ИХ РЕГУЛЯЦИЯ

Каждый вид организмов, представленных в природе, в пределах занимаемой территории (ареала) распадается на популяции.

Популяция — группа организмов *одного вида*, занимающая определенную территорию и изолированная от других сходных групп, способная к саморегулированию и поддержанию оптимальной численности особей.

При описании популяций учитываются их размер, длительность обитания на данной территории, занимаемое пространство, степень генетической самостоятельности, и т. д.

В *пространственно-генетическом отношении* различают следующие популяции.

- **Географическая** — совокупность групп пространственно смежных экологических популяций. Оцениваются величина занимаемой территории и степень миграции особей между группами смежных популяций.

- **Экологическая** — совокупность пространственно смежных групп особей с большей степенью взаимоотношений между ними.

- **Элементарная** — группа особей, характеризующаяся полной панмиксией (свободным скрещиванием).

По *способности к самовоспроизведению* различают следующие популяции.

- **Перманентная** — саморегулирующаяся система родственных между собой особей, относительно устойчивая в пространстве и времени, способная к неограниченному длительному самовоспроизведению.

- **Темпоральная** — неспособная к неограниченному длительному самовоспроизведению, неустойчивая в пространстве и времени система.

По *способу размножения* различают следующие популяции:

- **Панмиктические** состоят из особей, размножающихся половым путем, для которых характерно перекрестное оплодотворение.

- **Клональные** состоят из особей, для которых характерно только бесполое размножение.

- **Клонально-панмиктические** состоят из особей, для которых характерно и половое, и бесполое размножение.

Популяции характеризуются определенной *структурной организацией*:

1. **Половая структура популяции** — соотношение особей по полу, что характерно только для популяций из раздельнополых организмов.

2. **Возрастная структура популяции** — соотношение особей (групп особей) различных возрастов.

По *возрасту* различают следующие популяции.

• **Нормальные** — все возрасты представлены относительно равномерно; такие популяции характеризуются наибольшей жизнеспособностью.

• **Регрессивные (вымирающие)** — преобладают старческие или больные особи, что свидетельствует об отрицательном действии каких-либо факторов на существование популяции с нарушением ее воспроизводительной функции.

• **Внедряющиеся (инвазионные)** — представлены в основном молодыми особями. В таких популяциях выше вероятность вспышек чрезмерной численности особей, так как еще не сформированы трофические и другие связи. Новые виды могут занимать свободные экологические ниши и, интенсивно размножаясь, увеличивать свою численность.

Абсолютный возрастной состав выражает численность определенных возрастных групп в определенный момент времени.

Относительный возрастной состав выражает процент особей данной возрастной группы по отношению к общей численности популяции.

Возрастной состав определяется рядом параметров:

- временем достижения особями половой зрелости;
- общей продолжительностью жизни;
- длительностью периода размножения;
- частотой приплода;
- смертностью;
- типом динамики численности.

По *способности особей к размножению* различают следующие популяции.

• **Предрепродуктивная** — особи еще не способны размножаться.

• **Репродуктивная (генеративная)** — особи способны размножаться.

• **Пострепродуктивная** — особи уже не способны размножаться.

3. **Пространственно-этологическая структура популяции** — ха-

рактер распределения особей в пределах ареала в зависимости от особенностей окружающей среды и поведения самого вида.

Распределение особей в пределах занимаемого ими ареала может быть следующим.

Равномерное распределение характерно для популяций, существующих в условиях равномерного распределения факторов среды или состоящих из особей с антагонистическими отношениями.

Неравномерное распределение характерно для популяций, особи которых ведут групповой образ жизни (колонии, стаи, стада).

По *характеру использования территории* среди животных различают:

- **Кочевые виды** — характеризуются экстенсивным типом использования территории.

- **Оседлые виды** — характеризуются интенсивным типом использования территории.

Популяции также характеризуются следующими свойствами.

1) **Плотность популяции** — число особей (или биомасса) данной популяции, приходящееся на единицу площади или объема.

2) **Рождаемость** — свойство популяции увеличивать свою численность (например, для млекопитающих — это число потомков, рождаемых одной самкой за год).

Максимальная рождаемость — максимальная реализация возможности рождения при отсутствии лимитирующих факторов среды.

Фактическая рождаемость отражает реальное состояние популяции.

3) **Смертность** — свойство популяции уменьшать свою численность за счет гибели особей. Также возможно уменьшение численности популяции за счет эмиграции. Выражается отношением умерших особей за определенный промежуток времени к числу всех особей популяции. Различают *минимальную* (минимальная реализация возможности смертности) и *фактическую смертность*.

Рождаемость и смертность зависят от ряда факторов:

- условий среды;
- состояния и численности популяции;
- полового состава;
- возрастного состава популяции.

4) **Выживаемость** — число особей, сохранившихся в популяции за определенный промежуток времени (зависит от возрастного, полового состава особей, действия факторов среды и др.).

Выживаемость выражается либо как абсолютное число выживших особей, либо как процент выживших особей от исходного числа особей в популяции:

$$Z = n / N \cdot 100\%,$$

где Z — величина выживаемости, %;

n — число выживших особей;

N — исходная численность популяции.

Кривая выживания — графическая зависимость выживаемости от возраста представлена на рис. 134.

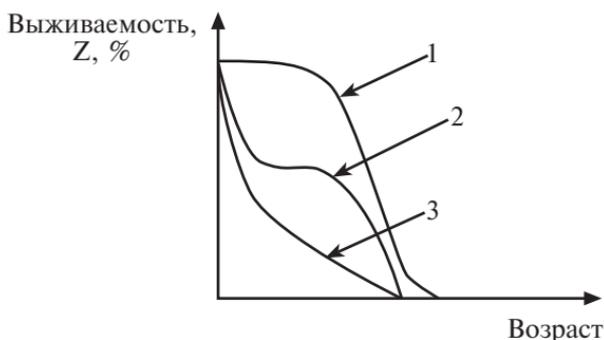


Рис. 134. Кривые выживания

Типы кривых выживания.

Кривая 1 характерна для популяций, где основным фактором, влияющим на выживание, является старение особей, хотя небольшая часть особей гибнет сразу после рождения (например, популяция человека).

Кривая 2 (S-образная) характерна для популяций, где факторами, влияющими на выживаемость, выступают смертность в ранний период жизни и старение особей (например, популяция гидры).

Кривая 3 характеризует постоянную смертность особей в течение всей жизни (например, в популяции рыб).

Важнейшими свойствами популяции являются динамика численности особей и механизмы ее регулирования.

Каждой популяции и виду в целом свойственен **биотический потенциал** — теоретически возможное потомство от одной пары особей при реализации способности организмов к биологически обус-

ловленному размножению. Чем ниже уровень организации организмов, тем выше биотический потенциал (например, дрожжевые клетки при наличии благоприятных условий для размножения и роста могли бы освоить все пространство Земли за несколько часов, тогда как крупным организмам с низким потенциалом размножения для этого потребуются десятилетия и столетия). Однако в реальных условиях на ограниченных пространствах, которые занимает популяция бесконечного размножения и роста не происходит, необходимо учитывать конкурентное отношение между особями.

5) **Скорость роста популяции** — изменение численности популяции (N) в единицу времени (t). Различают 2 типа роста (изменения численности), изображаемых графически в виде кривых роста популяции (рис. 135).

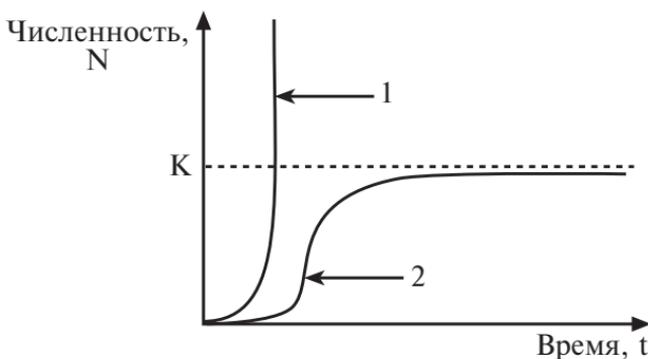


Рис. 135. Скорость роста численности популяции

1) **Экспоненциальный** — характеризуется неограниченным увеличением численности, идущей по j -образной кривой. Биотический потенциал реализуется организмами со значительной полнотой, но только в отдельных случаях и в течение коротких промежутков времени. Например, когда быстроразмножающиеся организмы (бактерии, насекомые) осваивают новый субстрат, размножаются в среде, богатой питательными веществами, где нет конкурентов. Для популяции человека в настоящее время характерен близкий к экспоненциальному тип роста, ввиду резкого снижения смертности в детском возрасте.

2) **Логистический** — увеличение численности продолжается до определенного предела (предельной плотности насыщения (K)). Рост численности идет по S-образной кривой, отражающей высокую

смертность молодых особей или их зачатков (яйца, икринки, споры, семена). Этот тип характерен для большинства популяций.

б) **Стратегия популяции.** Различают 2 типа популяций.

• **Популяции быстро размножающихся особей** характеризуются высокой плодовитостью, быстрым размножением, коротким периодом индивидуального развития, малыми размерами особей, слабой конкурентоспособностью, отсутствием заботы о потомстве. Такие популяции быстро расселяются, занимают обширные территории, нестабильные местообитания, однако они малоустойчивы и не могут становиться доминантными в сообществе.

• **Популяции медленно размножающихся, но конкурентоспособных особей** характеризуются противоположными свойствами. Они населяют стабильные местообитания.

Численность популяций может колебаться с определенной частотой. **Циклы** — циклические колебания численности. Периодические колебания численности особей (отклонение от средней численности) имеют различный *характер*:

- сезонный (например, у насекомых, в $10^6 - 10^7$ раз);
- взрывной (например, у грызунов, белок, в $10^5 - 10^6$ раз);
- сглаженный (у крупных млекопитающих).

Популяционные волны (волны жизни или численности) — периоды резкого изменения численности.

Изменение численности особей зависит от ряда факторов среды: абиотических, биотических, антропогенных. Это климатические (погодные) условия (температура, влажность, состав почвы, солнечная активность, атмосферное давление и т. д.); пищевые ресурсы; наличие убежищ, участков для жизни; изоляция; смертность и рождаемость; наследственность и изменчивость; конкуренция; катастрофы (пожары, наводнения); влияние деятельности человека.

Резкие изменения численности имеют отрицательные последствия для жизни популяций: при высокой численности происходит ослабление особей из-за недостатка пищи, самоотравления среды, массовых заболеваний, при низкой численности — из-за превышения порога ее минимальных значений. Для популяций различных видов существуют допустимые пределы снижения численности особей, за которыми существование популяции невозможно.

Численность популяций определяется вероятностью встречи половых партнеров, минимальной численностью отдельных групп особей (например, колония перуанского баклана должна иметь чис-

ленность не менее 10 тыс. особей, а стадо северных оленей — 300–400 голов). Чем мельче особи, тем выше критические значения их численности (например, для микроорганизмов — это миллионы особей, насекомых — десятки и сотни тысяч, крупных млекопитающих — несколько десятков).

В целом все факторы, влияющие на численность особей, делят на 2 группы и рассматривают 2 механизма, влияющих на численность особей.

1. **Динамика популяций, независимая от плотности (численности) особей.** Численность обусловлена главным образом *абиотическими факторами* (погодные явления: суровая зима, засуха, длительные дожди, катастрофы). Это *модифицирующие факторы*, обеспечивающие условия как для неограниченного, хотя и кратковременного, роста популяций, так и для снижения их численности до нулевых значений. Абиотические факторы влияют на интенсивность размножения, гибель, миграции особей.

2. **Динамика популяций, зависящая от плотности (численности) особей.** Обеспечивается *биотическими регулирующими факторами* (конкуренция, хищничество, обеспеченность пищей, распространение инфекций), работающими по принципу отрицательной обратной связи (чем выше численность, тем сильнее срабатывают механизмы, обуславливающие ее снижение, и, наоборот, например, в отношениях хищник-жертва). Эти факторы лежат в основе популяционного гомеостаза, обеспечивающего поддержание численности в определенных границах значений. Регулирующие факторы (в отличие от модифицирующих) никогда не доводят численность популяций до нулевых значений, так как сила их действия ослабляется с уменьшением численности популяции.

Действие регулирующих факторов можно рассматривать на уровне внутривидовых и межвидовых взаимоотношений (конкуренция, хищник-жертва, паразит-хозяин).

Важным фактором, регулирующим численность, являются кормовые ресурсы. Популяция насчитывает столько особей, сколько их может прокормиться на занимаемой территории. Верхний предел плотности популяции определяется количеством самого дефицитного ресурса, например, воды или минеральных элементов — для растений, растительной пищей — для травоядных, количеством жертв — для хищников. Численность и плотность популяции поддерживается самовоспроизведением (например, при максимальной плотности внутривидовая конкуренция превращается в каннибализм, у некоторых видов происходит временная утрата способности давать потомство).

7.4. ЭКОСИСТЕМЫ. ПРОДУЦЕНТЫ, КОНСУМЕНТЫ, РЕДУЦЕНТЫ

В природе виды животных и растений распределяются не случайно, они всегда образуют определенные, сравнительно постоянные комплексы — *сообщества*. **Сообщество** — исторически сложившаяся устойчивая совокупность популяций организмов *разных видов* (растений, животных, грибов, микроорганизмов), сосуществующих на одном и том же местообитании и взаимодействующих посредством трофических (пищевых) и пространственных взаимоотношений.

Типы сообществ:

- фитоценоз — растительное сообщество;
- зооценоз — совокупность животных организмов;
- микробоценоз — сообщество микроорганизмов.

Биоценоз — сумма взаимосвязанных между собой популяций разных видов (фитоценоз + зооценоз + микробоценоз).

Экологическая система (экосистема или биогеоценоз) — функциональная система, природно-антропогенный комплекс, включающая в себя сообщество живых организмов разных видов и окружающую их среду обитания (физическую среду), взаимодействующих между собой, объединенных в единое функциональное целое и образующих экологическую единицу.

$$\boxed{\begin{array}{l} \text{Экосистема} \\ \text{(биогеоценоз)} \end{array}} = \boxed{\begin{array}{l} \text{Сообщество} \\ \text{(биоценоз)} \end{array}} + \boxed{\begin{array}{l} \text{Среда обитания} \\ \text{(экологический биотоп)} \end{array}}$$

Учение о биогеоценозах разработано В.Н. Сукачевым. Термин «экосистема» введен в употребление английским геоботаником А. Тенсли в 1935 г., термин «биогеоценоз» — академиком В.Н. Сукачевым в 1942 г. В биогеоценозе обязательно наличие в качестве основного звена растительного сообщества (фитоценоз), обеспечивающего потенциальную бессмертность биогеоценоза за счет энергии, вырабатываемой растениями. Экосистемы могут не содержать фитоценоз.

Сравнительная характеристика экосистемы и биогеоценоза. «Биогеоценоз» и «экосистема» — понятия сходные, но не тождественные. Понятие «экосистема» не имеет ранга и размерности, поэтому оно применимо как к простым, искусственным (аквариум, водохранилище), так и к сложным естественным комплексам организмов со средой их обитания — биогеоценозам. Биогеоценоз отличается от экосистемы определенностью объема. Если экосис-

тема может охватить пространство любой протяженности от капли прудовой воды до биосферы, то биогеоценоз — это экосистема, границы которой определены характером растительного покрова, т.е. определенным фитоценозом. Биогеоценоз представляет собой территориально минимальную ячейку, «клеточку» или «кирпичик» биосферы. Биогеоценоз — это минимальная по протяженности и иерархическому уровню экосистема, отличающаяся относительной однородностью, не состоящей из других экосистем.

Биотоп (экоотоп) — участок земной поверхности суши или водоема, с однородными условиями обитания: почвой (эдафотоп), климатом (климатоотоп), водным режимом (гидроотоп), занимаемый биоценозом.

Основные свойства экосистем:

- 1) способность осуществлять круговорот веществ и энергии;
- 2) способность противостоять внешним воздействиям (устойчивость, стабильность, саморегуляция);
- 3) способность производить биологическую продукцию.

Выделяют *экосистемы различного ранга*.

• **Микроэкосистемы** (водоем, ствол дерева, аквариум, лужа, капля воды с живыми организмами, осуществляющими круговорот веществ и энергии, нора млекопитающего с ее обитателями, включая паразитов и сожителей).

• **Мезоэкосистемы** (лес, пруд, река).

• **Макроэкосистемы** (океан, континент, природная зона).

• **Глобальная экосистема** (биосфера в целом).

Возможно создание **искусственных**, упрощенных экосистем.

Формирование любого сообщества осуществляется за счет межвидовых связей, определяющих его структуру.

Структура сообщества (биоценоза):

1. **Видовая структура** — разнообразие видов, соотношение их численности и биомассы. Различают *бедные* (например, в Арктике, пустыне, тундре) и *богатые видами* (влажные тропические леса, пойменные луга, дубравы) биоценозы. **Доминантные виды** — виды, преобладающие в биоценозе (например, ель, дуб — в лесах, ковыль — в степях, сфагновый мох — на болотах). Также в биоценозах представлены *малочисленные* и *редкие формы*.

Закон Эшби: чем выше видовое разнообразие, тем более стабилен, устойчив биоценоз.

2. **Пространственная (морфологическая) структура** определяется фитоценозом, для которого характерно ярусное распределение.

Вертикальная зональность — ярусное распределение растений по вертикали, обусловленное их требованием к количеству света. Верхний ярус представлен светолюбивыми растениями, нижний — тенелюбивыми и теневыносливыми. Ярусы (обычно 5–6) особенно хорошо заметны в лесах умеренного пояса.

1-й ярус — дуб, липа, вяз; *2-й ярус* — рябина, яблоня, груша; *3-й ярус* — подлесок, образованный кустарниками (лещина, крушина); *4-й ярус* — высокие травы (крапива); *5-й ярус* — низкие травы (осока); *6-й ярус* — мхи, лишайники.

Животные также приурочены к определенному растительному ярусу. Например, фазаны, тетерева гнездятся только на земле, дрозды, снегيري — в кустарнике, зяблики, щеглы — в кронах деревьев.

Подземная ярусность определяется корневой системой, где существенную роль играют условия аэрации, минеральное питание, водоснабжение.

Горизонтальная ярусность представлена горизонтальным направлением распределения различных биоценозов всех природных зон (тундра, леса, степи, луга, пустыни, полупустыни). Горизонтальная ярусность определяется условиями среды обитания (освещенность, температура, почвенный состав и т. д.), а также размножением, ростом растений.

3. Трофическая структура — связи между компонентами экосистемы, возникающие прежде всего на основе пищевых отношений и способов получения энергии.

При трофических связях один вид является *местом для поселения* другого (например, деревья — для гнездования птиц, поселения мхов, лишайников, водорослей), *способствует перемещению другого вида* (млекопитающие переносят клещей, блох, семена растений), *использует другой вид для строительства жилища, гнезд, убежищ* (бобр строит плотины), *использует другой вид как источник питания*.

Таким образом, в каждом природном участке с более или менее однородными условиями существования представлены свои комплексы взаимосвязанных видов, питающимися друг другом и образующими самоподдерживающуюся систему, в которой осуществляется круговорот веществ и энергии. Органические компоненты таких устойчивых систем — *биоценозов* — неразрывно связаны с неорганическими (почвой, влагой, атмосферой), образуя вместе с ними устойчивую экосистему — *биогеоценоз*. Трофическая структура биогеоценоза представлена трофическими цепями и сетями.

7.5. ЦЕПИ И СЕТИ ПИТАНИЯ. ПРАВИЛА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПИРАМИДЫ

Цепи питания (трофические цепи) — цепи взаимосвязанных видов, последовательно извлекающих органическое вещество и энергию из исходного пищевого вещества. *Цепи питания* состоят из нескольких звеньев, в них включаются растения, растительноядные животные, хищники и паразиты. Каждое предыдущее звено является пищей для последующего. *Цепь питания* — взаимосвязанный ряд трофических уровней — главное свойство которой состоит в осуществлении биологического круговорота веществ с высвобождением запасенной в органическом веществе энергии.

Трофический уровень — одно звено цепи питания.

Пищевая сеть — совокупность нескольких взаимосвязанных пищевых цепей, каждая из которых является отдельным каналом, по которому передаются вещество и энергия в биоценозе.

Существование всех экосистем зависит от постоянного притока энергии, главным источником которого для всех процессов на Земле, является Солнце. Различные организмы занимают разное положение относительно основного источника энергии, поступающей в биоценоз.

По способу получения и использования энергии для жизнедеятельности, все организмы делят на **автотрофов** и **гетеротрофов**. Помимо названных типов питания для некоторых организмов (например, насекомоядных растений) характерен **миксотрофный (смешанный)** тип питания.

Существуют несколько *способов гетеротрофного питания*:

- **Голозойный тип питания** — заглатывание твердых кусков пищи, подвергающихся перевариванию и всасыванию (характерно для животных).

- **Сапрофитный (сапротрофный) тип питания** — поглощение органических веществ не путем захвата частиц, а непосредственно через клеточные стенки из растворов (характерно для сапротрофов).

Сапротрофы — гетеротрофные организмы, использующие для питания органические соединения мертвых тел или выделения (экскременты) животных. Участвуя в минерализации органических соединений, они составляют важное звено в биологическом круговороте веществ и энергии. К сапротрофам относятся бактерии, актиномицеты, грибы, а также *сапрофиты* — немногие высшие растения, в том числе паразитические цветковые и некоторые водоросли.

Среди животных сапротрофами (сапрофагами) являются некоторые насекомые (жуки-навозники, личинки мух), дождевые черви, некоторые ракообразные (речные раки), а также гиены, грифы, вороны.

- *Паразитический тип питания* — питание одних организмов другими живыми организмами (паразиты питаются по голозойному или сапротрофному типу).

Большинство биогеоценозов имеют сходную трофическую структуру. Выделяют следующие их компоненты.

1. **Продуценты** — организмы, производящие органические вещества из неорганических, первое звено цепи питания (фотосинтезирующие автотрофные зеленые **растения**).

2. **Консументы** — потребители готового органического вещества, создаваемого продуцентами (**растительоядные и плотоядные животные — хищники**).

3. **Редуценты** — разрушители органических остатков продуцентов, консументов и их метаболитов до минеральных составляющих (**грибы, бактерии**).

4. **Неживые компоненты** — солнечная энергия, атмосфера, вода, почва, грунт и т. д.

Живые компоненты биогеоценоза по типу питания делятся на 2 группы:

1. **Автотрофы — растительные организмы** — способны фиксировать солнечную энергию и использовать для питания простые вещества. Это **первичные продуценты**, являющиеся важнейшей частью биоценоза, *всегда занимающие первый трофический уровень*. Все остальные организмы, входящие в состав биоценоза, занимают последующие уровни и относятся к гетеротрофам, разлагающим, перестраивающим, потребляющим сложные органические вещества, синтезированные первичными продуцентами.

2. **Гетеротрофы**, которые, в свою очередь, разделяются на 2 большие группы — **потребителей (консументов)** и **восстановителей (редуцентов)**. Различают также следующие категории:

- *макроконсументы* — животные, поедающие другие организмы, или измельченные органические вещества;

- *микроконсументы* представлены грибами и бактериями, разлагающими сложные органические вещества до простых.

Чтобы подчеркнуть принадлежность консументов к определенному трофическому уровню их разделяют на:

- *первичные консументы (или первого порядка)* — **травоядные животные, паразитические растения**, питающиеся растительной пищей;

- *вторичные консументы (или второго порядка)* питаются животной пищей — поедают растительных животных или паразитируют на них — **первичные хищники или паразиты хищников**;

- *третичные консументы* — **вторичные хищники**.

Таким образом, в природе возникает непрерывный **круговорот биогенных веществ**, необходимых для жизни. Многие простые химические вещества, содержащие азот, углерод, фосфор и др., извлекаются автотрофами из окружающей среды и через гетеротрофы вновь в нее возвращаются. Этот процесс принимает очень сложные формы. Каждый вид использует лишь часть содержащейся в органическом веществе энергии, доводя его распад до определенной стадии. Так, в процессе эволюции в экологических системах сложились цепи и сети питания.

Следовательно, в биоценозе, пищевые и энергетические связи идут в направлении:

Солнечная энергия → продуценты → консументы → редуценты.

Существуют 2 главных типа пищевых цепей.

1. **Пастбищные** (цепи выедания) — характерны для травянистых экосистем (луга, степи, прерии, саванны), где большая часть органического вещества прижизненно отчуждается фитофагами (травоядными животными). Например,

растение → овца → человек;

растение → кузнечик → ящерица → ястреб;

растение → кузнечик → лягушка → змея → орел;

растение → муха → паук → землеройка → сова;

фитопланктон → зоопланктон → мирные рыбы → хищные рыбы → хищные птицы → человек.

2. **Детритные** характерны для экосистем с преобладанием мертвого органического вещества. **Детрит** — полуразложившаяся масса, образующаяся в результате деятельности микроорганизмов. Например,

растительные, животные остатки (экскременты) → детрит → навозные, трупоядные насекомые (детритофаги) → мелкие животные-хищники;

лиственная подстилка → дождевой червь → черный дрозд → ястреб.

Количество особей в пищевой цепи последовательно уменьшается, численность жертв больше численности их потребителей.

Существует определенная закономерность перехода энергии с одного трофического уровня на другой вместе с потребляемой пищей.

Первое звено всякой цепи питания — зеленые растения превращают в процессе фотосинтеза солнечную энергию в энергию химических связей органических веществ.

Второе звено — травоядные животные большую часть потребляемой энергии, усваиваемой с пищей (90%) расходуют на поддержание жизнедеятельности (так называемые «траты на дыхание»: сердцебиение, поддержание постоянной температуры тела, движение и т.д.), а также это энергия продуктов выделения. Только 10% энергии переходит в тело организма-потребителя вместе с увеличивающейся массой (приростом, продукцией). Эта закономерность в экологии — **«правило 10% (правило передачи энергии в цепях питания)»**. Хищники, поедающие травоядных животных, также используют только 10% энергии.

Третье звено — редуценты (навозные трупоядные насекомые, грибы, гнилостные бактерии) также используют только 10% энергии, потребляя остатки продуцентов, консументов и доводя их разложение до минеральных веществ, необходимых для питания растений.

Так как в каждом звене пищевой цепи при каждом переносе энергии 80–90% ее теряется, рассеиваясь в форме теплоты, общее число звеньев в цепи ограничено (3–5). В среднем из 1 тыс. кг растений образуется 100 кг тела травоядных животных, хищники, поедающие травоядных могут построить 10 кг своей биомассы, вторичные хищники — 1 кг.

Правило экологической пирамиды — закономерность, отражающая прогрессивное уменьшение массы (энергии, числа особей) каждого последующего звена пищевой цепи (рис. 136).

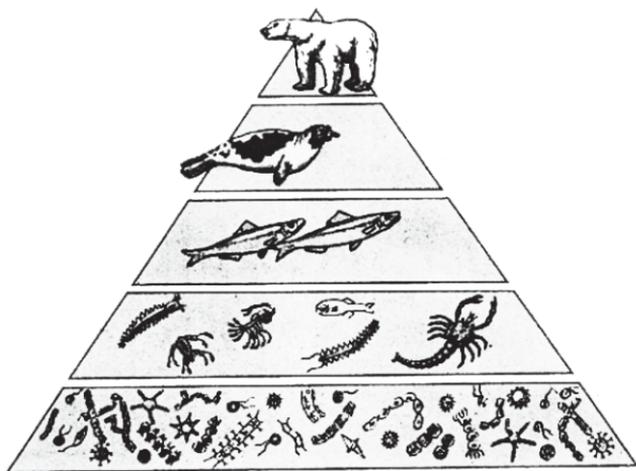


Рис. 136. Экологическая пирамида

Различают 3 типа экологической пирамиды.

1. **Пирамида чисел** отражает число отдельных организмов на каждом трофическом уровне.

2. **Пирамида биомасс** отражает количество органического вещества, синтезируемого на каждом трофическом уровне.

3. **Пирамида энергии** отражает величину потока энергии на каждом трофическом уровне.

Таким образом, если количество энергии, продукции, биомасс или численности организмов на каждом трофическом уровне изображать в виде прямоугольников в одном и том же масштабе, то их распределение будет иметь вид пирамид.

Правило пирамид энергии — количество энергии, содержащейся в организмах на любом последующем трофическом уровне цепи питания, меньше ее значений на предыдущем уровне. Например, пирамида энергии и продукции для экосистем суши и океана выглядит так (рис. 137):

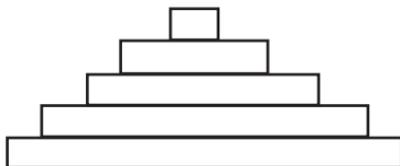


Рис. 137. Схема пирамиды энергии, продукции, биомасс для наземных экосистем

Однако пирамиды энергии, продукции, биомасс сходны только для сухопутных экосистем. Для водных экосистем пирамида биомасс перевернута, т.е. биомасса животных (зоопланктон), потребляющих растительную продукцию (фитопланктон), больше биомассы растительных организмов, вследствие резких различий в продолжительности жизни организмов сравниваемых уровней. Например, пирамида биомасс для экосистем океана выглядит так (рис. 138):

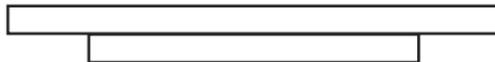


Рис. 138. Схема пирамиды биомасс для экосистем океана

Биогеоценоз характеризуется следующими показателями.

- **Видовое разнообразие** — число видов растений, животных, грибов и др. организмов, образующих данный биогеоценоз.

- **Плотность видовых популяций** — число особей данного вида, отнесенное к единице площади или объема.
- **Численность** характеризует численность отдельных организмов.
- **Биомасса** — общее количество живого органического вещества в экосистеме, выраженное в единицах массы, накопленное за время существования экосистемы.
- **Продуктивность** — образование продукции (органического вещества) в единицу времени на единице площади или объема.

В биогеоценозах различают первичную и вторичную биологическую продуктивность. **Первичная продуктивность** — общая суммарная продукция фотосинтеза (продукция растений). **Вторичная биологическая продуктивность** относится к накоплению *биомассы*, которая осуществляется гетеротрофными организмами, консументами (продукция животных).

Величина биомассы экосистем зависит не столько от их продуктивности, сколько от продолжительности жизни организмов и экосистем. Самой низкой биомассой растений и продукцией, обладают тундры и пустыни; самой высокой — тропические дождевые леса.

7.6. РАЗВИТИЕ И СМЕНА ЭКОСИСТЕМ

Любой биогеоценоз развивается и эволюционирует. **Сукцессия** — смена биогеоценозов и экосистем, направленная и непрерывная последовательность появления и исчезновения популяций разных видов в данном биотопе. Различают первичные и вторичные сукцессии.

Первичная сукцессия — формирование биогеоценоза на изначально безжизненном субстрате (например, в заброшенных песчаных карьерах, на горных породах, продуктах извержения вулканов — лаве, пепле). В различных географических районах (лес, степь, тропики) имеют место общие и специфические изменения в экосистемах. Общие закономерности следующие:

- заселение живыми организмами;
- увеличение видового разнообразия;
- возрастание плодородия почв;
- уменьшение числа экологических ниш;
- постепенное формирование более сложных экосистем.

Ведущее значение в процессе смены наземных биогеоценозов принадлежит растениям. Смена идет в определенных направлениях, а длительность существования разных биогеоценозов различ-

на. Чем полнее круговорот веществ в биогеоценозе, тем он более устойчив и долговечен.

Идут последовательные стадии сукцессий (смена одних экосистем другими), а сукцессионные ряды заканчиваются относительно мало изменяющимися **климаксными (коренными, узловыми) экосистемами**.

Например, в лесной зоне происходят следующие процессы. На исходно безжизненном субстрате сначала появляются организмы-пионеры (лишайники, водоросли), которые в течение 10 лет осваивают и изменяют среду. В течение 10–50 лет формируется растительность (травы, кустарники, деревья-пионеры: береза, осина, ива). В течение 50–120 лет образуется климаксное сообщество (например, смешанный елово-лиственный или чисто еловый лес).

Различные типы биогеоценозов тесно связаны с географической зональностью. Каждую природную зону характеризуют преобладающие типы коренных биогеоценозов.

Причины сукцессий (сукцессионные смены) обычно связывают с тем, что существующая экосистема (сообщество) создает неблагоприятные условия для наполняющих ее организмов (изменение среды живыми организмами) вследствие почвоутomления, неполного круговорота веществ, самоотравления продуктами разложения и др.

Другие причины сукцессий: влияние климатических факторов, глобальные катастрофы (пожары, вулканы, наводнения), антропогенный фактор (вырубка лесов, распашка степей, осушение болот, рекреация — отдых населения, химическое загрязнение среды, выпас скота, пожары и др.).

Дигрессия — упрощение экосистем под антропогенным воздействием. Различают *пастбищные и рекреационные дигрессии*. Смены такого типа обычно завершаются не климаксными экосистемами, а *стадиями катоценоза* и полным распадом экосистемы.

Вторичная сукцессия — самовосстановление некоторых устойчивых биогеоценозов после нарушения, разрушения (после вырубок лесов, лесных пожаров, при зарастании сельскохозяйственных угодий и др.), которое осуществляется через ряд этапов. Например, смена биогеоценозов при восстановлении елового леса. Этот процесс занимает более 100 лет, причем каждый последующий биогеоценоз долговечнее предыдущего.

Вторичные сукцессии (в отличие от первичных) начинаются на месте нарушенных или разрушенных экосистем с промежуточных стадий (трав, кустарников, древесных растений-пионеров), на фоне более богатых почв и протекают гораздо быстрее.

Общие закономерности сукцессионного процесса таковы.

На начальных стадиях видовое разнообразие незначительно, продуктивность и биомасса малы. Эти показатели возрастают по мере развития сукцессии.

С развитием сукцессионного ряда увеличиваются взаимосвязи между организмами, возрастают количество и роль симбиозов, полнее осваивается среда обитания, усложняются цепи и сети питания.

Уменьшается количество свободных экологических ниш, уменьшается и вероятность вспышек численности отдельных видов.

Интенсифицируются процессы круговорота веществ, потока энергии и дыхания экосистем.

Скорость сукцессионного процесса зависит от продолжительности жизни организмов в составе экосистемы. Так, например, наибольшей продолжительностью сукцессий характеризуются лесные экосистемы, по сравнению с травянистыми сообществами и водными экосистемами.

Неизменяемость климаксных (завершающих) стадий сукцессий относительна, так как процессы изменения среды обитания и смены поколений организмов медленно продолжают.

В зрелой стадии климаксного сообщества (но не старческой) биомасса достигает максимальных значений, тогда как продуктивность увеличивается и достигает максимума на промежуточных стадиях сукцессионного процесса и резко снижается в климаксном сообществе.

7.7. АГРОЭКОСИСТЕМЫ (АГРОЦЕНОЗЫ)

Агроценоз (от греч. *agros* — поле, *koinos* — общий) — сообщество живых организмов (растений, грибов и микроорганизмов), созданное для получения сельскохозяйственной продукции и регулярно поддерживаемое человеком.

Агроценозы характеризуются маловидовым составом (нередко присутствует одна монокультура), малой экологической стабильностью, неполным круговоротом веществ, высокой продуктивностью, обладают плохими динамическими качествами, поддерживаются человеком. По сравнению с природными биогеоценозами (табл. 29), агроценозы имеют ограниченный состав растительных и животных компонентов, не способны к самообновлению, само-

регуляции, подвержены угрозе гибели от максимального размножения вредителей, болезней, поэтому для поддержания стабильности требуют постоянной хозяйственной деятельности человека. Примером таких экосистем, созданных человеком являются поля, огороды, пастбища, лесные насаждения, сады. Агроценозы занимают 10% всей поверхности суши и дают человеку около 90% пищевой энергии.

Агроценозы, как и биогеоценозы, обладают определенным видовым составом (культурные растения, сорняки, насекомые-вредители сельского хозяйства, дождевые черви). Взаимоотношения между живыми организмами также складываются на уровне трофических связей, но при воздействии человека (обработка почвы, посев культурных растений на лугах). В агробиоценозе складываются те же пищевые цепи, например: продуценты (сорняки, пшеница) → консументы (насекомые, птицы, полевки) → редуценты (грибы, бактерии). Обязательным звеном является человек, который своим трудом и талантом создает агроценоз.

Таблица 29

Сравнительная характеристика агроценоза и биогеоценоза

Признаки	Агроценоз	Биогеоценоз
Источники энергии	Солнечная энергия и искусственное освещение	Солнечная энергия
Видовое разнообразие	Мало видов, монокультура	Много различных видов
Регуляция	Человек	Саморегуляция
Отбор	Искусственный	Естественный
Баланс питательных веществ	Неполный круговорот веществ (часть веществ уносится с урожаем)	Полный круговорот веществ
Устойчивость	Неустойчив	Устойчив
Продуктивность	Высокая	Низкая

7.8. БИОСФЕРА — ГЛОБАЛЬНАЯ ЭКОСИСТЕМА

Учение о биосфере создано академиком В.И. Вернадским (1863–1945), впервые раскрывшим огромную биогеохимическую роль растений, животных и микроорганизмов в формировании биосферы. Термин «биосфера» впервые был введен в научную литературу в 1875 г. австрийским ученым Э. Зюссом.

Биосфера — часть оболочки Земли (пространство атмосферы, гидросферы и литосферы), населенная живыми организмами или представленная продуктами их жизнедеятельности, возникла с появлением живых существ в результате эволюционного развития планеты.

Вернадский использовал этот термин и подчеркнул **роль живых организмов** в трех сферах Земли (твердой, жидкой и газообразной) как *главнейшей геохимической силы в процессах планетарного масштаба*. До учения Вернадского геологические процессы связывались с действием только физико-химических сил (выветривание, размыв, растворение). Вернадский впервые показал первостепенную **средообразующую роль живых организмов**: механизмы образования и разрушения геологических структур, круговорота веществ, изменения атмо-, гидро- и литосферы.

Современная биосфера — часть биосферы, где живые организмы встречаются в настоящее время.

Палеобиосфера — древняя биосфера (безжизненные скопления органических веществ: залежи каменного угля, нефти, горючих сланцев, известь, мел, руды и т. д.).

Выделяют следующие компоненты биосферы:

1) **живое вещество** — совокупность всех живых организмов: растений, животных и микроорганизмов на планете (их масса, энергия, химический состав);

2) **косное вещество** — совокупность веществ, тел неживой природы (атмо-, гидро-, литосфера, в том числе минералы, горные породы, магма);

3) **биогенное вещество** — совокупность веществ и тел, образовавшихся в результате жизнедеятельности живых организмов (породы осадочного происхождения: известняки, мел, нефть, газ, каменный уголь, кислород атмосферы и др.);

4) **биокосное вещество** — вещество, образованное сложением живого и косного веществ (почва, которая образовалась из материнских горных пород в результате физико-химических процессов и жизнедеятельности бактерий, растений).

Границы биосферы определяются наличием живых организмов или продуктов их жизнедеятельности.

Однако насыщенность жизнью неравномерна. Вернадский выделяет:

1) «**поле устойчивости жизни**» — случайно занесенные организмы на границах биосферы;

2) «**поле существования жизни**» — постоянно присутствующие организмы в пределах основной части биосферы.

Атмосфера — легкая воздушная оболочка нашей планеты, граничащая с космическим пространством. Осуществляет обмен с космосом (получает космическую пыль, материал метеоритов, теряет легкие газы — водород и гелий).

Живые организмы представлены до озонового экрана, за пределами которого жизнь невозможна из-за наличия губительных космических и УФ лучей (у полюсов — 8–10 км, у экватора — 17–18 км, над остальной поверхностью земли — 20–25 км (обнаруживаются споры бактерий и грибов)). Основная часть аэропланктона — на высоте 1–1,5 км. В горах — 6 км над уровнем моря.

Гидросфера — водная оболочка Земли. Представлена в виде паров, облаков, морей, океанов, ледников, подземных вод.

Практически вся занята жизнью (в том числе Марианская впадина Мирового океана — 11 022 м), включая донные отложения.

Литосфера — твердая оболочка Земли, земная кора. Состоит из различных минеральных ассоциаций в виде осадочных и изверженных горных пород.

Жизнь ограничена почвенным слоем, проникая на несколько метров. Однако по отдельным трещинам и пещерам распространяется на сотни метров (до 3–4 км). В нефтяных месторождениях бактерии регистрируются на глубине 2–2,5 км. Нижний предел жизни ограничен высокими температурами недр Земли (в среднем жизнь — до 100 °С).

Таким образом, *верхняя граница биосферы* находится на высоте 15–20 км от поверхности Земли, проходит в стратосфере (озоновый экран). Основная масса живых организмов находится в нижней воздушной оболочке — тропосфере. Наиболее населена самая нижняя часть тропосферы (50–70 м). *Нижняя граница жизни* проходит по литосфере на глубине 3,5–7,5 км. Жизнь сосредоточена в основном в верхней части литосферы — в почве и на ее поверхности. Водная оболочка планеты — гидросфера — составляет до 71% поверхности Земли и занята живыми организмами на всю глубину Мирового океана до 10–11 км.

Если сравнить величину всех геосфер, то можно сказать, что наибольшая по массе — литосфера, наименьшая — атмосфера. Биомасса живых существ по сравнению с величиной геосфер невелика (0,01%). В разных частях биосферы плотность жизни неодинакова. Наибольшее количество организмов находится у поверхности литосферы и гидросферы. Содержание биомассы изменяется также по зонам. Максимальную плотность имеют тропические леса, незначительную — льды Арктики, высокогорные области.

Средообразующие функции живого вещества:

1) **энергетическая** — связана с запасанием энергии в процессе фотосинтеза, передачей энергии по цепям питания и рассеиванием; Вернадский считал главной особенностью биосферы биогенную миграцию атомов химических соединений, вызываемую **солнечной энергией** и проявляющуюся в процессах обмена веществ, роста, размножения организмов;

2) **газовая** — способность изменять и поддерживать определенный газовый состав среды обитания и атмосферы в целом. Так, в результате фотосинтеза произошло снижение в атмосфере содержания CO_2 до 0,03% (углерод был использован на производство органических веществ) и накопление O_2 , O_3 , и т. д.;

3) **окислительно-восстановительная** — связана с интенсификацией процессов окисления (в кислородной среде) и восстановления (разложение органических веществ при дефиците кислорода) под влиянием живых организмов. Например, восстановительные процессы идут в глубинных слоях болот и придонной толще морей, сопровождаясь накоплением сероводорода и метана;

4) **концентрационная** — способность организмов концентрировать в своем теле рассеянные химические элементы, повышая их содержание на несколько порядков по сравнению с окружающей средой (например, марганцевые бактерии накапливают Mn в миллионы раз). Так образуются залежи горючих ископаемых, известняки, рудники и т. д.;

5) **деструктивная** — связана с разрушением организмами или продуктами их жизнедеятельности органических и неорганических веществ. Эту функцию выполняют главным образом грибы и бактерии-деструкторы (редуценты);

6) **транспортная** — перенос вещества и энергии в результате активной формы движения организмов (путем миграций);

7) **средообразующая** — преобразование физико-химических параметров среды (например, формирование почвы как природной среды). Локальная средообразующая деятельность живых организмов и их сообществ приводит к трансформации метеорологических параметров среды (формирование микроклимата в лесных сообществах);

8) **рассеивающая** — связана с трофической (пищевой) и транспортной деятельностью организмов (рассеивание веществ с экскрементами, разложение трупов животных, растительного покрова);

9) **информационная** — накопление живыми организмами и их сообществами определенной информации, закрепление ее в наследственных структурах (генах) и передача последующим поколениям.

Круговорот веществ и превращение энергии в экосистемах и биосфере

Солнечная энергия вызывает на Земле 2 *круговорота веществ*:

1) **большой геологический круговорот** (круговорот воды и циркуляция атмосферы). Вода испаряется с поверхности почв, водоемов и растений и образует облака, переносимые ветром на материки. Испаренная влага выпадает в виде осадков и вновь возвращается в океан с речными и подземными стоками. Перемещение воды сопровождается в биосфере процессами эрозии (выветривания), транспорта, перераспределения, осаждения и накопления механических и химических осадков на суше и в океане;

2) **малый биологический круговорот веществ** (круговорот Н, О, N, P, S, Ca, K, Mg, осуществляемый растениями, животными и микроорганизмами по цепям питания).

Растительные и животные организмы, находясь во взаимосвязи с неорганической средой, включаются в непрерывно происходящий в природе круговорот веществ и энергии.

Круговорот углерода. Углерод в природе находится в горных породах в виде известняка и мрамора. При горении ископаемого топлива (угля, нефти, газа) в атмосферу выделяется CO_2 . Большая часть углерода находится в атмосфере в виде углекислого газа. Из воздуха углекислый газ поглощается зелеными растениями при фотосинтезе. Углерод включается в круговорот благодаря деятельности бактерий, разрушающих мертвые остатки растений и животных.

$\text{CO}_2 \rightarrow$ синтез органических веществ \rightarrow разложение органических веществ, дыхание $\rightarrow \text{CO}_2$

Круговорот азота. Некоторые азотфиксирующие почвенные бактерии способны усваивать атмосферный *азот*. Молекулярный азот атмосферы при разрядах молний может превращаться в нитраты и нитриты, которые усваиваются растениями. Азот используется для построения белков растений и животных, которые поедают растения. После отмирания растений и животных гнилостные бактерии разлагают белки до аммиака, который окисляется в азотную кислоту. Нитрифицирующие бактерии превращают аммиак в соли азотистой и азотной кислот, которые усваиваются растениями. При участии некоторых бактерий в анаэробных условиях, например в болотах, в ходе реакций денитрификации происходит превращение нитратов в молекулярный азот.

Круговорот фосфора. Большие запасы *фосфора* содержат горные породы. При разрушении эти породы отдают фосфор наземным экосистемам, однако, часть фосфатов вовлекается в круговорот воды и уносится в море. Вместе с отмершими остатками фосфаты погружаются на дно. Одна часть из них используется, а другая теряется в глубинных отложениях. Таким образом, наблюдается несоответствие между потреблением фосфора и его возвращением в круговорот.

В результате круговорота веществ в биосфере происходит непрерывная биогенная миграция элементов. Необходимые для жизни растений и животных химические элементы переходят из среды в организм. При разложении организмов эти элементы снова возвращаются в среду, откуда опять поступают в организм. В биогенной миграции элементов принимают участие различные организмы, в том числе и человек.

Ноосфера

Ноосфера (сфера разума) — новое эволюционное состояние биосферы, при котором разумная деятельность человека становится решающим фактором ее развития.

Ноосфера — качественно новая форма взаимодействия природы и общества, планетарное и космическое пространство, которое преобразуется и управляется человеческим разумом. Для перехода биосферы в ноосферу необходимо познать законы строения и развития биосферы и выработать новые принципы нравственности и поведения людей для поддержания стабильного и прогрессивного развития нашей планеты.

7.9. ГЛОБАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В БИОСФЕРЕ. ОХРАНА ПРИРОДЫ

Антропогенные факторы — формы деятельности человеческого общества, которые приводят к изменению природы как среды обитания биологических видов или непосредственно сказываются на их жизни.

Последствия антропогенной деятельности проявляются в истощении природных ресурсов, загрязнении биосферы отходами производства, разрушении природных экосистем, изменении структуры поверхности Земли и климата. Антропогенные факторы приводят к нарушению практически всех природных биогеохимических циклов.

Загрязнение атмосферы. В результате сжигания различного топлива в атмосферу ежегодно выбрасывается около 20 млрд т углекислого газа. Увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере приводит к росту количества мелких частиц пыли, сажи, взвесей растворов некоторых химических соединений. Нарушение прозрачности атмосферы может привести к заметным изменениям климата и соответственно к нарушению равновесных связей в биосфере. Увеличение средней температуры в результате «**парникового эффекта**» способно вызвать таяние ледников полярных областей, повышение уровня Мирового океана, изменение его солености, температуры и в конечном итоге глобальным нарушениям климата.

Транспорт и предприятия топливно-энергетического комплекса увеличивают содержание в атмосфере диоксида серы и оксидов азота. Выпадая вместе с осадками в виде **кислотных дождей**, эти соединения наносят огромный вред лесным биоценозам.

Чрезмерное применение фреонов в быту и промышленности привело к появлению так называемых **озоновых дыр**. Разрушение озонового слоя может привести к необратимым изменениям в климате всей планеты.

Загрязнение литосферы (почвы). В результате хозяйственной деятельности человека происходит изменение состава почвы, и даже ее уничтожение. Громадные площади плодородных земель погибают при горнопромышленных работах, строительстве промышленных предприятий, дорог, городов. Уничтожение лесов и естественного травянистого покрова приводит к возникновению **эрозии почв** — разрушению и смыву плодородного слоя водой и ветром.

Основными загрязнителями почв являются металлы (ртуть, свинец) и их соединения, радиоактивные элементы, а также удобрения и ядохимикаты, применяемые в сельском хозяйстве. Ядохимикаты включаются в экологические пищевые цепи, переходя из почвы и воды в растения, затем в животных, и в конечном итоге попадают с пищей в организм человека.

Загрязнение гидросферы. Под загрязнением водоемов понимается снижение их биосферных функций и экономического значения в результате поступления в них вредных веществ. Одним из *основных загрязнителей воды* являются нефть и нефтепродукты. Основным источником загрязнения связан с человеческой деятельностью: нефтедобыча, транспортировка, переработка и использование нефти в качестве топлива и сырья. Из других загрязнителей следует назвать металлы (ртуть, свинец, цинк, медь, хром, олово,

марганец), радиоактивные элементы, ядохимикаты, синтетические вещества и др. Наряду с ядохимикатами сельскохозяйственные стоки содержат значительное количество остатков удобрений. Кроме того, большое количество органических соединений азота и фосфора попадает со стоками от животноводческих ферм, а также с канализационными стоками. Повышение концентрации питательных веществ в водоеме приводит к нарушению биологического равновесия. Вначале в таком водоеме резко возрастает количество микроскопических водорослей. С увеличением кормовой базы возрастает количество ракообразных, рыб и других водных организмов. Затем происходит отмирание огромного количества организмов, что приводит к расходованию почти всего запаса кислорода в воде и накоплению сероводорода. Ситуация в водоеме меняется настолько, что он становится непригодным для существования любых форм жизни. Это явление **эвтрофикации**.

Таким образом, существующие *глобальные экологические проблемы* вызваны действием антропогенного фактора.

Деятельность человека часто сопровождается сокращением численности популяций многих видов в результате чрезмерного истребления особей, ухудшения условий их жизни, загрязнения окружающей среды, беспокойства животных в период размножения. Все это приводит к сокращению ареалов отдельных видов. К 1990 г. на Земле исчезло 65 видов млекопитающих и 145 видов птиц. Около 600 видов позвоночных находится на грани истребления — киты, носороги, черепахи, кенгуру, журавли. Из 250 тыс. видов высших растений 1/10 находится в угрожающем положении. Редкими видами стали сибирский кедр, кавказское железное дерево, крымская сосна и др. Деятельность человека создает условия, способствующие появлению и развитию новых форм организмов, часто вредных. В связи с этим возникла необходимость сохранения видов растений и животных. *Регулирование численности популяций в биогеоценозе* — организация мероприятий по регулированию числа особей, путем их истребления и разведения.

Проблема рационального использования видов и мероприятия по охране видов. В 1948 г. при ЮНЕСКО был создан Международный союз охраны природы и природных ресурсов. При нем создана комиссия по редким и исчезающим видам, издана «Красная книга».

«Красная книга» регистрирует **исчезающие виды** — спасение их возможно только при специальных мерах охраны, **редкие** — малая численность и ограниченный ареал могут привести к их исчез-

новению, **сокращающиеся** — численность их неуклонно падает, **исчезнувшие, восстанавливающиеся** — численность которых восстановилась за счет проведенных охранных мероприятий. **Неопределенные виды** — состояние их популяции мало изучено.

Главное направление экологизации промышленности — создание безотходных технологий, замкнутых циклов производства, исключая выбросы вредных веществ в атмосферу и сточных вод в водоемы.

Сохранение генофонда растений и животных возможно при создании заповедников, заказников, национальных парков, ботанических садов, зоопарков.

Заповедники — территории (акватории), полностью изъятые из хозяйственного использования, на которых запрещена деятельность человека, кроме научной, и весь природный комплекс сохраняется в естественном состоянии.

Заказники — территории с менее строгим режимом охраны, на которых временно сохраняются определенные виды растений и животных.

Памятники природы — отдельные растения, парки, озера, водопады, пещеры, имеющие ценность в научно-познавательном значении.

Национальные парки — охраняемые территории с сохранившимися природными комплексами, частично или полностью открытые для посещения.

Мерой охраны природы является также правильное ведение **охотничьего хозяйства** — установление сроков охоты либо запрещение охоты, охрана упорядоченного промысла.

Контрольные вопросы

- 1. Охарактеризуйте экологию как науку, ее задачи и методы исследования.*
- 2. Сформулируйте понятие среды обитания организмов, приведите классификацию факторов среды с примерами.*
- 3. Поясните сущность основных экологических законов, описывающих влияние факторов среды на организмы.*
- 4. Охарактеризуйте абиотические факторы.*
- 5. Охарактеризуйте среды жизни.*
- 6. Охарактеризуйте биотические факторы.*
- 7. Опишите характеристики популяции.*

8. *Дайте понятие численности популяций и поясните механизмы регуляции численности.*
9. *Дайте понятие и сравнительную характеристику экосистемы и биогеоценоза.*
10. *Охарактеризуйте трофическую структуру биогеоценоза.*
11. *Какое положение и значение в биогеоценозе имеют продуценты, консументы, редуценты?*
12. *Охарактеризуйте цепи и сети питания.*
13. *Сформулируйте правила экологической пирамиды.*
14. *Опишите процессы развития и смены экосистем.*
15. *Дайте сравнительную характеристику биогеоценоза и агроценоза.*
16. *Охарактеризуйте биосферу как глобальную экосистему.*
17. *Приведите примеры круговорота веществ и превращения энергии в экосистемах и биосфере.*
18. *Охарактеризуйте ноосферу.*
19. *Опишите глобальные изменения в биосфере.*
20. *Назовите мероприятия по охране природы.*

Раздел II

**МАТЕРИАЛЫ
ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ
РАБОТЫ
ПО ПОДГОТОВКЕ К ЕГЭ**

Глава 1

СТРУКТУРА ЭКЗАМЕНАЦИОННОЙ РАБОТЫ ЕГЭ ПО БИОЛОГИИ

1.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СОДЕРЖАНИЕ КОНТРОЛЬНЫХ ИЗМЕРИТЕЛЬНЫХ МАТЕРИАЛОВ ЕГЭ ПО БИОЛОГИИ

С 1 января 2009 г. в школах РФ единый государственный экзамен (ЕГЭ) становится единственной обязательной формой государственной (итоговой) аттестации, призванной оценить уровень общеобразовательной подготовки по биологии выпускников XI (XII) классов общеобразовательных учреждений с целью их зачисления в высшие и средние специальные учебные заведения.

Для проведения ЕГЭ по биологии используются специально разработанные и ежегодно обновляемые контрольные измерительные материалы, проверяющие усвоение основных знаний и умений в соответствии со структурой школьного курса биологии.

Экзаменационная работа включает 7 содержательных блоков с учетом системной организации живой природы (клетка, организм, вид, экосистемы, биосфера), экологических закономерностей и эволюции органического мира. Основное содержание этих блоков направлено на проверку у учащихся общебиологических знаний как основы научной картины мира, экологической и генетической грамотности, норм и правил здорового образа жизни, умений объяснять, устанавливать взаимосвязи, решать задачи, сравнивать, анализировать и оценивать биологическую информацию, распознавать, определять, сопоставлять биологические объекты, процессы и явления, использовать приобретенные знания и умения в практической деятельности, делать выводы.

Первый блок «Биология как наука. Методы научного познания» включает материал о достижениях биологии, методах исследования, роли ученых в познании окружающего мира, об общих признаках биологических систем, основных уровнях организации живой природы, роли биологических теорий, идей, гипотез в формировании современной естественнонаучной картины мира.

Второй блок «Клетка как биологическая система» составляют задания, проверяющие знания о строении и функциях клетки, химической организации клетки, гене и генетическом коде, метаболизме (энергетический обмен, биосинтез белка, фотосинтез и хемосинтез), о прокариотических и эукариотических клетках, их многообразии, делении путём митоза и мейоза; особенностях соматических и половых клеток; умения устанавливать взаимосвязь строения и функций органоидов клетки; распознавать и сравнивать клетки разных организмов и процессы, протекающие в них, различные способы деления клетки.

Третий блок «Организм как биологическая система» контролирует усвоение знаний о вирусах, об организменном уровне организации жизни, присущих ему закономерностях, воспроизведении организмов, их онтогенезе, о закономерностях наследственности и изменчивости, о вредном влиянии мутагенов, алкоголя, наркотиков, никотина на генетический аппарат клетки, защите среды от загрязнения мутагенами, наследственных болезнях человека, их причинах и профилактике, селекции организмов и биотехнологии; овладение умениями сравнивать генотипы и фенотипы родителей и потомства, различные способы размножения, виды изменчивости, применять знания генетической терминологии и символики при решении генетических задач, давать цитологическое обоснование законов наследственности.

В четвёртом блоке «Система и многообразие органического мира» проверяются знания о многообразии, строении, жизнедеятельности и размножении растительного, животного, грибного, бактериального организмов, классификации растений и животных; умения сравнивать и классифицировать организмы разных систематических таксонов, устанавливать причинно-следственные связи в живой природе, характеризовать и определять организмы разных царств.

Пятый блок «Организм человека и его здоровье» выявляет уровень усвоения системы знаний о строении и жизнедеятельности организма человека, лежащих в основе формирования гигиенических норм и правил здорового образа жизни, профилактики травм и заболеваний; овладения умениями обосновывать взаимосвязь орга-

нов и систем органов, организма и среды, особенности, обусловленные прямохождением и трудовой деятельностью; делать вывод о роли нейрогуморальной регуляции процессов жизнедеятельности и особенностях высшей нервной деятельности человека.

В шестой блок «Эволюция живой природы» включены задания, направленные на контроль знаний о движущих силах, направлениях и результатах эволюции органического мира, об усложнении растений и животных в процессе эволюции, движущих силах и этапах антропогенеза, биосоциальной природе человека; умений характеризовать причины и этапы эволюции, вид, его критерии и структуру, объяснять основные ароморфозы в эволюции растительного и животного мира, устанавливать причины многообразия видов и приспособленности организмов к среде обитания, место человека в системе органического мира, объяснять взаимосвязь движущих сил эволюции, роль эволюционной теории в формировании современной естественнонаучной картины мира.

Седьмой блок «Экосистемы и присущие им закономерности» составляют задания, направленные на проверку знаний об экологических закономерностях, цепях питания, круговороте веществ в биосфере, ведущей роли живого вещества в ее развитии; умений устанавливать факторы, обеспечивающие и нарушающие устойчивость экосистем, меры, направленные на сохранение равновесия в них, сравнивать экосистемы и агроэкосистемы, составлять схемы пищевых цепей в биоценозах, объяснять роль организмов в экосистемах и их место в экологических пирамидах, причины глобальных изменений в биосфере, обосновывать роль регулирования численности популяций, экосистем, значение сохранения биологического разнообразия как основы устойчивого развития биосферы.

Экзаменационная работа предусматривает проверку усвоения знаний и умений учащихся на разных уровнях: воспроизводить знания, применять знания и умения в знакомой, измененной и новой ситуациях.

Структурное распределение заданий в экзаменационном тесте ЕГЭ по биологии 2011 г. и максимальный балл за их выполнение представлено в таблице 30.

Экзаменационная работа ЕГЭ по биологии 2011 г. построена по единому плану. На выполнение экзаменационной работы по биологии отводится 3 часа (180 минут). Дополнительные материалы и оборудование на экзамене по биологии не используются.

Работа состоит из 3 частей, включающих 50 заданий. Часть 1 (А) включает 36 заданий (А1–А36), из них 26 — базового и 10 — повышенного уровня. К каждому заданию приводится 4 варианта

**Распределение заданий экзаменационной работы ЕГЭ
по биологии в 2011 г.**

№	Части работы	Число заданий	Макс. первичный балл	Процент макс. перв. балла за задания данной части
1	Часть 1 (А)	36 заданий с выбором одного ответа (ВО): 26 – базовый уровень 10 – повышенный уровень	<u>36</u>	38%
2	Часть 2 (В)	8 заданий с кратким ответом (КО): 3 – с выбором нескольких верных ответов 3 – на соответствие 2 – на установление последовательности все задания повышенного уровня	<u>16</u> (6) (6) (4)	40%
3	Часть 3 (С)	6 заданий с развернутым ответом (РО) С1 – с кратким развернутым ответом повышенного уровня (2 элемента ответа) С2–С6 – со свободным развернутым ответом высокого уровня (3 и более элементов ответа)	<u>17</u> (2) (15)	22%
	Итого	50	69	100%

ответа, один из которых верный. Каждое верно выполненное задание оценивается 1 баллом. Часть 2 (В) содержит 8 заданий повышенного уровня (В1–В8): 3 — с выбором трёх верных ответов из шести, 3 — на соответствие, 2 — на установление последовательности биологических процессов, явлений, объектов. Каждое полностью верно выполненное задание оценивается 2 баллами.

Часть 3 (С) содержит 6 заданий со свободным развернутым ответом (С1–С6). При выполнении задания С1 повышенного уровня необходимо дать краткий ответ, содержащий 2 элемента знаний, за что можно получить 0-2 балла. Задания С2–С6 высокого уровня требуют полного развернутого ответа, за их верное выполнение можно получить от 0 до 3 баллов в зависимости от количества и правильности названных элементов знаний.

В целом в структуре КИМ для ЕГЭ 2011 г. предусмотрены некоторые небольшие изменения. В линию заданий С6 включен новый тип генетических задач на закономерности наследования групп крови у человека.

Ответы на задания части 1 (А) и части 2 (В) автоматически обрабатываются компьютером после сканирования бланков ответов. Ответы на задания части 3 (С) проверяются экспертной комиссией, в состав которой входят методисты, опытные учителя биологии и преподаватели вузов — специалисты по биологии, прошедшие специальную подготовку для проверки заданий ЕГЭ в соответствии с Методическими рекомендациями по оцениванию заданий с развернутыми ответами, подготовленными ФИПИ. Оценка заданий части 3 (С) проводится путём сопоставления работы экзаменуемого с эталоном ответа.

Баллы, которые фиксируется в свидетельстве о результатах ЕГЭ для поступления в ссузы и вузы, подсчитываются по 100-балльной шкале на основе результатов выполнения всех заданий работы. В свидетельство выставляются результаты ЕГЭ по биологии, если количество баллов выпускника не ниже минимального порога, ежегодно устанавливаемого Рособнадзором после проведения экзамена.

Примерные типы заданий части 1 (А)

Задания базового уровня сложности части А (А1–А26) контролируют общие знания и понятия за основную и старшую школу, они требуют выбора одного верного ответа из четырёх предложенных. Выполнение 50% заданий этого уровня уже достаточно для получения отметки «3». Тематически это задания из разных содержательных блоков: по цитологии, генетике, селекции и биотехнологии, анатомии и физиологии, экологии, эволюции, систематике, требующие знаний о многообразии бактерий, грибов, лишайников, растений и животных, о человеке, закономерностях строения и функционирования различных организмов.

Примеры таких заданий следующие.

А1. *Получение многолетнего пшенично-пырейного гибрида относят к выдающимся достижениям*

- 1) ботаники
- 2) селекции**
- 3) анатомии
- 4) физиологии

А6. Примером полового размножения является

- 1) размножение водоросли спорами
- 2) партеногенез у дафний**
- 3) почкование дрожжей
- 4) деление клетки простейших

А8. Если родительские формы имеют генотипы ААВВ и ааbb, то генотип потомства в F₁ будет

- 1) ААВb
- 2) АaВВ
- 3) Аabb
- 4) АaВb**

А10. Как называют группу растений, объединяющую родственные роды?

- 1) популяция
- 2) семейство**
- 3) класс
- 4) вид

А12. Нервная система членистоногих по строению сходна с нервной системой

- 1) моллюсков
- 2) кольчатых червей**
- 3) круглых червей
- 4) плоских червей

А16. Неподвижное соединение костей скелета в организме человека характерно для

- 1) грудной клетки
- 2) теменных костей**
- 3) позвоночника
- 4) костей стопы

А20. К разным видам принадлежат

- 1) разные популяции хохлатой синицы
- 2) группы особей синиц лазоревок
- 3) особи большой синицы разных регионов
- 4) большая и хохлатая синицы**

A23. Череп человека, в отличие от черепа человекообразных обезьян, имеет

- 1) костные швы
- 2) дифференцированные зубы
- 3) носовые кости
- 4) подбородочный выступ

A25. Конкурентные отношения существуют в лесном биогеоценозе между волком и

- 1) рысью
- 2) зайцем
- 3) лосем
- 4) кабаном

Задания повышенного уровня сложности части А контролируют уровень овладения учащимися более сложным содержанием: знаниями процессов клеточного метаболизма, митоза, мейоза, цитологических основ законов наследственности и изменчивости, механизма нервно-гуморальной регуляции процессов жизнедеятельности, вопросами физиологии и анатомии человека и животных и др., а также знаниями закономерностей развития экосистем, вопросами эволюционной теории. Задания этой группы требуют более сложной умственной деятельности и ориентированы на проверку овладения учащимися различными видами учебной деятельности: умениями проводить сравнение, объяснять факты, делать выводы, выявлять причины и следствия, выбирать правильное описание технологии проведения наблюдений, опытов (A27–A36).

Примеры таких заданий следующие.

A27. В молекуле ДНК количество нуклеотидов с гуанином составляет 5% от общего числа. Сколько нуклеотидов с тимином содержится в этой молекуле?

- 1) 40 %
- 2) **45 %**
- 3) 90 %
- 4) 95 %

A29. Без митоза **невозможен** процесс

- 1) обмена веществ
- 2) **роста организмов**

- 3) оплодотворения
- 4) кроссинговера

A31. Урожай зерновых культур на полях не зависит от

- 1) выращиваемого сорта
- 2) плодородия почвы
- 3) использования агротехнических приемов
- 4) **наличия насекомых-опылителей**

A33. Центры устной речи у правшей располагаются в

- 1) затылочной доле головного мозга
- 2) **лобной доле левого полушария**
- 3) теменной доле правого полушария
- 4) височной доле правого полушария

A33. Благодаря живым организмам

- 1) **образовалась почва**
- 2) появилась атмосфера
- 3) образовались магматические горные породы
- 4) в атмосфере появился углекислый газ

Примерные типы заданий части 2 (B)

К заданиям повышенного уровня сложности относятся также и следующие: *задания с выбором трех верных ответов, на установление соответствия и последовательности биологических процессов, явлений (B1–B8).*

Так, в заданиях *B1–B3* учащиеся должны проанализировать все **6** предложенных вариантов ответов, выбрать из них **3** верные и записать выбранные буквы, их обозначающие, в алфавитном порядке в бланк ответов без пробелов и других символов. Эти задания проверяют полноту знаний учащихся по таким разделам биологии как цитология, физиология и анатомия человека, ботаника, зоология, экология, теория эволюции и др.

Примеры таких заданий следующие.

B1. Какими признаками можно охарактеризовать анафазу 1 мейоза?

- A) **отсутствие ядерной оболочки**
- B) диплоидный набор хромосом

- В) гаплоидный набор хромосом**
- Г) расхождение гомологичных хромосом**
- Д) образование веретена деления
- Е) расположение хромосом в экваториальной плоскости

В2. Соединительные ткани, в отличие от эпителиальных,

- А) обладают способностью сокращаться
- Б) состоят из клеток, не прилегающих плотно друг к другу**
- В) образуют наружный слой кожи
- Г) выполняют функции желез внешней секреции
- Д) имеют хорошо развитое межклеточное вещество**
- Е) участвуют в образовании хряща, кости, крови**

В3. Какие из перечисленных примеров относят к ароморфозам?

- А) образование корнеплодов у моркови
- Б) образование прицепков у плода репейника
- В) образование клубней у картофеля
- Г) появление проводящей ткани у растений**
- Д) появление плода у покрытосеменных**
- Е) появление семян у голосеменных**

Задания на установление соответствия процессов и явлений в живой природе (В4–В6) требуют соотнести содержание первого и второго столбцов, отражающих различные характеристики биологических процессов и объектов, и вписать в таблицу буквы выбранных ответов, а затем перенести получившуюся последовательность букв в бланк ответов.

Примеры таких заданий следующие.

В4. Установите соответствие между признаком насекомых и отрядом, для которого он характерен.

- | ПРИЗНАКИ НАСЕКОМЫХ | ОТЯДЫ |
|-------------------------------------|----------------|
| 1) развитие с неполным превращением | А) Прямокрылые |
| 2) развитие с полным превращением | Б) Двукрылые |
| 3) две пары крыльев | |
| 4) одна пара крыльев | |
| 5) ротовой аппарат грызущий | |
| 6) ротовой аппарат колюще-сосущий | |

1	2	3	4	5	6
А	Б	А	Б	А	Б

В5. Установите соответствие между признаком строения и органом пищеварения человека

ПРИЗНАКИ СТРОЕНИЯ	ОРГАН ПИЩЕВАРЕНИЯ
1) имеет внешне- и внутрисекреторную части	А) желудок
2) стенки состоят из трех слоев	Б) поджелудочная железа
3) полый орган	
4) слизистая оболочка имеет многочисленные железы	
5) имеет протоки, открывающиеся в двенадцатиперстную кишку	

1	2	3	4	5
Б	А	А	Б	Б

В6. Установите соответствие между признаком гаметогенеза и его видом

ПРИЗНАКИ ГАМЕТОГЕНЕЗА	ВИДЫ ГАМЕТОГЕНЕЗА
1) образуются яйцеклетки	А) овогенез
2) образуются сперматозоиды	Б) сперматогенез
3) образуются 4 одинаковые гаплоидные клетки	
4) образуются 1 крупная клетка и 3 мелкие (направительные, редуционные тельца)	
5) образовавшиеся клетки подвижны, содержат небольшое количество цитоплазмы	
6) образовавшиеся клетки неподвижны, содержат небольшое количество цитоплазмы	

1	2	3	4	5	6
А	Б	Б	А	Б	А

Задания на установление последовательности биологических процессов, явлений (В7–В8) требуют установить правильную последовательность биологических процессов, явлений, практических действий, записать в таблицу буквы выбранных ответов, а затем получившуюся последовательность букв перенести в бланк ответов.

Примеры таких заданий следующие.

В7. Установите, в какой последовательности протекают процессы эмбриогенеза у ланцетника

- А) впячивание части стенки бластулы
- Б) образование мезодермы
- В) появляются эктодерма и энтодерма
- Г) закладка органов

А	В	Б	Г
---	---	---	---

В8. Установите, в какой последовательности надо расположить звенья пищевой цепи.

- А) паук
- Б) яблоня
- В) гля
- Г) синица
- Д) ястреб

Б	В	А	Г	Д
---	---	---	---	---

Примерные типы заданий части 3 (С)

В части С представлено 6 заданий, охватывающих различные разделы биологии и предполагающие следующие умения: обобщение знаний за основную и старшую школу, применение знаний в измененной ситуации, решение биологических задач (по генетике, цитологии, эволюции, экологии).

Задания со свободным кратким ответом части С (С1) повышенного уровня сложности предполагают ответ из двух элементов знаний. В них требуется от учащихся кратко, четко, по существу вопроса письменно дать краткий ответ из 2-х предложений. Такие задания оцениваются 2 баллами.

Примеры их следующие.

С1. Почему происходит свертывание крови в поврежденных сосудах?

Ответ:

- 1) при повреждении сосудов разрушаются тромбоциты, из которых выделяются ферменты, способствующие пре-

вращению растворимого белка фибриногена в нерастворимый фибрин;

- 2) нити фибрина составляют основу образующегося тромба, который закупоривает сосуд.

C1. Поясните, почему дождевые черви избегают переувлажненных участков почвы и выползают на ее поверхность.

Ответ:

- 1) дождевые черви дышат кислородом воздуха;
- 2) в переувлажненной почве вода вытесняет воздух, поэтому они выползают на поверхность.

Задания со свободным развернутым ответом части С (С2–С6) высокого уровня сложности контролируют усвоение нескольких элементов знаний и требуют раскрытия сущности проблемы, её обоснования, сравнения и анализа биологических объектов, процессов, явлений. На эти задания учащиеся должны дать полный развернутый ответ, изложив несколько логически связанных элементов знаний. Верно выполненные задания этого типа оцениваются 3 баллами. Примеры таких заданий следующие.

Примеры таких заданий следующие.

C2. Найдите ошибки в приведенном тексте. Укажите номера предложений, в которых сделаны ошибки, объясните их.

1. Основные классы типа членистоногих — Ракообразные, Паукообразные и Насекомые. 2. Тело ракообразных и паукообразных расчленено на голову, грудь и брюшко. 3. Тело насекомых состоит из головогруди и брюшка. 4. У паукообразных усиков нет. 5. У насекомых две пары усиков, а у ракообразных — одна пара.

Ответ: ошибки допущены в предложениях

- 1) 2 — тело ракообразных и паукообразных состоит из головогруди и брюшка;
- 2) 3 — тело насекомых состоит из головы, груди и брюшка;
- 3) 5 — у насекомых одна пара усиков, а у ракообразных — две пары.

C3. Многие птицы в период размножения живут парами, а зимой образуют стаи. Объясните, с чем связано временное объединение птиц в стаи.

Ответ:

- 1) с добыванием пищи;

- 2) с защитой от врагов;
- 3) с поиском благоприятных мест ночевки и отдыха.

С4. Объясните, какие изменения претерпел скелет современной лошади при переходе ее предков к жизни на открытых пространствах.

Ответ:

- 1) постепенное уменьшение числа пальцев до одного, образование рогового копыта;
- 2) увеличение длины конечностей;
- 3) параллельно шло преобразование всего скелета: увеличились размеры тела, изменилась форма и строение зубов.

С5. Белок состоит из 220 аминокислот. Установите число нуклеотидов участков молекул иРНК и ДНК, кодирующих данный белок, и число молекул тРНК, которые необходимы для переноса этих аминокислот к месту синтеза. Ответ поясните.

Ответ:

- 1) генетический код триплетен — одну аминокислоту кодируют три нуклеотида, число нуклеотидов на иРНК — $220 \times 3 = 660$;
- 2) число нуклеотидов на иРНК соответствует числу нуклеотидов на одной нити ДНК (660 нуклеотидов);
- 3) каждую аминокислоту переносит к месту синтеза одна тРНК, следовательно, число тРНК, участвующих в синтезе, равно 220.

С6. Альбинизм (а) и фенилкетонурия (ФКУ — заболевание, связанное с нарушением обмена веществ — б) наследуются у человека как рецессивные аутосомные признаки. Отец альбинос и болен ФКУ, а мать — дигетерозиготна по этим генам (гены, определяющие эти признаки, расположены в разных парах аутосом). Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, возможного потомства и вероятность рождения детей, не страдающих ФКУ и альбинизмом.

Ответ:

- 1) генотипы родителей: отец — $aabb$ (гаметы — ab), мать — $AaBb$ (гаметы: AB, Ab, aB, ab);

- 2) генотипы возможного потомства: AaBb, Aabb, aaBb, aabb;
- 3) 25% детей — здоровы (не страдают ФКУ и альбинизмом) — AaBb.

Количественный и качественный анализ выполнения заданий **части А** по биологии выпускниками Ростовской области и России в 2007–2009 гг. показал, что наиболее сложными заданиями части А базового уровня (А1–А 26) для выпускников явились следующие: А 4, 18, 13, 9, 23–26. Лучше выполнены задания: А 6, 7, 10, 14, 17. Таким образом, учащиеся хуже всего усвоили темы: «Деление клеток», «Строение и функции нервной и эндокринной систем. Нейрогуморальная регуляция процессов жизнедеятельности», «Беспозвоночные животные. Классификация, строение, жизнедеятельность», «Закономерности изменчивости», а также слабо усвоены темы по эволюции и экологии. Достаточно хорошо решены простые задачи по генетике и тесты по многообразию организмов, вопросам иммунитета. Это указывает на подготовку учащихся к выполнению типично сложных заданий.

Среди заданий повышенного уровня сложности части А (А27–А36) хуже решены учащимися задания А32–34. Это задания следующего содержания: «Многообразие и классификация организмов», «Анализаторы. ВНД. Процессы жизнедеятельности, их нейрогуморальная регуляция». Немного лучше выполнены задания А35, 36 по темам: «Эволюция органического мира. Движущие силы. Пути и направления эволюции» и «Экосистемы. Саморегуляция и смена экосистем. Биосфера, функции живого вещества». Таким образом, при подготовке к ЕГЭ по биологии необходимо обратить особое внимание учащихся и преподавателей именно на те типы заданий и темы, которые являются наиболее сложными по данным статистической обработки результатов, требуют дополнительной подготовки и анализа.

Количественный и качественный анализ выполнения заданий **части В** по биологии выпускниками 2007–2010 гг. в России и Ростовской области показал, что выполнение заданий по степени сложности от более сложных к менее сложным распределилось следующим образом: В2, 3, 4, 1, 5–7. Соответственно более трудными являются задания на: обобщение и применение знаний о человеке и многообразии организмов, обобщение и применение знаний об эволюции и экологических закономерностях, сопоставление особенно

стей строения и функционирования организмов разных царств, установление последовательности экологических и эволюционных процессов и объектов, обобщение и применение знаний о клеточно-организменном уровне организации жизни.

Лучше выполнены задания части В на сопоставление особенностей строения и функционирования организма человека, сопоставление биологических объектов, процессов, явлений, проявляющихся на всех уровнях организации жизни, установление последовательности биологических объектов, процессов, явлений. Полученные результаты свидетельствуют об объективной трудности большинства учащихся воспроизвести полученные биологические знания в виде конкретных биологических объектов, процессов, явлений, неспособности многих выпускников сравнивать и анализировать, сопоставлять изучаемые биологические объекты, процессы, явления.

По результатам количественного и качественного анализа выполнения заданий **части С** выпускниками 2007–2010 гг. в России и Ростовской области установлено, что самыми сложными заданиями были *С3, 4*. Это задания следующего содержания — на обобщение и применение знаний о многообразии организмов и о биологических системах. Лучше выполнены задания *С2, 1, 6 и 5* на умение работать с текстом и рисунком, применение биологических знаний в практических ситуациях, решение задач на применение знаний в новой ситуации по генетике, решение биологических задач на применение знаний в новой ситуации по цитологии, экологии, эволюции организмов.

Важно отметить сформировавшееся у многих учащихся умение кратко, чётко, по существу, письменно излагать свой ответ на поставленный вопрос. Это очень важно при выполнении заданий **части С**. Весьма показательны удачные результаты выполнения учащимися новых типов заданий с рисунками, а также верное решение сложных задач по генетике с использованием некоторыми школьниками оригинальных схем решения и логических рассуждений.

Вместе с тем, всем учащимся, готовящимся к будущим экзаменам в форме ЕГЭ и их преподавателям, рекомендуется в учебном процессе больше внимания уделять обобщению знаний, самостоятельной работе с различными источниками знаний, выполнению практической части программы, формированию умения анализировать и рассуждать логически. Необходимо использовать разнооб-

разные формы контроля знаний по биологии (работать с биологическими рисунками, схемами, выполнять разные формы тестов, в том числе соотносительные, на отрицание, установление последовательности, письменные развернутые ответы на вопросы) с последующим анализом выполнения работы. Требуется усилить внимание к формированию и контролю знаний об основных биологических закономерностях, теориях, научных фактах; уделить большее внимание формированию умений сравнивать, устанавливать причинно-следственные связи, критически осмысливать явления природы; увеличить долю учебных задач по цитологии, генетике, экологии и эволюции, а также число задач практического содержания.

Глава 2

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ ЕГЭ ПО БИОЛОГИИ

2.1. АНАЛИЗ ТРУДНЫХ ЗАДАНИЙ ЕГЭ. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ УЧАЩИХСЯ К ЕГЭ

ЕГЭ по биологии относится к числу экзаменов по выбору, ориентирован на требования Федерального компонента государственного стандарта среднего (полного) общего образования 2004 г. (базовый и профильный уровень) и проводится с целью определения уровня биологической подготовки выпускников, их отбора для поступления в образовательные учреждения среднего и высшего профессионального образования.

На ЕГЭ проверяются знания и умения по всем разделам школьного курса биологии с VI по XI класс. В экзаменационной работе 2010 г. преобладали задания, контролирующие наиболее существенные вопросы содержания по разделам «Общая биология» и «Человек и его здоровье». Значительное место в работе отводилось контролю теоретических знаний общебиологических закономерностей, проявляющихся на разных уровнях организации живой природы. К их числу следует отнести теории: клеточную, хромосомную, эволюционную, законы наследственности и изменчивости, экологические закономерности развития биосферы. Из курса основной школы проверялся материал о классификации, строении, жизнедеятельности организмов разных царств живой природы, об их роли в природе и жизни человека. Наряду с проверкой теоретических знаний на ЕГЭ контролировался материал практического характера: рациональное природопользование; последствия влияния человека на окружающую среду; сохранение генофонда планеты; личная и общественная гигиена; соблюдение мер профилактики заболеваний и правил здорового образа жизни, норм поведения в природе. Таким

образом, задания, включенные в экзаменационную работу, проверяли не только овладение выпускниками содержанием курса биологии, но и их биологическую грамотность и компетентность, умение применять знания курса в новых нестандартных ситуациях.

В 2010 г. в ЕГЭ по биологии в первой волне приняли участие 155017 человек из 83 регионов РФ. Минимальная граница ЕГЭ по биологии в 2010 г. составила 17 первичных баллов, что соответствовало 36 тестовым баллам. В первой волне преодолели минимальную границу 94% участников. Выше 80 тестовых баллов получили 4,3% экзаменуемых. Выполнили все задания экзаменационной работы и набрали 100 баллов 117 человек (0,08%). Это свидетельствует о повышении качества биологической подготовки участников ЕГЭ.

Проанализируем результаты выполнения наиболее трудных заданий ЕГЭ в части А, В и С по содержательным блокам по данным отчета ФИПИ за 2010 год.

1. Наиболее трудные задания ЕГЭ в части «А»

Блок 1. Биология — наука о живой природе. В части А содержание данного блока проверялось одним заданием базового уровня (А1). Экзаменуемые, в целом, освоили материал об уровнях организации живого и методах его изучения, роли различных биологических наук в познании природы, о признаках и свойствах живых организмов, так как темы данного блока изучаются как в курсе основной, так и старшей школы.

Блок 2. Клетка как биологическая система. По данному блоку в экзаменационную работу в части А было включено 5 заданий (А2–4, 27–28), 3 из которых — базового, 2 — повышенного уровня. Знания, проверяемые в этом блоке, составляют основу базового уровня курса биологии X–XI классов и являются необходимыми для понимания учащимися сущности жизни, единства органического мира.

Затруднения вызвали задания, в которых требовалось определить по формуле молекулу глюкозы, установить сходство клеток грибов, растений и животных, связать наличие хлоропластов в клетках со способностью растений аккумулировать солнечную энергию, определить тип деления клеток — мейоз — при гаметогенезе у животных. Наиболее сложными оказались вопросы об обмене веществ в клетке, о взаимосвязи строения, свойств и биологических функций компонентов клетки. Экзаменуемые затруднились ответить на задания, требующие определения: роли АТФ в активном

транспорте веществ через мембрану; энергии, за счет которой непосредственно происходит образование АТФ в световой фазе фотосинтеза; числа нуклеотидов в ДНК в соответствии с принципом комплементарности. Причем эта тенденция прослеживается из года в год, несмотря на то, что в методических рекомендациях постоянно делается акцент на важности знаний о метаболизме. Одна из причин этого — недостаточные знания по химии и слабая реализация межпредметных связей биологии и химии при изучении материала по цитологии.

Блок 3. Организм как биологическая система. Результаты освоения материала данного блока в части А проверялись 8 заданиями (А5–9, 29–31), 5 заданий — базового уровня и 3 — повышенного, контролировавшими знания биологической терминологии, эмбриологии и онтогенеза, закономерностей наследственности и изменчивости, методов селекции и биотехнологии; умения определять генотипы и фенотипы особей, решать простые задачи по генетике, определять влияние мутагенов на генотип организмов.

На базовом уровне большинство участников экзамена по биологии овладели знаниями об организме как биологической системе, продемонстрировали умение решать простейшие генетические задачи. Позитивную роль, вероятно, сыграло то, что генетические задачи из года в год включаются в варианты ЕГЭ, поэтому им стали уделять больше внимания в практике преподавания предмета. Вместе с тем, экзаменуемые затруднились определить тип изменчивости, причины возникновения различных видов мутаций, их опасность для потомства. Определенные трудности у экзаменуемых вызвали задания повышенного уровня сложности по селекции и биотехнологии (А31). Выпускники не могут объяснять причины гетерозиса, сравнивать методы селекции животных и растений, генной и клеточной инженерии, объяснять причины бесплодия межвидовых гибридов. Хотя этот материал изучается в X классе, но в образовательном процессе ему не уделяется должного внимания, как со стороны учащихся, так и со стороны учителей.

Блок 4. Многообразие организмов, их строение и жизнедеятельность. В части А данный блок был представлен 5 заданиями (А10–14, 32): 4 задания — базового уровня и 1 — повышенного. В работу включены вопросы общебиологического характера из курса основной школы, проверяющие знания о систематике организмов, особенностях строения и жизнедеятельности бактерий, грибов, растений и животных. При их выполнении выпускники должны были продемонстрировать умение определять организмы и особенности их строения по рисункам или описанию. Учитывая, что учебный

материал этого блока изучается только в основной школе, полученные результаты свидетельствуют о тщательном повторении выпускниками материала за курс основной школы при подготовке к экзамену. Однако, как и в предыдущие годы, низкие результаты получены при выполнении заданий, контролирующих знания о беспозвоночных животных и сформированность умений определять принадлежность организмов к разным типам и классам, распознавать по рисункам биологические объекты (A13).

Затруднения вызвали задания, требующие знаний особенностей питания животных по сравнению с другими гетеротрофами, признаков кишечнополостных животных, мест обитания взрослой и личиночной формы паразитических червей; умения определить по рисунку наиболее высокоорганизованное простейшее. Вероятно, при повторении данного материала не обращается должного внимания на основные характеристики каждой систематической группы беспозвоночных (типа и класса), особенности их строения и жизнедеятельности, циклов развития. Между тем знания о беспозвоночных животных являются важными, так как эти группы организмов составляют функциональное звено в цепи питания любой экосистемы, кроме того среди них много паразитов животных и человека. Материал о строении, жизнедеятельности и многообразии растений, бактерий, грибов и хордовых животных (линии A10–A12, A14) усвоен лучше.

Блок 5. Человек и его здоровье. Заданиями по этому блоку контролировались знания о строении и функционировании организма человека, составляющие основу санитарно-гигиенических норм и правил здорового образа жизни. Данный блок в части А представлен 5 заданиями базового и 2 заданиями повышенного уровня (A15–19, 33–34). Содержательная линия A18 «Нервная и эндокринная системы. Нейрогуморальная регуляция» явилась наиболее трудной для многих учащихся. Слабо усвоен материал о функции вставочных нейронов и их месте в рефлекторной дуге, о возникновении нервных импульсов в рецепторах, нервных центрах, о гормонах и их роли в регулировании процессов жизнедеятельности организма человека.

Задания повышенного уровня сложности проверяли знания о нейрогуморальной регуляции жизнедеятельности организма человека, об анализаторах и ВНД (A33, A34). Только экзаменуемые с хорошей и отличной подготовкой освоили содержание этих линий и овладели требуемыми учебными умениями, что объясняется их целенаправленной подготовкой в профильные вузы. Поэтому при подготовке к ЕГЭ по биологии следует уделять больше внимания

физиологическим понятиям, поскольку они являются основой для понимания сущности процессов, происходящих в организме, и базой для формирования гигиенических норм и правил здорового образа жизни.

Блок 6. Надорганизменные системы. Эволюция органического мира. В экзаменационной работе этот блок представлен 5 заданиями (A20–23, 35): 4 — базового и 1 заданием повышенного уровня сложности. Они проверяли важный теоретический материал: основные положения эволюционной теории (элементарная единица эволюции, факторы и движущие силы эволюции), способы видообразования, результаты и доказательства исторического развития органического мира, пути и направления эволюции, особенности антропогенеза.

Наиболее сложными в данном блоке оказались задания, контролирующие знания о движущих силах эволюции (A21). Так, значительная часть экзаменуемых не справилась с заданиями, проверяющими материал о формах естественного отбора и их значении в эволюции, о факторах эволюции (наследственной изменчивости, борьбе за существование, популяционных волнах), о роли естественного отбора в формировании приспособленности организмов к среде обитания.

Затруднения вызвали задания повышенного уровня, в которых требовалось установить критерии вида по их описанию. Низкие результаты выполнения заданий по блоку «Эволюция органического мира» можно объяснить, прежде всего, тем, что данный материал носит теоретический характер и требует умения применять знания о движущих силах эволюции для объяснения процессов видообразования, многообразия видов, закономерностей развития органического мира

Блок 7. Экосистемы и присущие им закономерности. Материал данного блока проверяли 4 задания (A24–26, 36): 3 — базового и 1 — повышенного уровня. Задания по экологии обычно не вызывают особых затруднений у выпускников, поскольку экологические знания междисциплинарны, и с различными их аспектами учащиеся знакомятся при изучении не только курса биологии, но и на уроках географии, химии, физики, а также на уроках гуманитарного цикла.

Наибольшие затруднения вызвали задания линии A26 «Биосфера. Круговорот веществ в биосфере. Глобальные изменения в биосфере». Экзаменуемые затруднились определить роль живых организмов в биосфере (в биогенной миграции атомов, в изменении микроклимата в биоценозе), функции живого вещества, признаки парникового эффекта, причины глобальных изменений в биосфере. В це-

лом анализ ответов экзаменуемых по данному блоку свидетельствует об успешном усвоении экологического материала подавляющим большинством выпускников.

2. Наиболее трудные задания ЕГЭ в части «В»

Наиболее высокие результаты показаны по заданиям с выбором из предложенного списка нескольких верных ответов (линии В1, В2, В3).

Заданиями **линии В1** проверялся учебный материал по блокам *«Клетка как биологическая система»*, *«Организм как биологическая система»*. От экзаменуемых требовалось продемонстрировать не только знания, но и умения анализировать, выделять существенные признаки строения и процессов жизнедеятельности клетки, организма, сравнивать изменчивость и наследственность, половое и бесполое размножение, гаметы. Освоили элементы содержания этих блоков и продемонстрировали сформированность требуемых умений только выпускники с удовлетворительной, хорошей и отличной подготовкой. Однако отдельные задания этой линии, проверяющие знания о химической организации клетки, характеристике клеток разных организмов, вызвали затруднения.

Среди заданий **линии В2** по блоку *«Многообразие организмов. Человек и его здоровье»* сложными оказались вопросы, проверяющие знания о слуховом анализаторе, гуморальной регуляции процессов в организме человека, симметрии тела животных разных царств.

В задания **линии В3** *«Надорганизменные системы. Эволюция органического мира»* были включены задания, проверяющие овладение эволюционными понятиями и экологическими закономерностями. Результаты выполнения заданий по эволюции ниже, чем по экологии. Слабо усвоены знания о путях и направлениях эволюции, причинах видообразования, о сходстве и отличии человека и человекообразных обезьян.

Линии заданий В4–В6 предусматривали проверку знаний и умений на повышенном уровне сложности и требовали установления соответствия между объектами, процессами, явлениями и их характеристиками. С заданиями этого типа выпускники традиционно справляются хуже, чем с заданиями на выбор нескольких верных ответов. Задания **линии В4** включали задания на сопоставление особенностей строения, жизнедеятельности, размножения организмов разных царств. Сложными оказались задания, проверяющие мате-

риал о паразитических червях, некоторых классах животных (паукообразных и насекомых, хрящевых и костных рыбах), об отделах растений (моховидных и хвощевидных). Экзаменуемые допускали ошибки при определении спорофита и гаметофита растений разных отделов, основного и промежуточного хозяина червей паразитов, места их обитания, особенностей стадий развития, признаков классов позвоночных животных.

Задания **линии В5** были направлена на проверку знаний и умений выпускников по разделу *«Человек и его здоровье»*. Наиболее сложными оказались задания на сопоставление особенностей строения и функционирования органов и систем органов человека. У школьников слабо сформированы умения устанавливать причинно-следственные связи между строением и функциями органов пищеварения (тонкая и толстая кишка), соматической и вегетативной нервной системы; особенностями венозной и артериальной крови, ее движения по большому и малому кругу кровообращения. Экзаменуемые не знают особенностей строения сердечной мышцы, ее способности работать автономно и сокращаться во всех направлениях, в отличие от скелетных мышц, затрудняются указать отличие вакцины от лечебной сыворотки, определить, в каких случаях используется тот или иной препарат.

Задания **линии В6** проверяли знания по всему курсу биологии средней (полной) школы: *«Клетка как биологическая система»*, *«Организм как биологическая система»*, *«Надорганизменные системы. Эволюция органического мира»*, *«Экосистемы и присущие им закономерности»*. Затруднения вызвали задания на установление соответствия: характеристик продуцентов и редуцентов; строения прокариотической и эукариотической клеток; особенностей митоза и мейоза, фотосинтеза и хемосинтеза, бесполого и полового размножения, прямого и непрямого постэмбрионального развития.

Задания **линий В7** проверяли знания ну установление последовательности биологических объектов и процессов на клеточно-организменном уровне по блокам *«Клетка как биологическая система»*, *«Организм как биологическая система»*, *«Многообразие организмов»*, *«Человек и его здоровье»*. Более сложными для выпускников оказались задания из курса основной школы по разделам *«Растения. Животные. Человек»*, а также по цитологии и генетике из курса старшей школы. Наиболее слабо оказались усвоены знания о циклах развития организмов (вирусов, хвощей), о последовательности движения крови по сосудам большого круга кровообращения, прохождении луча света в глазном яблоке, развитии половых клеток у животных.

Заданиями **линии В8** проверялся учебный материал популяционно-видового и биосферно-биоценотического уровня организации жизни. Задания по экологии и эволюции (линия В8) были выполнены лучше, чем по другим разделам курса биологии (В7). Экзаменуемые продемонстрировали хорошие знания по экологии и сформированность требуемых умений. Они правильно устанавливали последовательность основных этапов круговорота веществ в природе, уменьшения биомассы организмов на каждом трофическом уровне в соответствии с правилом экологической пирамиды, смены экосистем, появления организмов разных групп в процессе эволюции. В то же время, вызвали затруднения задания на определение последовательности процессов видообразования и основных этапов антропогенеза.

Самые низкие показатели у группы экзаменуемых с минимальным уровнем подготовки, причем эти результаты мало зависят от типа задания, а определяются в большей степени слабой подготовкой выпускников.

3. Наиболее трудные задания ЕГЭ в части «С»

При выполнении экзаменационной работы выпускники должны показать знание научных фактов, понятий, теорий, а также умение самостоятельно отвечать на вопросы, приводить доказательства (аргументация), применять полученные знания для решения познавательных задач. Задания части С (1 задание — повышенного и 5 заданий — высокого уровня сложности) дают возможность не только оценить знания участников ЕГЭ, но и выявить сформированность умений анализировать, обобщать, обосновывать, устанавливать причинно-следственные связи, делать выводы, приводить доказательства, применять полученные знания на практике. При выполнении этих заданий экзаменуемый должен продемонстрировать глубину своих знаний по биологии. В отличие от заданий с выбором ответа, эти задания исключают возможность угадывания правильного ответа.

Задания **линии С1** предусматривали проверку умения применять биологические знания в практической ситуации по всем блокам содержания. Наиболее высокие результаты достигнуты выпускниками с хорошей и отличной подготовкой, продемонстрировавшими умения применять знания на практике для объяснения приемов оказания первой помощи, соблюдения мер профилактики заболеваний, для обоснования биологических экспериментов и их результа-

тов. Экзаменуемые успешно выполнили задания, требующие объяснения роли зеленых растений в жизни человека, сравнения процессов дыхания и фотосинтеза, особенностей модификационной и наследственной изменчивости, изменений в экосистеме в зависимости от различных факторов. Самые низкие результаты получены при выполнении заданий, требующих объяснить, почему опытным путем на свету трудно обнаружить дыхание растений; в чем проявляется роль грудной клетки в процессе дыхания человека; почему во время сна снижается кровяное давление и т.п. Все эти задания требовали применения физиологических знаний, которые объективно сложны и трудно усваиваются учащимися.

Задания **линии С2** контролировали по всем содержательным блокам умения анализировать биологический текст, находить в нем ошибочную информацию и исправлять ее, определять по рисунку объект и характеризовать его. Среди заданий с рисунком трудным оказалось задание по эволюции, требующее определить форму отбора. Большинство экзаменуемых не справились с заданием: не смогли определить форму стабилизирующего отбора по графику и объяснить, к чему приводит эта форма отбора в эволюции. Низкие результаты получены по заданию с изображением строения сердца, в котором требовалось определить камеры сердца и круги кровообращения, которые с ними связаны. Сложными для анализа и нахождения ошибок оказались тексты по цитологии и генетике, проверяющие знания о видах мутаций и причинах их возникновения, хромосомной теории наследственности. В учебном процессе заданиям такого типа следует уделять больше внимания.

В содержательной **линии С3** предусматривалась проверка умений выпускников обобщать и применять знания о многообразии организмов, о человеке. Эти задания направлены на проверку знания материала основной школы по двум содержательным блокам: «**Многообразие организмов**», «**Человек и его здоровье**». Выпускники продемонстрировали знание анатомии и физиологии человека, основных характеристик разных царств организмов, разных типов и классов растений, животных. Сложными оказались задания, проверяющие умения сравнивать организмы разных царств, находить отличительные признаки бактерий, сходство и отличие птиц и пресмыкающихся, выделять признаки усложнения организации пресмыкающихся по сравнению с земноводными, объяснять особенности членистоногих, позволившие им широко распространиться на Земле, освоить различные среды жизни. В ответах экзаменуемые чаще просто перечисляли основные признаки группы организмов, но не приводили их отличительные особенности.

Задания **линии С4** предусматривали контроль умений обобщать и применять знания о биологических системах высокого ранга (популяционно-видового и биосферно-биоценотического уровня). В этой линии проверялись знания и умения по содержательным блокам: *«Эволюция органического мира»*; *«Экосистемы и присущие им закономерности»*. Низкие результаты освоения материала данных блоков объясняются тем, что выпускники не могут обосновать эволюционные процессы, протекающие в природе, и привести соответствующие доказательства. Экзаменуемые часто отождествляют явления биологического прогресса в эволюции с морфофизиологическим прогрессом (ароморфозом), движущие силы эволюции с ее результатами, затрудняются объяснить роль того или иного фактора в микро- и макроэволюции. Так, в ответах на вопрос о причинах биологического прогресса цветковых растений в современной биосфере (высокая численность и приспособленность, многообразие видов, разнообразие жизненных форм и сред обитания) экзаменуемые чаще всего перечисляли ароморфозы, которые появились у цветковых растений (наличие цветка, плодов, двойного оплодотворения). Выпускники затруднились объяснить процесс экологического видообразования, причины появления атавизмов у человека, определить важнейшие ароморфозы в начале биологической эволюции. Это свидетельствует о том, что понятия о доказательствах, направлениях и путях эволюции недостаточно сформированы и требуют пристального внимания со стороны учителей. Среди заданий данной линии более высокие показатели выполнения у заданий по экологии. Тем не менее, с отдельными заданиями экологического характера выпускники справились слабо. Например, экзаменуемые не называли особенности водной среды и возможность пассивного получения пищи организмами при ответе на вопрос: «Почему свободноживущие животные, ведущие прикрепленный образ жизни, обитают только в водной среде?»

Задания **линии С5** предусматривали решение двух типов биологических задач по цитологии и молекулярной биологии: расчетные задачи с применением знаний о генетическом коде и задачи, требующие рассуждений, обоснования и доказательств. Такие задачи используются в ЕГЭ с 2004 г. С каждым годом растет число выпускников, которые выполняют их на максимальное число баллов. При решении этих задач проверялись не только знания экзаменуемых, но и их умения выполнять определенные интеллектуальные действия, анализировать и обосновывать полученные результаты. Выявлено, что около трети выпускников, приступивших к выполнению заданий этой линии, полностью их выполнили и получили макси-

мальные баллы. Они правильно определяли число нуклеотидов в гене, кодонов на иРНК и молекул тРНК по количеству аминокислот во фрагменте полипептида. Хорошие результаты получены при выполнении задания по определению числа всех типов нуклеотидов по процентному содержанию одного нуклеотида в молекуле ДНК. У слабо подготовленных учащихся не сформированы учебные умения, необходимые для решения таких задач. Они, как правило, если и приступают к выполнению заданий этой линии, то получают не более 1–2 баллов.

В 2010 г. были использованы модифицированные задания по цитологии, требующие определения фрагмента молекулы тРНК и ее антикодона по нуклеотидной последовательности ДНК, а также определения аминокислоты, которую переносит эта тРНК. Многие экзаменуемые не учли того, что по фрагменту одной молекулы тРНК нельзя определить всю последовательность фрагмента иРНК, а можно определить только ее кодон. Они решали такие задачи по образцу задач прошлых лет, автоматически используя принцип комплементарности, и определяли иРНК по тРНК, хотя условие задачи было другим. Трудным оказалось и задание, в котором необходимо было определить число молекул глюкозы и выход АТФ в энергетическом обмене по данному числу образовавшихся молекул ПВК. При решении этой задачи необходимо было вспомнить общее уравнение гликолиза и полного окисления глюкозы. Однако именно в этом и состояла ошибка участников, которые не смогли проанализировать, из скольких молекул глюкозы образовалось данное число ПВК. Незнание значимого фактологического материала привело к неправильным расчетам и выводам.

В заданиях **линии С6** экзаменуемым предлагались генетические задачи на применение знаний в новой ситуации: на дигибридное скрещивание, наследование признаков, сцепленных с полом, на сцепленное наследование признаков, на анализ родословной. Для получения максимального балла необходимо правильно составить схему решения задачи и получить результат скрещивания. Умение считается сформированным, если правильно определены генотип родителей, гаметы, генотипы потомства и их соотношение. У выпускников с минимальной подготовкой чаще всего вызывает затруднение определение генотипа родителей и гамет, что не дает возможность получить даже 1 балл, так как далее задача уже не будет иметь верного решения. Наибольшие трудности у экзаменуемых вызвали задачи на сцепленное наследование признаков, при решении которых необходимо было определить генотипы потомков в двух случаях: при наличии кроссинговера и при его отсутствии.

Таким образом, в 2010 г., как и в предыдущие годы, отмечается динамика повышения качества биологической подготовки выпускников, особенно по цитологии и генетике, где отрабатываются алгоритмы решения задач. По-прежнему серьезные затруднения вызывают у экзаменуемых задания линий С2, С4, требующие анализа биологической информации, работы с рисунком, привлечения знаний по курсу основной и средней школы. Многие выпускники отвечают на вопрос либо недостаточно полно, либо не по существу, либо очень пространно, не раскрывая сущности биологического процесса или явления, затрудняются в установлении биологических объектов по рисунку. Чаще всего умения давать правильные и полные ответы, аргументировать и приводить примеры сформированы у выпускников с хорошей и отличной подготовкой.

4. Методические рекомендации по подготовке учащихся к ЕГЭ

1. Подготовку к ЕГЭ целесообразно начинать заранее (за 1–2 года), занятия должны проводиться регулярно.

2. Для качественной подготовки учащихся к ЕГЭ рекомендуется использовать специальную учебно-методическую литературу. К экзамену следует готовиться по учебникам для основной и средней (полной) школы, указанным в перечне учебных изданий для учреждений общего среднего образования на 2006–2011 учебный год и в Перечне-каталоге учебно-методических изданий на 2006–2011 учебный год, а также пособиям, рекомендованным ФИПИ для подготовки к ЕГЭ.

3. Необходимо предварительно ознакомиться со структурой экзаменационной работы, кодификатором, спецификацией, демонстрационными и экзаменационными вариантами ЕГЭ, выложенными на сайтах www.ege.edu.ru и www.fipi.ru.

4. Учителям биологии необходимо обеспечить освоение учащимися основного содержания биологического образования и развитие разнообразных умений, видов учебной деятельности, предусмотренных требованиями стандарта. Следует акцентировать внимание на повторении курсов «Растения. Грибы. Лишайники», «Животные», «Человек и его здоровье», закреплении материала о метаболизме и редукционном делении клеток; движущих силах, путях и направлениях эволюции, способах экологического и географического видообразования; об эмбриональном и постэмбриональном развитии организмов; иммунитете и нейрогуморальной регуляции процессов жизнедеятельности организма человека; характеристиках основных ти-

пов животных и отделов растений; признаках стабильности экосистем, роли живого вещества в биосфере.

5. В процессе обучения следует использовать задания, аналогичные заданиям ЕГЭ, особенно задания на установление соответствия и последовательности биологических объектов, процессов, явлений, на работу с текстом, рисунками, нахождение ошибочной информации и ее исправление.

6. Особое внимание обратить на задания, способствующие развитию общеучебных умений и навыков (анализ, синтез, обобщение, сопоставление, умение сравнивать, устанавливая причинно-следственные связи) — это задания части В. А также на оформление решения задач по генетике. Выпускник должен правильно записать условие задачи, ход решения (схему скрещивания) и полный ответ на все вопросы, поставленные в задаче.

7. Для подготовки учащихся к выполнению заданий со свободным развернутым ответом необходимо научиться кратко, обоснованно и по существу поставленного вопроса письменно излагать свои мысли, применять теоретические знания на практике, в новых ситуациях, связанных с повседневной жизнью, а также при решении биологических задач.

8. Следует разнообразить формы контроля, использовать тексты, рисунки, таблицы, схемы с целью проверки учебных умений объяснять биологические объекты, процессы, явления, особенно развивать навыки письменных развернутых ответов на вопросы части С, используя материалы ЕГЭ прошлых лет.

9. Методическим объединениям следует изучить и обобщить опыт учителей, учащиеся которых показывают стабильные высокие результаты при сдаче ЕГЭ по предмету биология. Методическую помощь учителю и учащимся при подготовке к ЕГЭ могут оказать материалы с сайта ФИПИ.

Очень важно следовать методическим рекомендациям, приведенным в этой книге, по подготовке учащихся к выполнению тестовых заданий ЕГЭ-2011, где даны общие представления о типологии, содержании, назначении тестовых заданий в структуре контрольных измерительных материалов единого экзамена и подходах к их оцениванию, указаны типичные проблемы, выявленные путем анализа ответов учащихся при выполнении заданий ЕГЭ предыдущих лет и способы их решения, приведен комплект заданий ЕГЭ (варианты тестовых заданий ЕГЭ по биологии и ответы к ним) с целью практического освоения учащимися конкретных тестов и возможностью самостоятельно потренироваться в их выполнении.

2.2. ВАРИАНТЫ ТЕСТОВЫХ ЗАДАНИЙ ЕГЭ ПО БИОЛОГИИ

ВАРИАНТ 1

Задания части А

1. *Матричный синтез белка происходит на уровне организации живого*
 - 1) биоценоотическом
 - 2) клеточном
 - 3) биосферном
 - 4) органном

2. *Животная клетка, в отличие от растительной, характеризуется*
 - 1) отсутствием пластид
 - 2) наличием клеточной стенки
 - 3) отсутствием клеточного центра
 - 4) наличием мембранных органоидов

3. *Наследственная информация передаётся из клетки в клетку с помощью*
 - 1) лизосом
 - 2) рибосом
 - 3) эндоплазматической сети
 - 4) хромосом

4. *Сколько хромосом содержит ядро исходной клетки, если при мейозе образуется ядро с 12 хромосомами?*
1) 6 2) 12 3) 18 4) 24

5. *Какие организмы в процессе синтеза органических соединений используют энергию реакций окисления неорганических веществ?*
 - 1) миксотрофы
 - 2) симбионты
 - 3) хемотрофы
 - 4) сапротрофы

6. *Начальный этап эмбрионального развития — это образование*
- 1) гамет
 - 2) зиготы
 - 3) гастрюлы
 - 4) нейрулы
7. *Гетерозиготное растение томата нормального роста (A) с жёлтой окраской плодов (b) имеет генотип*
- 1) AABB
 - 2) aabb
 - 3) Aabb
 - 4) AaBb
8. *Каково соотношение фенотипов в F_1 при скрещивании двух желтозёрных растений гороха (Aa)?*
- 1) 1 : 1
 - 2) 3 : 1
 - 3) 1 : 1 : 1 : 1
 - 4) 9 : 3 : 3 : 1
9. *У горностаевого кролика на выбритом участке тела под действием согревающего компресса вырастает белая шерсть — это изменчивость*
- 1) геномная
 - 2) мутационная
 - 3) комбинативная
 - 4) модификационная
10. *Бактерии выделяют в самостоятельное царство, так как*
- 1) их клетки не имеют оформленного ядра
 - 2) их клетки не имеют цитоплазмы
 - 3) они представляют собой неклеточные организмы
 - 4) они питаются готовыми органическими веществами
11. *В клубнях картофеля в тёплом помещении уменьшается содержание воды и крахмала, так как*
- 1) в процессе дыхания они расходуют минеральные вещества
 - 2) их клетки испаряют воду и расходуют при дыхании питательные вещества
 - 3) их клетки делятся, и на этот процесс расходуется энергия
 - 4) в процессе жизнедеятельности они расходуют много солей
12. *Какие группы растений достигли наиболее высокого уровня организации в процессе эволюции?*
- 1) мхи

- 2) водоросли
- 3) папоротники
- 4) хвойные

13. Двусторонняя симметрия тела у животных сопровождалась переходом к

- 1) активному передвижению
- 2) водному образу жизни
- 3) многоклеточности
- 4) половому размножению

14. Для каких хордовых животных характерно сердце, изображенное на рисунке?

- 1) рыбы
- 2) ланцетники
- 3) земноводные
- 4) пресмыкающиеся



15. Основная функция органов выделения у человека — удаление из организма

- 1) инородных тел
- 2) непереваренной пищи
- 3) конечных продуктов обмена веществ
- 4) растворимых органических веществ

16. С помощью шва прочно соединяются

- 1) кости мозгового отдела черепа
- 2) позвонки поясничного отдела позвоночника
- 3) кости плечевого пояса
- 4) кости плюсны и предплюсны

17. Преобладание в рационе питания мучных изделий и картофеля может привести к

- 1) авитаминозу
- 2) ожирению
- 3) дистрофии
- 4) ускоренному росту мускулатуры и тела

18. Нервные импульсы возникают в

- 1) мышечных волокнах
- 2) межклеточном веществе

- 3) наружных слоях эпидермиса
- 4) рецепторах

19. *Одна из причин приобретённой близорукости –*

- 1) нарушение функции рецепторов
- 2) уменьшение способности хрусталика изменять кривизну
- 3) помутнение хрусталика
- 4) отслоение сетчатки

20. *Определенный набор хромосом, сходных по размеру, форме и числу, — это критерий вида*

- 1) генетический
- 2) биохимический
- 3) физиологический
- 4) морфологический

21. *Наследственная изменчивость и борьба за существование — это*

- 1) результаты эволюции
- 2) направление эволюции
- 3) идиоадаптация
- 4) движущие силы эволюции

22. *Приспособлением хвойных растений к уменьшению испарения воды служит*

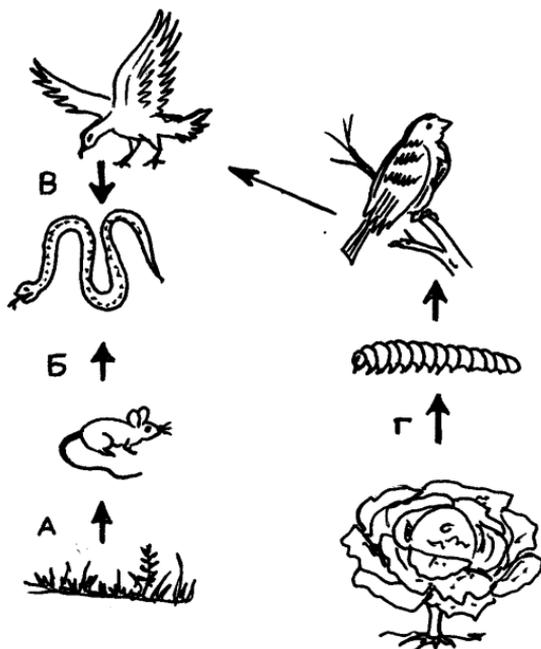
- 1) длительность сохранения хвои на дереве
- 2) ежегодная смена хвои
- 3) ограниченное число устьиц и плотная кожа хвоенок
- 4) быстрое передвижение воды по сосудам проводящей ткани

23. *Какие признаки строения скатов свидетельствуют об их развитии по пути идиоадаптации?*

- 1) хрящевой скелет
- 2) тело, сплющенное в спинно-брюшном направлении
- 3) отсутствие жаберных крышек
- 4) чешуя с зубцами, покрытыми эмалью

24. *Найдите ошибку в изображении потока вещества и энергии в цепи питания и укажите соответствующую ей букву.*

- 1) А
- 2) Б
- 3) В
- 4) Г



25. Биомасса какого компонента биогеоценоза в течение продолжительного периода времени обычно преобладает над биомассами других организмов?
- 1) продуцентов
 - 2) консументов I порядка
 - 3) консументов II порядка
 - 4) редуцентов
26. К глобальным изменениям в биосфере может привести
- 1) массовое уничтожение лесов
 - 2) интенсивное размножение водорослей
 - 3) сокращение численности одного вида насекомоядных птиц
 - 4) рост численности бактерий-сапротрофов
27. Две полинуклеотидные цепочки, соединенные водородными связями, образуют молекулу
- 1) белка
 - 2) РНК
 - 3) ДНК
 - 4) АТФ

28. *Кислородное расщепление глюкозы значительно эффективнее брожения, так как при этом*
- 1) освобождаемая энергия выделяется в виде тепла
 - 2) синтезируется 2 молекулы АТФ
 - 3) синтезируется 36 молекул АТФ
 - 4) происходит использование энергии
29. *В диплоидной клетке кролика 22 хромосомы. Хромосомный набор гаметы самки кролика равен*
- 1) 21 + X
 - 2) 10 + X
 - 3) 11 + X
 - 4) 12 + X
30. *Наличие у болотных птиц длинных конечностей, шеи и клюва можно рассматривать как результат*
- 1) множественного действия гена
 - 2) независимого расщепления признаков
 - 3) промежуточного наследования
 - 4) модификационной изменчивости
31. *Сохранение признаков у гетерозисных гибридов растений возможно только при*
- 1) использовании метода полиплоидии
 - 2) половом размножении
 - 3) искусственном скрещивании
 - 4) вегетативном размножении
32. *Грибы, в отличие от многоклеточных животных,*
- 1) имеют органы и ткани
 - 2) не имеют клеточного строения
 - 3) характеризуются ограниченным ростом
 - 4) характеризуются неограниченным ростом
33. *В почках человека моча образуется при фильтрации*
- 1) лимфы
 - 2) плазмы крови
 - 3) физиологического раствора
 - 4) форменных элементов крови

34. Усиливают и учащают ритм сердечных сокращений гормоны
- 1) печени
 - 2) поджелудочной железы
 - 3) гипоталамуса
 - 4) надпочечников
35. Появление и распространение в индустриальных районах преимущественно тёмноокрашенных бабочек берёзовой пяденицы происходит благодаря отбору
- 1) движущему
 - 2) искусственному
 - 3) методическому
 - 4) стабилизирующему
36. Благодаря круговороту веществ в биосфере, осуществляемому организмами,
- 1) сокращается число химических элементов в биосфере
 - 2) увеличивается содержание вредных веществ в окружающей среде
 - 3) одни и те же химические элементы используются многократно
 - 4) накапливается содержание кислорода в атмосфере

Задания части В

1. Автотрофными организмами являются
- 1) железобактерии
 - 2) хлорелла
 - 3) серобактерии
 - 4) дрожжи
 - 5) пеницилл
 - 6) мукор
2. У человека в пищеварительной системе
- 1) синтезируются белки
 - 2) образуются растворимые питательные вещества
 - 3) происходит всасывание питательных веществ в кровь и лимфу
 - 4) окисляются органические вещества с освобождением энергии

- 5) происходит механическая обработка пищи
 6) удаляются конечные продукты обмена веществ

3. *Какие экологические факторы относят к антропогенным?*

- 1) распашка целинных земель
 2) действие солнечного света
 3) изменение влажности
 4) повышение температуры
 5) загазованность атмосферы в крупных городах
 6) создание заповедников

4. *Установите соответствие между видом животного и классом, к которому его относят.*

ВИД ЖИВОТНОГО	КЛАСС
А) обыкновенный тритон	1) Млекопитающие
Б) серая жаба	2) Земноводные
В) сетчатый питон	3) Пресмыкающиеся
Г) серый варан	
Д) речной бобр	
Е) серая крыса	

А	Б	В	Г	Д	Е

5. *Установите соответствие между функцией нейрона и его типом.*

ФУНКЦИЯ	ТИП НЕЙРОНА
А) передаёт нервные импульсы исполнительным органам	1) чувствительный
Б) передаёт нервные импульсы от органов в мозг	2) вставочный
В) передаёт нервные импульсы с одного нейрона на другой	3) двигательный
Г) передаёт нервные импульсы из спинного мозга в головной	

А	Б	В	Г

6. Установите соответствие между характеристикой мутации и её типом.

ХАРАКТЕРИСТИКА	ТИП МУТАЦИИ
А) появление лишней хромосомы в клетке	1) геномная
Б) кратное увеличение числа хромосом гаплоидного набора	2) хромосомная
В) выпадение участка хромосомы	
Г) удвоение участка хромосомы	
Д) поворот участка хромосомы на 180°	

А	Б	В	Г	Д

7. Установите последовательность процессов, происходящих в клетке с хромосомами в интерфазе и последующем митозе.

- А) расположение хромосом в экваториальной плоскости
- Б) репликация ДНК и образование двуххроматидных хромосом
- В) спирализация хромосом
- Г) расхождение хроматид к полюсам клетки
- Д) деспирализация хромосом

8. Установите последовательность этапов эволюции кровеносной системы хордовых животных (начиная с ланцетников).

- А) сердце состоит из предсердия и желудочка, один круг кровообращения
- Б) сердце отсутствует, один круг кровообращения
- В) четырёхкамерное сердце, полное разделение венозного и артериального токов крови в сердце, два круга кровообращения
- Г) сердце трёхкамерное, желудочек имеет неполную перегородку, два круга кровообращения

ВАРИАНТ 2

Задания части А

1. Селекция — наука, которая занимается

- 1) разработкой способов борьбы с сорняками
- 2) изучением закономерностей развития экосистемы

- 3) выведением новых сортов растений и пород животных
- 4) разработкой технологии выращивания растений

2. *Укажите одно из положений клеточной теории.*

- 1) Соматические клетки содержат диплоидный набор хромосом.
- 2) Гаметы участвуют в половом размножении.
- 3) Клетка прокариот, как и эукариот, имеет цитоплазму и мембрану.
- 4) Клетка — наименьшая единица строения и жизнедеятельности организмов.

3. *Аминокислоты к месту сборки белка доставляются молекулами*

- 1) АТФ
- 2) иРНК
- 3) тРНК
- 4) ДНК

4. *Неподвижные половые клетки, богатые запасными питательными веществами, — это*

- 1) яйцеклетки
- 2) сперматозоиды
- 3) споры
- 4) цисты

5. *Собственного обмена веществ **не имеют***

- 1) вирусы
- 2) грибы
- 3) бактерии
- 4) простейшие

6. *Повышению генетического разнообразия потомства способствует размножение*

- 1) вегетативное
- 2) половое
- 3) почкованием
- 4) столонами

7. *Г. Мендель сделал важный шаг в познании закономерностей*

- 1) онтогенеза
- 2) эмбриогенеза

-
- 3) эволюции
 - 4) наследственности
8. *Промежуточный характер наследования признака проявляется при*
- 1) сцеплении генов
 - 2) неполном доминировании
 - 3) независимом расщеплении
 - 4) множественном действии генов
9. *Что такое генные мутации?*
- 1) изменение последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК
 - 2) утрата небольшого участка хромосомы
 - 3) уменьшение числа хромосом
 - 4) поворот участка молекулы ДНК на 180°
10. *Совокупность особей, сходных по строению и жизнедеятельности, обитающих на определённой территории, дающих при скрещивании плодовитое потомство, называют*
- 1) родом
 - 2) семейством
 - 3) видом
 - 4) классом
11. *Передвижение в растении воды с растворёнными в ней веществами происходит за счёт*
- 1) повышения температуры почвы
 - 2) корневого давления и испарения
 - 3) изменений условий окружающей среды
 - 4) образования органических веществ
12. *Белком богаты семена покрытосеменных растений семейства*
- 1) бобовых
 - 2) пасленовых
 - 3) розоцветных
 - 4) крестоцветных
13. *К какому типу животных относят дождевых червей?*
- 1) Плоские черви
 - 2) Кольчатые черви
 - 3) Ленточные черви
 - 4) Круглые черви

14. Ротовое отверстие на нижней стороне головы, жаберные щели, не прикрытые жаберными крышками, имеют
- 1) акулы и скаты
 - 2) сазаны и карпы
 - 3) щуки и окуни
 - 4) осетры и белуги
15. К какой группе тканей относят костную и хрящевую ткань?
- 1) мышечной
 - 2) эпителиальной
 - 3) соединительной
 - 4) механической
16. С помощью сустава соединяются
- 1) крестцовые позвонки
 - 2) лобная кость с теменной
 - 3) кости верхней челюсти со скуловой
 - 4) бедренная кость с тазовой
17. Предупредительные прививки вызывают образование в крови
- 1) гормонов
 - 2) инсулина
 - 3) антител
 - 4) ферментов
18. Какая железа **не имеет** специальных протоков и выделяет синтезируемые вещества в кровь?
- 1) гипофиз
 - 2) слюнная
 - 3) сальная
 - 4) молочная
19. Дизентерийной амёбой человек может заразиться, если
- 1) он погладит собаку
 - 2) его укусит комар
 - 3) он съест плохо проваренное мясо
 - 4) он выпьет воду из загрязненного водоема
20. Особи удаленных популяций одного вида **не могут** скрещиваться вследствие
- 1) различий в наборе хромосом
 - 2) территориальной изоляции
 - 3) физиологической несовместимости
 - 4) несовпадения сроков размножения

21. *Естественный отбор, в отличие от искусственного,*

- 1) действует с момента появления земледелия и животноводства
- 2) происходит с момента возникновения жизни на Земле
- 3) происходит только в многочисленных популяциях
- 4) обеспечивает появление новых сортов и пород

22. *Каково значение яркой окраски божьей коровки?*

- 1) привлекает особей другого пола
- 2) предупреждает о несъедобности
- 3) указывает на принадлежность к одному виду
- 4) усиливает отбор особей в популяции

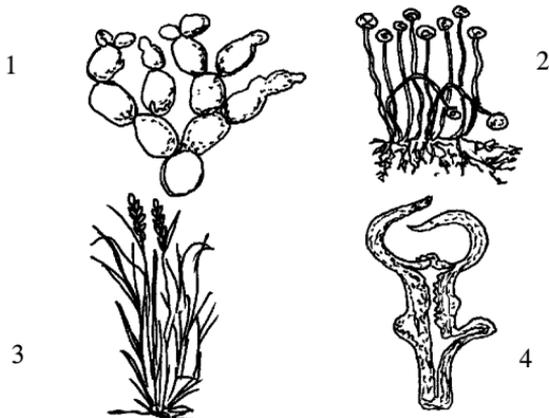
23. *Биологический регресс характеризуется*

- 1) расширением ареала
- 2) изменением среды обитания вида
- 3) повышением жизнеспособности особей
- 4) уменьшением числа видов и особей

24. *Определите организмы, вступающие в конкурентные взаимоотношения.*

- 1) гриб и водоросль в лишайнике
- 2) культурные и сорные растения
- 3) хищник и жертва
- 4) плотоядные и растительноядные животные

25. *Организм, являющийся начальным звеном пищевой цепи, обозначен на рисунке цифрой*



26. Для защиты биосферы от загрязнения необходимо

- 1) беречь леса от пожаров
- 2) грамотно проводить мелиоративные работы
- 3) применять в производстве малоотходные технологии
- 4) создавать биосферные заповедники

27. Связи, поддерживающие вторичную структуру белка, -

- 1) гидрофобные
- 2) водородные
- 3) ионные
- 4) ковалентные

28. Клетки грибов во время интенсивного роста получают энергию в процессе

- 1) синтеза липидов
- 2) синтеза углеводов
- 3) распада минеральных солей
- 4) окисления органических веществ

29. Обмен генетической информацией между гомологичными хромосомами происходит в процессе

- 1) дробления
- 2) оплодотворения
- 3) второго деления мейоза
- 4) первого деления мейоза

30. Какой генотип у дальтоника?

- 1) $X^D Y$
- 2) $X^D X^d$
- 3) $X^d Y$
- 4) $X^D X^D$

31. Индивидуальный отбор в селекции растений проводится для получения

- 1) гибридов
- 2) гетерозиса
- 3) чистых линий
- 4) самоопыляемых особей

32. При пересадке растения у него удаляют часть листьев, чтобы
- 1) улучшить дыхание
 - 2) ускорить фотосинтез
 - 3) уменьшить испарение воды
 - 4) ускорить транспорт минеральных веществ
33. Уменьшение в крови человека концентрации глюкозы способствует расщеплению в печени
- 1) крахмала
 - 2) клетчатки
 - 3) гликогена
 - 4) сахарозы
34. К безусловным рефлексам у человека **не относится**
- 1) глотание пищи
 - 2) поворот головы на его имя
 - 3) чихание
 - 4) поворот головы на шум
35. Генетическому критерию вида соответствует утверждение:
- 1) оперение самки и самца утки-кряквы различно
 - 2) нерест популяций форели происходит в разное время
 - 3) лютик едкий и лютик ползучий имеют разные ареалы
 - 4) виды-двойники малярийного комара имеют разные кариотипы
36. В биогеоценозе сфагнового болота группу продуцентов составляют
- 1) лягушки и змеи
 - 2) шляпочные грибы
 - 3) бактерии-сапротрофы
 - 4) клюква и мох

Задания части В

1. Молекула АТФ содержит

- 1) три остатка фосфорной кислоты
- 2) один остаток фосфорной кислоты

- 3) дезоксирибозу
- 4) аденин
- 5) рибозу
- 6) тимин

2. *Особенность безусловных рефлексов заключается в том, что они*

- 1) обеспечивают приспособление организма к меняющимся условиям среды
- 2) являются признаком, характерным для отдельной особи вида
- 3) обеспечивают приспособление организма к постоянным условиям среды
- 4) характерны для всех особей вида
- 5) являются врождёнными
- 6) не передаются по наследству

3. *Консументы в экосистеме луга участвуют в круговороте веществ и превращениях энергии, так как они*

- 1) аккумулируют солнечную энергию
- 2) потребляют органические вещества
- 3) синтезируют органические вещества из неорганических
- 4) преобразуют органические вещества
- 5) освобождают заключённую в органических веществах энергию
- 6) разлагают органические остатки

4. *Установите соответствие между органом растения и группой органов, к которой его относят.*

ОРГАН РАСТЕНИЯ

ГРУППА ОРГАНОВ

- А) корень
- Б) цветок
- В) стебель
- Г) семя
- Д) лист
- Е) плод

- 1) вегетативные
- 2) генеративные

А	Б	В	Г	Д	Е

5. Установите соответствие между особенностью строения или функции и органом пищеварения человека.

**ОСОБЕННОСТЬ СТРОЕНИЯ,
ФУНКЦИЯ**

**ОРГАН
ПИЩЕВАРЕНИЯ**

- | | |
|---|--|
| <p>А) всасывается основная масса воды</p> <p>Б) всасывается основная масса питательных веществ</p> <p>В) расщепляется клетчатка</p> <p>Г) открываются протоки поджелудочной железы</p> <p>Д) слизистая оболочка имеет многочисленные выросты — ворсинки</p> | <p>1) тонкая кишка</p> <p>2) толстая кишка</p> |
|---|--|

А	Б	В	Г	Д

6. Установите соответствие между характеристикой организмов и функциональной группой, к которой они относятся.

**ХАРАКТЕРИСТИКА
ОРГАНИЗМОВ**

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
ГРУППА**

- | | |
|--|--|
| <p>А) поглощают из окружающей среды углекислый газ</p> <p>Б) синтезируют органические вещества из неорганических</p> <p>В) в клетках содержат фотосинтетические пигменты</p> <p>Г) питаются готовыми органическими веществами</p> <p>Д) являются сапротрофами</p> <p>Е) разлагают органические вещества до минеральных</p> | <p>1) продуценты</p> <p>2) редуценты</p> |
|--|--|

А	Б	В	Г	Д	Е

7. Установите правильную последовательность этапов эмбрионального развития позвоночного животного.

- А) дробление
- Б) образование зиготы

- В) образование бластулы
 - Г) формирование нервной пластинки
 - Д) формирование гастролы
8. Установите, в какой последовательности должны располагаться указанные растения с учетом усложнения их строения.
- А) Папоротниковидные
 - Б) Моховидны
 - В) Покрытосеменные
 - Г) Голосеменные
 - Д) Красные водоросли

ВАРИАНТ 3

Задания части А

1. Причины комбинативной изменчивости изучают
- 1) генетики
 - 2) палеонтологи
 - 3) экологи
 - 4) эмбриологи
2. Сходство строения и жизнедеятельности клеток всех организмов свидетельствует о
- 1) многообразии живой природы
 - 2) родстве организмов
 - 3) развитии живой природы
 - 4) приспособленности организмов
3. Структурную функцию в клетке выполняют полисахариды, так как их молекулы
- 1) образуют клеточную стенку
 - 2) хорошо растворяются в воде
 - 3) способны расщепляться до глюкозы
 - 4) образуют комплексные соединения
4. Диплоидный набор в клетке организма — 44 хромосомы. Сколько хромосом содержится в его половой клетке?
- 1) 88
 - 2) 44
 - 3) 22
 - 4) 11

-
5. Животные питаются готовыми органическими веществами, поэтому по способу питания они
- 1) хемотрофы
 - 2) фототрофы
 - 3) автотрофы
 - 4) гетеротрофы
6. Какие животные имеют прямое постэмбриональное развитие?
- 1) земноводные
 - 2) бабочки
 - 3) млекопитающие
 - 4) членистоногие
7. Какая теория обобщила знания о наследовании признаков у организмов?
- 1) эволюции
 - 2) онтогенеза
 - 3) клеточная
 - 4) хромосомная
8. Определите процентное соотношение генотипов в F_1 при скрещивании двух гетерозиготных растений гороха с пазушными цветками
- 1) 50% Aa : 50% aa
 - 2) 25% Aa : 75% aa
 - 3) 25% AA : 50% Aa : 25% aa
 - 4) 25% Aa : 50% AA : 25% aa
9. Способность организмов приобретать новые признаки и свойства называют
- 1) самовоспроизведением
 - 2) наследственностью
 - 3) саморегуляцией
 - 4) изменчивостью
10. В систематике животных отряды объединяются в
- 1) роды
 - 2) семейства
 - 3) классы
 - 4) популяции

11. К какой группе организмов по способу питания относят растения?

- 1) гетеротрофам
- 2) автотрофам
- 3) сапротрофам
- 4) хемотрофам

12. Голосеменные растения отличаются от хвощей, плаунов и папоротников тем, что

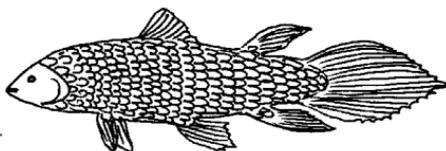
- 1) выделяют углекислый газ при дыхании
- 2) являются многолетними растениями
- 3) их семена находятся в плодах
- 4) им не нужна водная среда для оплодотворения

13. Какой признак отсутствует у кишечнополостных?

- 1) многоклеточность
- 2) лучевая симметрия
- 3) трехслойность
- 4) внутриклеточное пищеварение

14. К каким рыбам относят изображенное на рисунке животное?

- 1) Двоякодышашие
- 2) Кистепёрые
- 3) Хрящевые
- 4) Костно-хрящевые



15. Какой из перечисленных органов **не относят** к пищеварительной системе?

- 1) глотка
- 2) гортань
- 3) печень
- 4) пищевод

16. Из капилляров большого круга кровообращения в межклеточную жидкость, а затем в клетки и ткани поступает

- 1) водород
- 2) кислород
- 3) оксигемоглобин
- 4) углекислый газ

-
17. *Витамины — это*
- 1) источник энергии
 - 2) строительный материал
 - 3) вещество, участвующее в гуморальной регуляции
 - 4) составная часть некоторых ферментов
18. *Неустойчивая походка, несогласованность движений характерны для человека, у которого нарушена деятельность отдела головного мозга*
- 1) среднего
 - 2) переднего
 - 3) мозжечка
 - 4) промежуточного
19. *Не рекомендуется гладить бродячих собак, так как на их шерсти могут быть*
- 1) споры паразитических грибов
 - 2) цисты дизентерийной амебы
 - 3) финны бычьего цепня
 - 4) яйца и членики эхинококка
20. *В каком из приведенных примеров дана характеристика морфологического критерия вида птицы — большой синицы?*
- 1) длина хвоста синицы не превышает длину её тела
 - 2) питаются мелкими насекомыми
 - 3) предпочитают мелколиственные леса
 - 4) гнездятся на деревьях
21. *Изменчивость, которая играет решающую роль в эволюции*
- 1) комбинативная
 - 2) определенная
 - 3) мутационная
 - 4) экологическая
22. *Результат эволюции органического мира — это*
- 1) наследственная изменчивость признаков
 - 2) образование разных видов
 - 3) борьба за существование
 - 4) движущий отбор

23. *Что такое общая дегенерация?*

- 1) эволюционные изменения, ведущие к упрощению организации
- 2) случаи проявления признаков предков у отдельных особей
- 3) крупные эволюционные изменения, ведущие к общему подъему организации
- 4) мелкие эволюционные изменения, обеспечивающие приспособленность к среде обитания

24. *Фактор среды, к действию которого приспособлены все организмы, — это*

- 1) освещенность
- 2) сила тяготения
- 3) наличие кислорода в атмосфере
- 4) содержание солей в воде

25. *Производители органических веществ в экосистеме —*

- 1) продуценты
- 2) консументы
- 3) редуценты
- 4) гетеротрофы

26. *Концентрационная функция живого вещества проявляется в*

- 1) избирательном накоплении химических элементов в биомассе
- 2) накоплении углекислого газа в окружающей среде
- 3) выделении кислорода зелеными растениями
- 4) превращении химических элементов в осадочных породах

27. *Синтез ДНК в клетке, кроме ядра, происходит в*

- 1) аппарате Гольджи
- 2) митохондриях
- 3) шероховатой эндоплазматической сети
- 4) ядрышках

28. *Транскрипция представляет собой процесс*

- 1) образования пептидных связей между аминокислотами
- 2) доставки аминокислот к рибосомам
- 3) синтеза ДНК в ядре на основе принципа комплементарности
- 4) синтеза иРНК на одной из полинуклеотидных цепей ДНК

29. При митозе хромосомы расходятся к полюсам клетки в
- 1) профазе
 - 2) метафазе
 - 3) анафазе
 - 4) телофазе
30. Изменение яйценоскости кур в определенных пределах, зависящих от условий содержания, рациона кормления, называют
- 1) нормой реакции признака
 - 2) саморегуляцией
 - 3) адаптацией
 - 4) колебанием численности особей
31. При выведении новых сортов растений путем массового отбора
- 1) выделяют одну особь и исследуют её многочисленное потомство
 - 2) воздействуют на популяцию ионизирующей радиацией
 - 3) проводят отдаленную гибридизацию
 - 4) сохраняют группу сходных по фенотипу особей
32. У рыб кровь обогащается кислородом в жабрах, поэтому к клеткам тела поступает кровь
- 1) смешанная
 - 2) насыщенная углекислым газом
 - 3) артериальная
 - 4) венозная
33. В связи с прямохождением опорой для внутренних органов брюшной полости человека служит
- 1) тазовый пояс
 - 2) грудная клетка
 - 3) диафрагма
 - 4) позвоночник
34. Какой отдел головного мозга человека регулирует работу эндокринной системы?
- 1) средний
 - 2) мозжечок
 - 3) продолговатый
 - 4) промежуточный

35. *Предпосылкой борьбы за существование особей вида в природе является*

- 1) стремление к самосовершенствованию
- 2) уменьшение их численности
- 3) расширение ареала и среды обитания
- 4) размножение в геометрической прогрессии

36. *Причиной опустынивания ландшафта может стать*

- 1) накопление в атмосфере углекислого газа
- 2) засоление почвы
- 3) повышение уровня Мирового океана
- 4) изменение погодных условий

Задания части В

1. *Каковы особенности строения и функции рибосомы?*

- 1) состоит из большой и малой частиц
- 2) отграничена от цитоплазмы одной мембраной
- 3) участвует в расщеплении биополимеров до мономеров
- 4) участвует в биосинтезе белка
- 5) нанизывается на иРНК
- 6) доставляет аминокислоты к ядру

2. *Высокий уровень обмена веществ у птиц обеспечивается*

- 1) активностью дыхательного процесса
- 2) способностью к полету
- 3) снабжением клеток тела артериальной кровью
- 4) обтекаемой формой тела
- 5) отсутствием в коже желез
- 6) способностью быстро переваривать пищу

3. *Какие эволюционные изменения относят к идиоадаптациям?*

- 1) наличие колючек у барбариса
- 2) удлинение шеи у жирафа
- 3) развитие нектарников у насекомоопыляемых растений
- 4) появление легочного дыхания у земноводных
- 5) появление семени у голосеменных растений
- 6) появление полового размножения у организмов

4. Установите соответствие между признаком позвоночного животного и классом, для которого этот признак характерен.

ПРИЗНАК	КЛАСС
А) сердце трехкамерное с неполной перегородкой в желудочке	1) Пресмыкающиеся
Б) в желудочке сердца артериальная и венозная кровь не смешиваются	2) Птицы
В) кости полые, заполнены воздухом	
Г) интенсивный обмен веществ	
Д) всё тело покрыто роговой чешуёй	
Е) наличие воздушных мешков	

А	Б	В	Г	Д	Е

5. Установите соответствие между характеристикой и фактором регуляции физиологических функций человека.

ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГУЛЯЦИИ	ФАКТОР
А) вырабатываются в небольших количествах	1) гормоны
Б) через некоторое время после возникновения частично разрушаются	2) нервные импульсы
В) воздействуют на определенные органы и ткани	
Г) с током крови разносятся по всему организму	
Д) быстрая передача сигнала	

А	Б	В	Г	Д

6. Установите соответствие между примером биотической связи организмов и её видом.

ПРИМЕР	ВИД БИОТИЧЕСКОЙ СВЯЗИ
А) выпас разных видов копытных на пастбище	1) внутривидовая
Б) взаимодействие львов в семье	2) межвидовая
В) забота о потомстве у пингвинов	
Г) обитание аскариды в кишечнике человека	
Д) обитание карпов и щук в одном пруду	
Е) поведение самцов благородного оленя в период размножения	

А	Б	В	Г	Д	Е

7. Установите последовательность синтеза компонентов бактериофага в клетках хозяина.

- А) формирование белковой оболочки бактериофага
- Б) репликация вирусной ДНК
- В) внедрение ДНК бактериофага в хромосому
- Г) синтез вирусных белков

8. Определите последовательность смены биогеоценозов после извержения вулкана.

- А) лесной биогеоценоз
- Б) лишайниковый биогеоценоз
- В) мохово-лишайниковый биогеоценоз
- Г) луговой биогеоценоз

Ответы на задания части А

За каждое верно выполненное задание из части А (1–36) выстав-
ляется 1 балл.

№ за- дания	Вари- ант 1	Вари- ант 2	Вари- ант 3	№ за- дания	Вари- ант 1	Вари- ант 2	Вари- ант 3
1	2	3	1	19	2	4	4
2	1	4	2	20	1	2	1
3	4	3	1	21	4	2	3
4	4	1	3	22	3	2	2
5	3	1	4	23	2	4	1
6	2	2	3	24	3	2	2
7	3	4	4	25	1	3	1
8	4	2	3	26	1	3	1
9	4	1	4	27	3	2	2
10	1	3	3	28	3	4	4
11	2	2	2	29	2	4	3
12	4	1	4	30	1	3	1
13	1	2	3	31	4	3	4
14	1	1	2	32	4	3	3
15	3	3	2	33	2	3	1
16	1	4	2	34	4	2	4
17	2	3	4	35	1	4	4
18	4	1	3	36	3	4	2

Ответы на задания части В

За каждое верно выполненное задание части В (1–6) выставляется 2 балла. Если в ответе содержится одна ошибка, то экзаменуемый получает 1 балл. За неверный ответ или ответ, содержащий 2 и более ошибок, выставляется 0 баллов.

За верный ответ на задания В7–В8 выставляется также 2 балла. 1 балл ставится в том случае, если в ответе неверно определена последовательность двух последних элементов или они отсутствуют при правильном определении всех предыдущих элементов. В других случаях выставляется 0 баллов.

№ задания	Вариант 1	Вариант 2	Вариант 3
1	123	145	145
2	235	345	136
3	156	245	123
4	223311	121212	122212
5	3122	21211	11112
6	11222	111222	211221
7	БВАГД	БАВДГ	ВБГА
8	БАГВ	ДБАГВ	ВБГА

2.3. ОБРАЗЦЫ ВЫПОЛНЕНИЯ ЗАДАНИЙ ЧАСТИ «С» (для самопроверки знаний)

ЗАДАНИЯ ЛИНИИ С1–С6 С ОТВЕТАМИ

Задания линии С1

1. Для установления причины наследственного заболевания исследовали клетки больного и обнаружили изменение длины одной из хромосом. Какой метод исследования позволил установить причину данного заболевания? С каким видом мутации оно связано?

Ответ:

- 1) причина болезни установлена с помощью цитогенетического метода;
- 2) заболевание вызвано хромосомной мутацией — утратой или присоединением фрагмента хромосомы.

2. Известно, что опытным путём на свету трудно обнаружить дыхание растений. Объясните, почему.

Ответ:

- 1) на свету в растении наряду с дыханием происходит фотосинтез, при котором углекислый газ используется;
- 2) в результате фотосинтеза кислорода образуется гораздо больше, чем используется при дыхании растений.

3. В небольших помещениях с обилием комнатных растений ночью концентрация кислорода уменьшается. Объясните почему

Ответ:

- 1) ночью с прекращением фотосинтеза выделение кислорода прекращается;
- 2) в процессе дыхания растений (они дышат постоянно) уменьшается концентрация кислорода и повышается концентрация углекислого газа.

4. Швейцарский учёный Сенебье в XVIII веке, проводя опыты с водными растениями, наблюдал выделение пузырьков газа на свету. Объясните, какой это газ, и какие процессы, протекающие в клетке, обеспечивают его образование.

Ответ:

- 1) выделялся кислород;
- 2) образование кислорода происходит в световую фазу фотосинтеза.

5. В чём состоит роль бактерий в круговороте веществ?

Ответ:

- 1) бактерии-гетеротрофы — редуценты разлагают органические вещества до минеральных, которые усваиваются растениями;
- 2) бактерии-автотрофы (фото, хемотрофы) — продуценты синтезируют органические вещества из неорганических, обеспечивая круговорот кислорода, углерода, азота и др.

6. В образовавшейся на теле человека ране кровотечение со временем приостанавливается, однако может возникнуть нагноение. Объясните, какими свойствами крови это обусловлено.

Ответ:

- 1) кровотечение приостанавливается благодаря свёртыванию крови и образованию тромба;
- 2) нагноение обусловлено накоплением отмерших лейкоцитов, осуществивших фагоцитоз.

7. Что является причиной выпадения кислотных дождей?

Ответ:

- 1) в результате промышленных выбросов в атмосфере накапливаются оксиды серы и азота;
- 2) оксиды серы и азота взаимодействуют с содержащимися в атмосфере парами воды, что приводит к образованию кислот, выпадающих вместе с осадками на землю.

8. Какие продукты образуются и сколько молекул АТФ запасается в клетках дрожжей при спиртовом брожении в результате расщепления 15 молекул глюкозы? Ответ поясните.

Ответ:

- 1) расщепление глюкозы в клетках дрожжей происходит по пути спиртового брожения, продуктами которого являются этиловый спирт и углекислый газ;
- 2) 1 молекула глюкозы расщепляется с образованием 2-х молекул АТФ, следовательно из 15 молекул глюкозы образуется 30 молекул АТФ.

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

Ответ:

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

10. Весной, при благоприятных условиях, самка тли может воспроизвести до 60 особей только женского пола, каждая из которых через неделю даст столько же самок. Чем это можно объяснить?

Ответ:

- 1) способностью самок тли при благоприятных условиях размножаться партеногенетически;

- 2) из неоплодотворенных яиц развиваются только женские особи, которые также сами способны размножаться партеногенетически.

11. Садоводы хорошо знают, что урожай яблок будет низким, если во время цветения яблонь стоит дождливая погода. Объясните, почему.

Ответ:

- 1) яблони — насекомоопыляемые растения;
- 2) в дождливую погоду насекомые мало активны, поэтому уменьшается вероятность опыления, оплодотворения и образования плодов.

12. Почему колорадский жук, оказавшийся в прошлом столетии в Западной Европе и проникший на нашу территорию, стал здесь самым опасным вредителем картофеля?

Ответ:

- 1) обладает высокой плодовитостью и не имеет в Европе естественных врагов;
- 2) приносят вред и взрослые жуки, и их личинки, которые питаются одной и той же пищей (объедают все листья пасленовых).

13. В чем проявляется взаимосвязь строения и функций тонкого отдела кишечника человека?

Ответ:

- 1) стенки кишечника имеют железистый эпителий, клетки которого вырабатывают ферменты, способствующие пищеварению;
- 2) кишечные ворсинки во много раз увеличивают площадь слизистого эпителия, что обеспечивает эффективность всасывания питательных веществ.

14. В жаркую погоду повышается опасность перегрева тела у человека. Объясните, почему при ветре или обмахивании тела веером улучшается его состояние, понижается температура тела.

Ответ:

- 1) в жаркую погоду усиливается выделение пота;
- 2) при ветре ускоряется испарение пота, которое сопровождается охлаждением тела.

Задания линии С2

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

1. Популяция представляет собой совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, длительное время населяющих общую территорию. 2. Разные популяции одного и того же вида относительно изолированы друг от друга, и их особи не скрещиваются между собой. 3. Генофонд всех популяций одного вида одинаков. 4. Популяция является элементарной единицей эволюции. 5. Группа лягушек одного вида, живущих в глубокой луже в течение одного лета, представляет собой популяцию.

Ответ: ошибки допущены в предложениях:

- 1) 2 — популяции одного вида частично изолированы, но особи разных популяций могут скрещиваться;
- 2) 3 — генофонды разных популяций одного вида отличаются;
- 3) 5 — группа лягушек не является популяцией, так как группа особей одного вида считается популяцией, если она на протяжении большого числа поколений занимает одно и то же пространство.

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

1. Кишечнополостные — это трехслойные многоклеточные животные. 2. Они имеют гастральную или кишечную полость. 3. Кишечная полость включает стрекательные клетки. 4. Кишечнополостные имеют сетчатую (диффузную) нервную систему. 5. Все кишечнополостные — свободноплавающие организмы.

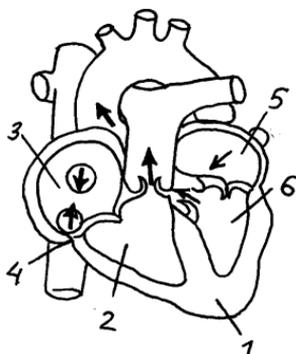
Ответ: ошибки допущены в предложениях:

- 1) 1 — кишечнополостные — это двухслойные животные;
- 2) 3 — стрекательные клетки содержатся в эктодерме, а не в кишечной полости;
- 3) 5 — среди кишечнополостных есть прикрепленные формы.

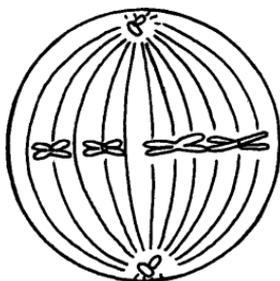
3. По каким сосудам и какая кровь поступает в камеры сердца, обозначенные на рисунке цифрами 3 и 5? С каким кругом кровообращения связана каждая из этих структур сердца?

Ответ:

- 1) в камеру, обозначенную цифрой 3, поступает венозная кровь из верхней и нижней полых вен;



- 2) в камеру, обозначенную цифрой 5, поступает артериальная кровь из легочных вен;
- 3) камера сердца, обозначенная цифрой 3, связана с большим кругом кровообращения;
- 4) камера сердца, обозначенная цифрой 5, связана с малым кругом кровообращения.
4. Пользуясь рисунком, определите способ и фазу деления клетки. Какие процессы происходят в эту стадию? Укажите набор хромосом и количество ДНК в клетке в эту стадию. Ответ поясните.



Ответ:

- 1) метафаза митоза, так как все хромосомы выстраиваются в одной плоскости экватора;
- 2) хромосомы прикрепляются к нитям веретена деления и выстраиваются в экваториальной плоскости клетки, заканчивается формирование веретена деления;
- 3) количество хромосом диплоидное ($2n$) — 4; поскольку хромосомы состоят из двух сестринских хроматид, то количество молекул ДНК в два раза больше, чем хромосом — 8.

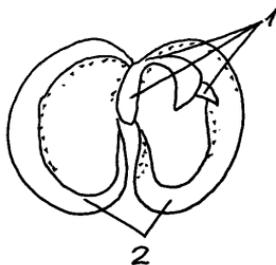
5. Найдите ошибки в приведённом тексте. Укажите номера предложений, в которых они сделаны, исправьте их.

Согласно хромосомной теории наследственности: 1. Гены располагаются в хромосомах в линейном порядке. 2. Каждый ген занимает определенное место — аллель. 3. Гены одной хромосомы образуют группу сцепления. 4. Число групп сцепления определяется диплоидным набором хромосом. 5. Нарушение сцепления генов происходит в процессе конъюгации хромосом в профазе мейоза.

Ответ: ошибки допущены в предложениях:

- 1) 2 — место расположения гена — это локус;
- 2) 4 — число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом;
- 3) 5 — нарушение сцепления генов происходит при кроссинговере.

6. Какие части зародыша семени фасоли обозначены на рисунке цифрами 1 и 2, какие функции они выполняют?



Ответ:

- 1) 1 — корешок, почечка (зародышевый стебель и листья),
- 2 — семядоли;
- 2) корешок развивается в главный корень, из почечки развивается побег;
- 3) семядоли — обеспечивают проросток питательными веществами.

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

1. У бактерий, как и у всех живых организмов, происходит обмен веществ и превращение энергии. 2. По способу питания их делят на автотрофов и гетеротрофов. 3. Хемотрофные бактерии, синтезируя органические вещества из неорганических, используют энер-

гию света. 4. Фотосинтез в автотрофных бактериях протекает в хлоропластах, как у растений. 5. Все бактерии дышат кислородом.

Ответ: ошибки допущены в предложениях:

- 1) 3 — хемотробы, которые используют не световую энергию, а энергию химических реакций;
- 2) 4 — в клетках автотрофных бактерий отсутствуют хлоропласты;
- 3) 5 — анаэробные бактерии не используют кислород для дыхания.

8. Назовите части древесного стебля, обозначенные на рисунке цифрами 1, 2, 3, и укажите функции, которые они выполняют.



Ответ:

- 1) 1 — пробка (покровная ткань), выполняет защитную функцию;
- 2) 2 — луб (лубяные волокна и ситовидные трубки), выполняет механическую функцию и проведение органических веществ;
- 3) 3 — камбий (образовательная ткань), обеспечивает рост дерева в толщину.

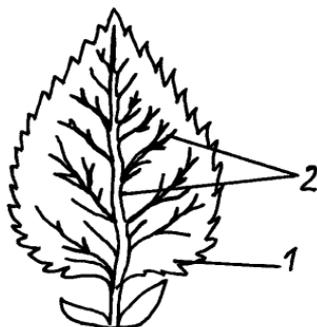
9. Назовите вегетативный орган растения, представленный на рисунке, его структуры, обозначенные цифрами 1 и 2, и выполняемые ими функции. Какую роль выполняет этот вегетативный орган в жизни растения?



Ответ:

- 1) луковица — укороченный видоизменённый побег, участвует в вегетативном размножении, накапливает питательные вещества;
- 2) 1 — донце, видоизменённый стебель, от которого растут придаточные корни и на нём образуются почки;
- 3) 2 — сухой чешуевидный лист; защищает луковицу от высыхания и повреждений.

10. Какой тип листа изображён на рисунке? Какие части листа обозначены на рисунке цифрами 1 и 2 и какие функции они выполняют?

**Ответ:**

- 1) простой лист с сетчатым жилкованием и прилистниками;
- 2) 1 — листовая пластинка, выполняет функции фотосинтеза, газообмена, транспирации, у некоторых растений — вегетативного размножения;
- 3) 2 — жилки обеспечивают транспорт веществ, опору листа.

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

1. Мутация — это закономерное изменение наследственной информации при воздействии на организм мутагенами. 2. Полиплоидия — это пример комбинативной изменчивости. 3. Причиной полиплоидии служит изменение состава нуклеотидов в генах гамет родителей. 4. Геномные мутации служат материалом для получения новых сортов культурных растений.

Ответ: ошибки допущены в предложениях:

- 1) 1 — мутации это случайные, а не закономерные изменения наследственной информации;

- 2) 2 — полиплоидия — это пример геномной мутации;
- 3) 3 — причиной геномной мутации служит изменение числа хромосом в гаметях родителей.

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

1. В состав мочевыделительной системы человека включают почки, надпочечники, мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал. 2. Основным органом выделительной системы являются почки. 3. В почки по сосудам поступает лимфа, содержащая питательные вещества и конечные продукты обмена веществ. 4. Фильтрация поступивших веществ и образование мочи происходит в почечных лоханках. 5. Полезные вещества всасываются в кровь в канальце нефрона.

Ответ: ошибки допущены в предложениях:

- 1) 1 — надпочечники относят к эндокринной системе, а не к выделительной;
- 2) 3 — в почки по артериям поступает кровь, а не лимфа;
- 3) 4 — фильтрация крови происходит в нефронах почек.

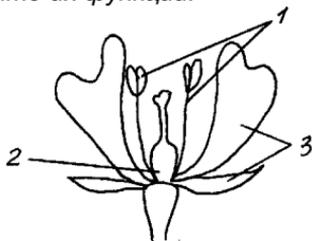
13. Найдите ошибки в приведённом тексте. Укажите номера предложений, в которых сделаны ошибки, исправьте их.

1. Кора больших полушарий образована серым веществом. 2. Серое вещество состоит из отростков нейронов. 3. Каждое полушарие разделяется на лобную, теменную, височную и затылочную доли. 4. Анализатор состоит из двух звеньев — периферического и центрального. 5. Слуховая зона находится в теменной доле.

Ответ: ошибки допущены в предложениях:

- 1) 2 — серое вещество состоит из тел и дендритов нейронов;
- 2) 4 — анализатор состоит из периферического, проводникового и центрального звеньев;
- 3) 5 — слуховая зона расположена в височной доле.

14. Назовите части цветка, обозначенные на схеме цифрами 1, 2, 3, и объясните их функции.



Ответ:

- 1) 1 — тычинки — орган полового размножения, образуют пыльцу, участвующую в опылении;
- 2) 2 — завязь пестика, участвует в половом размножении, содержит семязачаток с яйцеклеткой (женской гаметой);
- 3) 3 — чашелистики и лепестки венчика (околоцветник), служат для защиты тычинок и пестика, участвуют в привлечении насекомых (опылении).

Задания линии С3

1. В чём проявляется сходство и отличие в размножении современных птиц и пресмыкающихся? Укажите не менее 4-х признаков.

Ответ:

сходство: 1) внутреннее оплодотворение, размножение на суше яйцами;

- 2) яйца покрыты плотными защитными оболочками, с большим запасом питательных веществ;

различия: 3) птицы строят гнёзда, насиживают яйца и заботятся о потомстве, для пресмыкающихся эти процессы не характерны;

- 4) для некоторых пресмыкающихся характерно яйцеживорождение — детёныши выходят из яиц сразу после откладки, у птиц такого явления не наблюдается.

2. Что такое близорукость? В какой части глаза фокусируется изображение у близорукого человека? Чем отличаются врождённая и приобретённая формы близорукости?

Ответ:

- 1) близорукость — это заболевание органов зрения, при котором человек плохо различает удалённые предметы;

- 2) у близорукого человека изображение предметов возникает перед сетчаткой;

- 3) при врожденной близорукости изменяется форма глазного яблока (удлиняется); 4) приобретенная близорукость связана с изменением (увеличением) кривизны хрусталика.

3. *Чем отличается скелет головы человека от скелета головы человекообразных обезьян? Укажите не менее 4-х отличий.*

Ответ:

- 1) преобладание мозгового отдела черепа над лицевым;
- 2) уменьшение челюстного аппарата;
- 3) наличие подбородочного выступа на нижней челюсти;
- 4) уменьшение надбровных дуг.

4. *Какие действия следует осуществить при оказании доврачебной помощи человеку с открытым переломом костей предплечья?*

Ответ:

- 1) наложение жгута выше места травмы, не более чем на два часа, для остановки кровотечения;
- 2) обработка раны антисептиком и наложение стерильной повязки;
- 3) наложение шины для фиксации локтевого и лучезапястного суставов.

5. *По каким признакам растения семейств Лилейные и Злаки относят к классу Однодольные? Укажите не менее 4-х признаков.*

Ответ:

- 1) семя с одной семядолей;
- 2) мочковатая корневая система;
- 3) простые листья с параллельным или дуговым жилкованием;
- 4) цветок трехчленного типа с простым околоцветником.

6. *Чем отличается поперечнополосатая мышечная ткань человека от гладкой? Укажите не менее 3-х признаков.*

Ответ:

- 1) числом ядер: клетки гладкой мышечной ткани имеют 1 ядро, а поперечнополосатые волокна — многоядерные;
- 2) чередованием темных и светлых полос у поперечнополосатых мышечных волокон;
- 3) формой и длиной клеток: клетки гладкой мышечной ткани — веретеновидные, поперечнополосатая мышечная ткань в виде длинных волокон, клетки гладкой мышечной ткани гораздо короче, чем волокна поперечнополосатой ткани.

7. *Какую роль в организме человека играют митохондрии? Какая ткань — мышечная или соединительная — содержит больше митохондрий? Объясните, почему.*

Ответ:

- 1) митохондрии — органоиды клетки, в которых происходит внутриклеточное окончательное окисление (дыхание);
- 2) образуется АТФ — универсальный источник энергии в клетке;
- 3) мышечная ткань содержит больше митохондрий, так как для сокращения мышц требуется большое количество энергии.

8. *По каким признакам отличают представителей царства грибов от царства животных? Укажите не менее 4-х признаков.*

Ответ:

- 1) ведут прикрепленный образ жизни;
- 2) имеют неограниченный рост;
- 3) размножаются спорами;
- 4) отсутствуют органы и ткани, тело представлено мицелием;
- 5) всасывают воду и питательные вещества.

9. *Бычий и свиной цепни, несмотря на использование различных способов борьбы с ними, продолжают быть опасными для здоровья человека. Какие приспособления к паразитизму способствуют их сохранению как видов? Укажите не менее 3-х приспособлений.*

Ответ:

- 1) прочное удержание в организме хозяина при помощи присосок, крючочков;
- 2) высокая плодовитость: каждый отрывающийся и выходящий наружу членик содержит множество оплодотворенных яиц;
- 3) развитие со сменой хозяев, не приводящее к их быстрой гибели.

10. *Как осуществляется нейрогуморальная регуляция отделения желудочного сока в организме человека? Ответ поясните.*

Ответ:

- 1) нервная регуляция осуществляется при непосредственном раздражении рецепторов ротовой полости и желудка (безусловно-рефлекторная);

- 2) нервная регуляция осуществляется при раздражении рецепторов зрительного, слухового, обонятельного анализаторов (условно-рефлекторная);
- 3) гуморальная регуляция: продукты расщепления органических веществ, образующиеся в желудке, всасываются в кровь и через кровь воздействуют на железы желудка.

11. *Какие функции в организме человека и животного выполняет печень? Укажите не менее 4-х функций.*

Ответ:

- 1) вырабатывает желчь, участвующую в пищеварении;
- 2) обеззараживает ядовитые вещества, которые образуются в организме или поступают с пищей;
- 3) в клетках печени синтезируется и запасается гликоген;
- 4) является местом разрушения эритроцитов, выполняет функцию депо крови.

12. *В одну каплю воды поместили инфузорию, а другую оставили чистой; капли соединили. В каплю с инфузориями поместили кристалл соли. Как изменится поведение инфузорий? Можно ли наблюдаемую реакцию назвать рефлексом? Объясните свой ответ.*

Ответ:

- 1) инфузории переплывут в каплю с чистой водой, так как соль вызывает их обезвоживание;
- 2) подобную реакцию назвать рефлексом нельзя, так как инфузории не имеют нервной системы;
- 3) эта реакция является примером раздражимости (конкретнее — отрицательного хемотаксиса).

13. *Какую роль в жизни земноводных играет слизь, выделяемая кожными железами? Укажите не менее 4-х функций.*

Ответ:

- 1) обеспечивает газообмен через кожу;
- 2) предохраняет кожу от иссушения;
- 3) выполняет защитную функцию, выделяя специальные вещества (бактерицидные, ядовитые);
- 4) уменьшает трение при плавании.

14. Чем отличается семя сосны от споры папоротника и в чём их сходство?

Ответ:

- 1) семя, в отличие от одноклеточной споры, многоклеточное образование, состоящее из зародыша и запаса питательных веществ;
- 2) спора имеет гаплоидный набор хромосом и даёт начало гаметофиту (заростку), а зародыш семени диплоидный и даст начало спорофиту (взрослому растению);
- 3) семя, как и спора, обеспечивает размножение и расселение растений.

Задания линии С4

1. Объясните, почему географическая изоляция популяций может привести к образованию новых видов.

Ответ:

- 1) в изолированных популяциях накапливаются новые мутации и изменяется генофонд;
- 2) в результате естественного отбора сохраняются особи с новыми признаками;
- 3) прекращается скрещивание между особями популяций, что приводит к репродуктивной изоляции и образованию нового вида.

2. Как происходит экологическое видообразование в природе?

Ответ:

- 1) популяции одного вида оказываются в разных условиях, но в пределах прежнего ареала;
- 2) естественным отбором сохраняются особи с мутациями, полезными для жизни в определённых экологических условиях;
- 3) из поколения в поколение генный состав особей популяции сильно изменяется, в результате чего особи разных популяций одного вида перестают скрещиваться между собой, становятся новыми видами.

3. Чем характеризуется биологический прогресс у цветковых растений? Укажите не менее 3-х признаков.

Ответ:

- 1) большим разнообразием популяций и видов;

- 2) широким расселением на земном шаре;
- 3) приспособленностью к жизни в разных экологических условиях.

4. *Что служит основой устойчивости экосистем? Укажите не менее 3-х причин их устойчивости.*

Ответ:

- 1) разнообразие видов растений, животных и других организмов;
- 2) разветвленные цепи (сети) питания, наличие нескольких трофических уровней;
- 3) сбалансированный круговорот веществ.

5. *К каким изменениям в экосистеме луга может привести сокращение численности насекомых-опылителей?*

Ответ:

- 1) сокращению численности насекомоопыляемых растений;
- 2) сокращению численности растительноядных животных;
- 3) сокращению численности насекомоядных животных.

6. *Один из ароморфозов у насекомых — появление трахейного дыхания. Каково строение трахей и их значение в жизни насекомых?*

Ответ:

- 1) трахеи — система разветвлённых трубочек, пронизывающих тело насекомого, начинаются дыхальцами;
- 2) кислород из воздуха быстро поступает по трахеям непосредственно к тканям и органам;
- 3) это обеспечивает интенсивный обмен веществ и снабжение организма энергией.

7. *Скорость фотосинтеза зависит от лимитирующих (ограничивающих) факторов, среди которых выделяют свет, концентрацию углекислого газа, температуру. Почему эти факторы являются лимитирующими для реакций фотосинтеза?*

Ответ:

- 1) свет — источник энергии для световых реакций фотосинтеза, при его недостатке интенсивность фотосинтеза снижается;
- 2) углекислый газ необходим для синтеза глюкозы, при его недостатке снижается интенсивность фотосинтеза;

3) все реакции фотосинтеза осуществляются при участии ферментов, активность которых зависит от температуры.

8. В биогеоценозе леса провели обработку деревьев ядохимикатами для уничтожения комаров и мошек. Укажите не менее 3-х последствий воздействия этого мероприятия на биогеоценоз леса.

Ответ:

- 1) сократилась численность не только кровососущих насекомых, но и насекомых — опылителей растений;
- 2) уничтожение насекомых вызвало снижение численности насекомоядных птиц;
- 3) произошло загрязнение ядохимикатами организмов разных звеньев цепей питания биогеоценоза.

9. Среди палеонтологических доказательств эволюции важную роль играет обнаружение остатков переходных форм и палеонтологических рядов. В чём состоит сущность этих доказательств. Приведите их примеры.

Ответ:

- 1) переходными формами называют палеонтологические находки, которые несут в себе черты организации, свидетельствующие о совмещении в данном организме признаков древней исходной и молодой новой групп организмов;
- 2) переходная форма между пресмыкающимися и млекопитающими — зверозубая рептилия, между пресмыкающимися и птицами — археоптерикс и др.;
- 3) палеонтологические ряды демонстрируют ископаемые формы, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие постепенный ход эволюционного процесса;
- 4) палеонтологические эволюционные ряды построены для лошадей, слонов, моллюсков.

10. Объясните, почему в озере Байкал обитает много видов животных, не встречающихся в других водоёмах.

Ответ:

- 1) озеро Байкал обособилось от других водоёмов очень давно, и его обитатели оказались изолированными на протяжении многих поколений;
- 2) в результате мутаций и естественного отбора изменился генофонд исходных организмов, что привело к возникновению новых специфических видов;
- 3) в результате изоляции сохранились исходные древние виды.

11. Объясните, почему биологический регресс часто ведёт к вымиранию видов.

Ответ:

- 1) при биологическом регрессе резко сокращается численность вида;
- 2) резко сокращается размер ареала;
- 3) уменьшение численности и сокращение ареала приводит к близкородственному скрещиванию, проявлению вредных мутаций, понижению уровня приспособленности, нарушению воспроизводства и гибели организмов.

12. В природе осуществляется круговорот кислорода. Какую роль играют в этом процессе живые организмы?

Ответ:

- 1) кислород образуется в растениях в процессе фотосинтеза и выделяется в атмосферу;
- 2) в процессе дыхания кислород используется организмами, в их клетках происходят окислительно-восстановительные процессы энергетического обмена с образованием воды и углекислого газа;
- 3) бактерии-хемосинтетики используют кислород для окисления неорганических веществ с образованием АТФ.

13. Объясните, как в биосфере осуществляется круговорот углерода.

Ответ:

- 1) углекислый газ в процессе фотосинтеза преобразуется в органические вещества, которые запасаются в растении;
- 2) эти вещества используют гетеротрофные организмы в цепях питания;
- 3) при дыхании все организмы выделяют в атмосферу углекислый газ, который поглощается растениями.

14. Какие изменения в строении тела позволили позвоночным животным освоить наземно-воздушную среду обитания? Укажите не менее 4-х признаков.

Ответ:

- 1) ороговевшие покровы препятствовали испарению;
- 2) органы дыхания — лёгкие, усваивали кислород из атмосферного воздуха;

- 3) прочный скелет и пятипалые (рычажные) конечности способствовали движению по твёрдой поверхности;
- 4) веки и секреты желез защитили роговицу глаз от высыхания.

Задания линии С5

1. В молекуле ДНК находится 1400 нуклеотидов с тиминном, что составляет 5% от их общего числа. Определите, сколько нуклеотидов с гуанином (Г), цитозином (Ц), аденином (А) содержится в отдельности в молекуле ДНК, и объясните полученные результаты.

Ответ:

- 1) аденин (А) комплементарен тимину (Т) и составляет 1400, их сумма (А+Т) — 2800 нуклеотидов;
 - 2) общее число нуклеотидов с аденином и тиминном составляет 10%, а гуанина и цитозина — 90%;
 - 3) сумма нуклеотидов с гуанином (Г) и цитозином (Ц) равна 25200 нуклеотидов, так как нуклеотиды с гуанином и цитозином комплементарны, их количество в отдельности составляет по 12600.
2. Информационная часть иРНК содержит 120 нуклеотидов. Определите число аминокислот, входящих в кодируемый ею белок, число молекул тРНК, участвующих в процессе биосинтеза этого белка, число триплетов в участке гена, кодирующих первичную структуру этого белка (следует учитывать, что одна тРНК доставляет к рибосоме одну аминокислоту). Объясните полученные результаты.

Ответ:

- 1) аминокислоту кодирует триплет нуклеотидов, следовательно, белок содержит $120:3 = 40$ аминокислот;
 - 2) поскольку тРНК транспортирует одну аминокислоту, для трансляции понадобилось 40 тРНК;
 - 3) иРНК является копией гена, кодирующего данный белок, поэтому ген содержит $120:3 = 40$ триплетов.
3. Участок молекулы ДНК, кодирующей последовательность аминокислот в белке, имеет следующий состав: Г-А-Т-Г-А-А-Т-А-Г-Т-Г-Ц-Т-Т-Ц. Объясните, к каким последствиям может привести случайное добавление нуклеотида гуанина (Г) между седьмым и восьмым нуклеотидами.

Ответ:

- 1) произойдёт генная мутация — могут измениться коды третьей и последующих аминокислот;
- 2) может измениться первичная структура белка;
- 3) мутация может привести к появлению нового признака у организма.

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

Ответ:

- 1) генетический код ДНК триплетен, поэтому участок гена ДНК, кодирующий полипептид из 20 аминокислот, содержит $20 \times 3 = 60$ нуклеотидов;
 - 2) информационная часть иРНК содержит 20 кодонов;
 - 3) для биосинтеза данного полипептида понадобится 20 молекул тРНК.
5. Известно, что все виды РНК синтезируются на ДНК-матрице. Фрагмент молекулы ДНК, на которой синтезируется участок центральной петли тРНК, имеет следующую последовательность нуклеотидов: ЦГТТГГГЦТАГГЦТТ. Установите нуклеотидную последовательность участка тРНК, который синтезируется на данном фрагменте, и аминокислоту, которую будет переносить эта тРНК в процессе биосинтеза белка, если третий триплет соответствует антикодону тРНК. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода.

Ответ:

- 1) нуклеотидная последовательность участка тРНК ГЦААЦ-ЦЦГАУЦЦГАА;
 - 2) нуклеотидная последовательность антикодона ЦГА (третий триплет) соответствует кодону на иРНК ГЦУ;
 - 3) по таблице генетического кода этому кодону соответствует аминокислота АЛА, которую будет переносить данная тРНК.
6. В последовательности одной из исходных цепей ДНК АГ-ЦАГГТАА произошла мутация — выпадение второго нукле-

отида в третьем триплете. Используя таблицу генетического кода, определите исходную аминокислотную последовательность. Изменится ли первичная структура исходного полипептида? Ответ поясните. К какому виду мутаций относится данное изменение?

Ответ:

- 1) последовательность нуклеотидов на иРНК — УЦГУЦ-ЦАУУ, последовательность аминокислот в исходной цепи: Сер-Сер-Иле;
- 2) в случае мутации произойдет укорочение участка полипептидной цепи на одну аминокислоту — Иле, далее может измениться вся аминокислотная последовательность белка;
- 3) генная (точечная) мутация.

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

Ответ:

- 1) при гликолизе одна молекула глюкозы расщепляется с образованием 2-х молекул пировиноградной кислоты (ПВК), следовательно, гликолизу подверглось: $42 : 2 = 21$ молекула глюкозы;
- 2) при полном окислении одной молекулы глюкозы (бескислородный и кислородный этапы) образуется 38 молекул АТФ;
- 3) при окислении 21 молекулы образуется: $21 \times 38 = 798$ молекул АТФ.

8. Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет около 6×10^{-9} мг. Определите, чему равна масса всех молекул ДНК в ядре при овогенезе перед началом мейоза, в анафазе мейоза I и мейоза II. Объясните полученные результаты.

Ответ:

- 1) перед началом деления в процессе репликации число ДНК удваивается и общая масса ДНК равна $2 \times 6 \times 10^{-9} = 12 \times 10^{-9}$ мг;
- 2) в анафазе мейоза I масса ДНК не изменяется и равна 12×10^{-9} мг, так как все хромосомы находятся в одной клетке;
- 3) перед началом мейоза II клетка содержит уже гаплоидный набор хромосом, но каждая хромосома состоит из двух мо-

лекул ДНК (сестринских хроматид), поэтому в анафазе мейоза II масса ДНК равна $12 \times 10^{-9} : 2 = 6 \times 10^{-9}$ мг.

9. В соматических клетках дрозофилы содержится 8 хромосом. Какое число хромосом и молекул ДНК содержится в ядре при гаметогенезе перед началом мейоза, в профазе мейоза I и мейоза II? Объясните полученные результаты.

Ответ:

- 1) перед началом деления молекулы ДНК удваиваются — 16, но количество хромосом не меняется — 8, так как каждая хромосома состоит из двух хроматид;
- 2) в профазе мейоза I число хромосом 8, молекул ДНК — 16, так как все хромосомы находятся в одной клетке;
- 3) в профазе мейоза II после редукционного деления мейоза I число хромосом 4, молекул ДНК — 8, каждая хромосома состоит из двух молекул ДНК (сестринских хроматид).

10. Какую длину имеет участок молекулы ДНК, в котором закодирована первичная структура инсулина, если молекула инсулина содержит 51 аминокислоту, а один нуклеотид занимает 0,34 нм в цепи ДНК? Какое число молекул тРНК необходимо для переноса этого количества аминокислот к месту синтеза? (Следует учитывать, что одна тРНК доставляет к рибосоме одну аминокислоту.) Ответ поясните.

Ответ:

- 1) для кодирования одной аминокислоты необходимо 3 нуклеотида, соответственно для 51 аминокислоты — 153 нуклеотида;
- 2) участок ДНК из 153 нуклеотидов имеет длину 52 нм ($0,34 \times 153$);
- 3) в синтезе участвует 51 молекула тРНК, одна тРНК переносит одну аминокислоту.

11. В результате мутации в фрагменте молекулы белка человека произошла замена аминокислоты глицина (Гли) на аспарагиновую кислоту (Асп). Определите аминокислотный состав фрагментов молекулы белка больного и здорового человека, возможный фрагмент иРНК больного человека, если в норме этому фрагменту белка соответствует следующий фрагмент иРНК: УУУУЦУУУАЦААГГУЦАУАЦУ.

Ответ:

- 1) в норме у здоровых людей фрагмент белка имеет следующий состав аминокислот: Фен-Сер-Лей-Глн-Гли-Гис-Тре;
- 2) больной человек имел следующий состав аминокислот: Фен-Сер-Лей-Глн-Асп-Гис-Тре;
- 3) фрагменты иРНК больных людей: УУУУЦУУУАЦААГА-УЦАУАЦУ; УУУУЦУУУАЦААГАЦЦАУАЦУ.

12. *Последовательность нуклеотидов в фрагменте иРНК следующая: УУЦУУАЦЦЦАУЦГЦААЦГГУ. Определите аминокислоты, информация о последовательности которых записана в иРНК, антикодоны тРНК, фрагмент гена, кодирующего данный участок молекулы белка.*

Ответ:

- 1) указанные триплеты нуклеотидов кодируют и определяют последовательность следующих аминокислот: Фен-Лей-Про-Гис-Арг-Асп-Гли;
- 2) антикодоны тРНК: ААГ; ААУ; ГГГ; ГУА; ГЦГ; УУГ; ЦЦА;
- 3) последовательность триплетов в фрагменте гена: ААГА-АТГГГТАГЦГТТГ ЦЦА.

13. *Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет около 6×10^{-9} мг. Определите, чему равна масса всех молекул ДНК в ядре при овогенезе перед началом деления, в конце телофазы мейоза I и мейоза II. Объясните полученные результаты.*

Ответ:

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

14. *Участок РНК вируса (РНК-содержащий вирус) имеет следующий состав нуклеотидов: ААУГГУЦАЦУУУГУА. На его РНК с помощью фермента обратной транскриптазы синтезируется молекула ДНК. Какая цепь ДНК получится в резуль-*

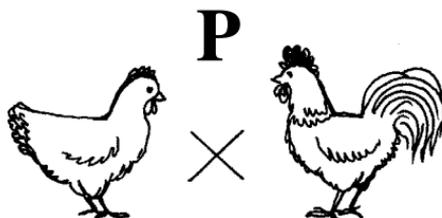
тате обратной транскрипции? Какие аминокислоты закодированы этой последовательностью нуклеотидов РНК? Какие антикодоны должны содержать тРНК, используемые для транспорта этих аминокислот? Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода.

Ответ:

- 1) цепь ДНК: ТТАЦАГТГАААЦАТ;
- 2) последовательность аминокислот: Асп-Гли-Гис-Фен-Вал;
- 3) антикодоны тРНК: УУА, ЦЦА, ГУГ, ААА, ЦАУ.

Задания линии С6

1. У кур простой (листовидный) гребень (r) рецессивен по отношению к розовидному (R), оперённые ноги (A) доминируют над голыми (a). Гены не сцеплены. Кур с листовидным гребнем и голыми ногами скрестили с дигетерозиготным петухом, имеющим розовидный гребень и оперённые ноги. Составьте схему решения задачи. Определите генотип родителей, генотип и фенотип гибридов первого поколения, число потомков с фенотипом матери (в %).



Ответ:

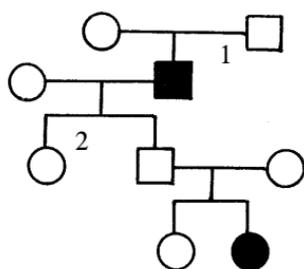
- 1) Р: самка $ггаа$ (гаметы $га$) \times самец $RgAa$ (гаметы RA, Ra, rA, ra);
 - 2) F_1 : 1 $ггаа$ (листовидный гребень, голые ноги), 1 $RgAa$ (розовидный гребень, оперённые ноги), 1 $Rгаа$ (розовидный гребень, голые ноги), 1 $ггAа$ (листовидный гребень, оперённые ноги);
 - 3) 25% потомства имеют фенотип матери (листовидный гребень и неоперенные ноги — 1 $ггаа$).
2. Женщина-дальтоник вышла замуж за мужчину с нормальным зрением. Составьте схему решения задачи. Определит

те генотипы родителей и возможного потомства, вероятность рождения детей-дальтоников (в %). Ген дальтонизма — d — рецессивный, находится в X -хромосоме.

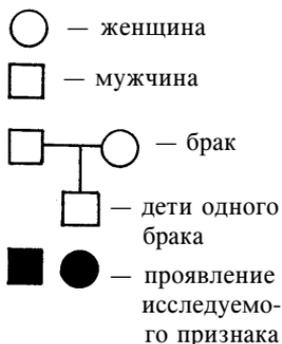
Ответ:

- 1) генотипы родителей: мать — X^dX^d (гаметы X^d); отец — X^DY (гаметы X^D , Y);
- 2) генотипы потомства: мальчики — X^dY , девочки — X^DX^d ;
- 3) вероятность рождения детей-дальтоников — 50% от всех детей.

3. По изображённой на рисунке родословной установите характер проявления признака (доминантный или рецессивный), обозначенного черным цветом. Определите генотипы детей первого (1) и второго (2) поколений.



Условные обозначения:



Ответ:

- 1) признак рецессивный;
 - 2) генотип первого поколения: сын — aa ;
 - 3) генотипы детей второго поколения: дочь и сын гетерозиготы — Aa , признак не проявился.
4. Чёрный хохлатый петух скрещен с такой же курицей. От них получены 20 цыплят: 10 чёрных хохлатых, 5 бурых хохлатых, 3 чёрных без хохла и 2 бурых без хохла. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомков. Объясните появление четырёх фенотипических групп с точки зрения цитологических основ скрещивания. Доминантные признаки — черное оперение (A), хохлатость (B).

Ответ:

- 1) генотипы родителей (P): курица AaBb (гаметы AB, Ab, aB, ab) × петух AaBb (гаметы AB, Ab, aB, ab);
- 2) четыре группы по фенотипу и генотипы потомков (F₁):
 A_B_ — 10 — чёрных хохлатых; aaB_ — 5 — бурых хохлатых; A_bb — 3 — чёрных без хохла; aabb — 2 — бурых без хохла;
- 3) гены окраски оперения и хохлатости расположены в разных хромосомах, при мейозе эти хромосомы расходятся в разные гаметы независимо друг от друга, что приводит к появлению четырёх типов гамет.

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

Ответ:

- 1) генотипы родителей:
 самка AaBb (гаметы AB, ab, Ab, aB), самец aabb (гаметы ab);
 - 2) генотипы потомства: AaBb — серое тело, нормальные крылья, aabb — черное тело, укороченные крылья, Aabb — серое тело, укороченные крылья, aaBb — черное тело, нормальные крылья;
 - 3) так как гены сцеплены, то у самки должно образоваться два типа гамет AB, ab, а у самца — один тип гамет ab. Появление в потомстве других генотипов объясняется кроссинговером при образовании половых клеток у самки и образованием дополнительно гамет Ab, aB.
6. Скрестили самцов мух дрозофил с серым телом и нормальными крыльями с самками с чёрным телом и укороченными крыльями. В первом поколении все особи были единообразными с серым телом и нормальными крыльями. При скрещивании полученных гибридов между собой появилось 75% особей с серым телом и нормальными крыльями и 25% с чёр-

ным телом и укороченными крыльями. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомства F_1 и F_2 . Объясните характер наследования признаков.

Ответ:

- 1) генотипы родителей ААВВ (гаметы АВ), ааbb (гаметы ab),
- 2) генотипы потомства F_1 : АаВb серое тело нормальные крылья (гаметы АВ, ab); гены окраски тела и длины крыльев наследуются сцепленно;
- 3) генотипы потомства F_2 : 3 серое тело, нормальные крылья (ААВВ, АаВb) : 1 чёрное тело, укороченные крылья (ааbb).

7. При скрещивании двух растений львиного зева, одно из которых было с нормальными по форме красными цветками, а другое — с видоизменёнными по форме белыми цветками, в потомстве все растения оказались с нормальными розовыми цветками. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, генотипы и фенотипы потомства в F_1 и F_2 , если гены не сцеплены.

Ответ:

- 1) генотипы родителей: нормальные по форме красные цветки — ААВВ (гаметы АВ) × видоизменённые по форме белые цветки — ааbb (гаметы ab);
- 2) генотипы и фенотипы потомков в F_1 : АаВb — нормальные розовые цветки (гаметы АВ, Ab, aB, ab);
- 3) генотипы и фенотипы потомков в F_2 :
 - ААВВ — нормальные по форме красные цветки (1/16)
 - ААВb — нормальные по форме розовые цветки (2/16)
 - АаВВ — нормальные по форме красные цветки (2/16)
 - АаВb — нормальные по форме розовые цветки (4/16)
 - ААbb — нормальные по форме белые цветки (1/16)
 - Ааbb — нормальные по форме белые цветки (2/16)
 - aaВВ — видоизменённые по форме красные цветки (1/16)
 - aaВb — видоизменённые по форме розовые цветки (2/16)
 - ааbb — видоизменённые по форме белые цветки (1/16).

8. У человека свободная мочка уха (А) доминирует над несвободной, а подбородок с треугольной ямкой (В) — над гладким. Девушка с гладким подбородком и свободной мочкой уха, у которой мать имела несвободную мочку уха, выходит замуж за мужчину с таким же фенотипом. Составьте схему решения задачи. Определите возможные генотипы родителей и генотипы и фенотипы потомства. Обоснуйте

их. Какова вероятность появления детей со свободной мочкой уха и треугольной ямкой на подбородке в этой семье?

Ответ:

- 1) женщина — Aabb (гаметы Ab, ab) — гетерозиготна по первому признаку, так как её мать гомозиготна по рецессивному гену (aa) — несвободная мочка уха. Мужчина с фенотипом «свободная мочка уха, гладкий подбородок» может иметь генотип Aabb (гаметы Ab, ab) или AAbb (гаметы Ab);
- 2) генотипы и фенотипы потомков в F₁, если Aabb x Aabb:
1 AAbb : 2 Aabb (3 — свободная мочка уха, гладкий подбородок) : 1 aabb (4 — несвободная мочка уха, гладкий подбородок);
- 3) генотипы и фенотипы потомков в F₁, если Aabb x AAbb:
1 Aabb : 1 AAbb (2 — свободная мочка уха, гладкий подбородок).
В этой семье не может быть детей со свободной мочкой уха и треугольной ямкой на подбородке (A_B_).

9. У человека ген гемофилии (h) является рецессивным и находится в X-хромосоме. Мать и отец здоровы. Ребенок болен. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, генотип больного ребёнка и вероятность рождения здоровых детей у данной семейной пары. Объясните полученные результаты.

Ответ:

- 1) генотипы родителей: мать X^HX^h (гаметы X^H, X^h), отец — X^HY (гаметы X^H, Y); мать является носителем гена гемофилии, она гетерозиготна;
- 2) генотип больного ребёнка ♂X^hY (больной ребенок только мальчик, так как он наследует от матери X-хромосому с аномальным геном);
- 3) вероятность рождения здоровых детей — 3:1, 75% (♀X^HX^H; ♀X^HX^h; ♂X^HY).

10. У мухи-дрозофилы доминантные гены серой окраски (A) и нормальной длины крыльев (B) сцеплены друг с другом и находятся в одной хромосоме, рецессивные гены чёрной окраски (a) и редуцированных крыльев (b) — в гомологичной ей. При скрещивании особей серой окраски и нормальной длины крыльев с особями — обладателями рецессивных признаков было получено потомство, из которого большинство особей были похожи на двух родителей, но встреча-

лись (приблизительно в одинаковом количестве) особи чёрного цвета с нормальной длиной крыльев и особи серой окраски с редуцированными крыльями. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомства, дайте обоснование появлению двух групп особей с отличающимися от родителей признаками.

Ответ:

- 1) генотипы родителей: AaBb (гаметы: AB, Ab, aB, ab) и aabb (гаметы ab);
- 2) генотипы потомства: AaBb (серые с нормальной длиной крыльев), aabb (чёрные с редуцированными крыльями), Aabb (серые с редуцированными крыльями), aaBb (чёрные с нормальными крыльями);
- 3) появление двух групп особей с отличными от родителей признаками связано с кроссинговером, который приводит к образованию четырёх типов гамет у родительского организма с доминантными признаками.

11. При скрещивании низкорослых (карликовых) растений томата с ребристыми плодами с растениями нормальной высоты стебля и гладкими плодами в потомстве были получены две фенотипические группы томатов: карликовые растения с гладкими плодами и растения с нормальной высотой стебля и гладкими плодами. В другом случае — при скрещивании растений томата с такими же фенотипами (низкорослые с ребристыми плодами и растение с нормальной высотой стебля и гладкими плодами) — потомство имело нормальную высоту стебля и ребристые плоды и нормальную высоту стебля и гладкие плоды. Составьте схему решения задачи. Определите доминантные и рецессивные признаки, генотипы всех родительских растений томата и их потомства.

Ответ:

- 1) доминантные гены: А — нормальная высота стебля, В — гладкая форма плодов; рецессивные гены: а — низкорослость (карликовость), b — ребристая форма плодов;
- 2) генотипы родителей 1 (в первом случае): aabb (низкорослые растения с ребристыми плодами), AaBB (нормальная высота стебля и гладкие плоды), потомство aaBb и AaBb;
- 3) генотипы родителей 2 (во втором случае): aabb (низкорослые растения томатов с ребристыми плодами), AABb (нормальная высота стебля и гладкие плоды), потомство AaBb и Aabb.

12. При скрещивании двух пород крупного рогатого скота — чёрных комолых и красных рогатых, родились гибриды — чёрные комолые. Какого потомства и в каком соотношении можно ожидать от скрещивания этих гибридов с красными рогатыми? Составьте схему решения задачи. Определите тип скрещивания, генотипы родителей и потомства в F_1 и F_2 .

Ответ:

- 1) дигибридное анализирующее скрещивание с независимым наследованием признаков;
 - 2) генотипы родителей: чёрные комолые — AABV (гаметы AV), красные рогатые — aabb (гаметы ab);
 - 3) генотипы потомков в F_1 : чёрные комолые AaBb (гаметы AV, Ab, aB, ab);
 - 4) генотипы потомков в F_2 : 1 — AaBb (чёрные комолые): 1 — Aabb (чёрные рогатые): 1 — aaBb (красные комолые): 1 — aabb (красные рогатые).
13. Известно, что хорья Гентингтона (A) — заболевание, проявляющееся после 35-40 лет и сопровождающееся прогрессирующим нарушением функций головного мозга, — и положительный резус-фактор (B) наследуются как несцепленные аутосомно-доминантные признаки. Отец является дигетерозиготным по этим генам, а мать имеет отрицательный резус и здорова. Составьте схему решения задачи и определите генотипы родителей, возможного потомства и вероятность рождения здоровых детей с отрицательным резусом.

Ответ:

- 1) генотипы родителей: отец — AaBb (гаметы: AV, Ab, aB, ab), мать — aabb (гаметы: ab);
 - 2) генотипы потомства: AaBb, aabb, Aabb, aaBb;
 - 3) 25% потомства с генотипом aabb — резус-отрицательны и здоровы.
14. У человека ген вьющихся волос (A) доминирует над геном гладких волос, а глухота является рецессивным признаком (b). Обе пары генов находятся в разных хромосомах. В семье, где родители хорошо слышали и имели один гладкие волосы, а другой вьющиеся, родился глухой ребенок с гладкими волосами. Их второй ребенок хорошо слышал и имел вьющиеся волосы. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, их родившихся детей и ве-

роятность дальнейшего появления глухих детей с гладкими волосами в семье.

Ответ:

- 1) генотипы родителей: $aaBb$ (гаметы aB , ab), $AaBb$ (гаметы AB , Ab , aB , ab);
- 2) ребенок с нормальным слухом и вьющимися волосами — $AaBB$ или $AaBb$, ребенок глухой с гладкими волосами — $aabb$;
- 3) возможные генотипы детей: $AaBB$, $2AaBb$, $aaBB$, $2aaBb$, $Aabb$, $aabb$;
вероятность появления глухих детей с гладкими волосами — 12,5%.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
-------------------	---

Раздел I ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ

<i>Глава 1. БИОЛОГИЯ — НАУКА О ЖИВОЙ ПРИРОДЕ</i>	6
1.1. Биология как наука, ее достижения и методы исследования	6
1.2. Основные уровни организации живой природы	8
1.3. Признаки и свойства живого	9
<i>Контрольные вопросы</i>	11
<i>Глава 2. КЛЕТКА КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА</i>	12
2.1. Клетка — структурно-функциональная единица живого	12
2.2. Химическая организация клетки	14
2.2.1. Неорганические вещества: вода и минеральные соли	15
2.2.2. Органические вещества: углеводы, липиды, белки, нуклеиновые кислоты, АТФ	16
2.3. Клеточное строение	33
2.3.1. Строение и функции цитоплазматической мембраны	33
2.3.2. Строение и роль цитоплазмы и органоидов в жизнедеятельности клетки	37
2.3.3. Структуры, свойственные растительным клеткам	43
2.3.4. Строение и функции ядра. Хромосомы, гены	48

2.4. Многообразие клеток: прокариотические и эукариотические, соматические и половые. Особенности строения прокариотической клетки	53
2.5. Метаболизм: пластический и энергетический обмен	56
2.5.1. Реакции матричного синтеза. Биосинтез белка	57
2.5.2. Типы питания организмов. Фотосинтез	63
2.5.3. Хемосинтез	67
2.5.4. Этапы энергетического обмена. Клеточное дыхание	69
2.6. Жизненный цикл клетки. Митоз	74
2.7. Развитие половых клеток. Мейоз	79
<i>Контрольные вопросы</i>	88
 <i>Глава 3. ОРГАНИЗМ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА</i>	90
3.1. Многообразие организмов. Организм как целостная биологическая система	90
3.2. Ткани, органы и системы органов	91
3.2.1. Ткани и органы растений	93
Органы высших растений	97
Корень	97
Стебель	100
Лист	104
Цветок	109
3.2.2. Ткани и органы животных	115
Эпителиальная ткань	115
Ткани внутренней среды	118
Мышечная ткань	120
Нервная ткань	121
3.3. Размножение и индивидуальное развитие организмов	125
3.3.1. Бесполое размножение	125
3.3.2. Половое размножение	127
Развитие половых клеток и оплодотворение у цветковых растений	129
Оплодотворение у животных	131
3.3.3. Онтогенез. Эмбриональное и постэмбриональное развитие организмов	133

3.4. Генетика — наука о наследственности и изменчивости,	
ее методы и задачи	139
3.4.1. Хромосомная теория наследственности	141
3.4.2. Законы наследственности	141
Моногибридное скрещивание	141
Промежуточное наследование	143
Анализирующее скрещивание	143
Дигибридное скрещивание	144
Закон сцепления генов	146
Нарушение сцепления	148
Взаимодействие генов	149
3.4.3. Генетика пола	152
Наследование признаков, сцепленных с полом	153
3.4.4. Закономерности изменчивости	155
Ненаследственная (модификационная) изменчивость	156
Мутационная изменчивость	157
3.5. Селекция, ее методы и задачи	162
Этапы селекционной работы	162
3.5.1. Биотехнология, клеточная и генная инженерия	166
Контрольные вопросы	169
<i>Глава 4. МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЗМОВ, ОСОБЕННОСТИ</i>	
<i> ИХ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ</i>	<i>170</i>
4.1. Систематика, ее предмет и задачи	170
4.2. Организмы разных царств живой природы	171
4.2.1. Вирусы — неклеточные формы жизни	171
4.2.2. Царство Дробянки	176
Подцарство Бактерии	176
Подцарство Синезеленые водоросли	179
4.2.3. Царство Грибы	180
4.2.4. Царство Растения	183
Гаметогенез и развитие растений	185
Группа отделов Водоросли	188
Отдел Лишайники	190
Высшие растения — споровые	191

Отдел Моховидные	192
Отдел Плауновидные	193
Отдел Хвощевидные	194
Отдел Папоротниковидные	196
Высшие растения — семенные	198
Отдел Голосеменные	198
Отдел Покрытосеменные (Цветковые)	201
Классы Цветковых растений	201
<i>Класс Двудольные растения</i>	204
<i>Класс Однодольные растения</i>	207
4.2.5. Царство Животные	208
Беспозвоночные животные	212
Подцарство одноклеточные (простейшие)	212
Подцарство многоклеточные	214
Тип Кишечнополостные	214
Тип Плоские черви	216
Тип Круглые, или Первичнополостные, черви	218
Тип Кольчатые черви	220
Тип Моллюски	222
Тип Членистоногие	224
<i>Класс Ракообразные</i>	225
<i>Класс Паукообразные</i>	226
<i>Класс Насекомые</i>	228
Позвоночные животные	236
Тип Хордовые	236
Подтип Бесчерепные	237
<i>Класс Ланцетники</i>	237
Подтип Позвоночные, или Черепные	238
<i>Классы Хрящевые и Костные рыбы</i>	238
<i>Класс Земноводные</i>	242
<i>Класс Пресмыкающиеся</i>	246
<i>Класс Птицы</i>	249
<i>Класс Млекопитающие, или Звери</i>	254
<i>Контрольные вопросы</i>	262

<i>Глава 5. ЧЕЛОВЕК И ЕГО ЗДОРОВЬЕ</i>	264
5.1. Опорно-двигательная система	264
5.2. Внутренняя среда организма. Кровь	272
5.2.1. Иммуитет	279
5.2.2. Система органов кровообращения	282
5.3. Дыхательная система	290
5.4. Пищеварительная система	296
5.4.1. Обмен веществ и энергии в организме человека. Роль витаминов и ферментов	304
5.5. Выделительная система	308
5.6. Система органов кожи	312
5.7. Половая система	315
5.8. Эндокринная система	318
5.8.1. Биоритмы. Нейрогуморальная регуляция процессов жизнедеятельности в организме человека	324
5.9. Нервная система	327
5.9.1. Спинной и головной мозг	333
5.9.2. Особенности высшей нервной деятельности	343
5.9.3. Вегетативная нервная система	347
5.9.4. Органы чувств. Анализаторы	349
<i>Контрольные вопросы</i>	357
 <i>Глава 6. НАДОРГАНИЗМЕННЫЕ СИСТЕМЫ. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА</i>	 358
6.1. Развитие биологии в додарвиновский период	358
6.2. Теория эволюции Ч. Дарвина. Движущие силы эволюции	361
6.3. Относительная приспособленность (целесообразность) организмов	367
6.4. Популяционно-видовой уровень организации живой природы	368
6.5. Синтетическая теория эволюции. Видообразование	369
6.5.1. Микроэволюция	372
6.5.2. Макроэволюция	377
6.6. Доказательства и результаты эволюции органического мира	380
6.7. Гипотезы возникновения жизни на Земле. Эволюция органического мира	384

6.7.1. Развитие органического мира	389
6.8. Происхождение человека. Антропогенез	393
<i>Контрольные вопросы</i>	398
Глава 7. ЭКОСИСТЕМЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ	400
7.1. Экология как наука	400
7.2. Среда обитания организмов. Факторы среды	400
Адаптация организмов к факторам среды	402
Общие закономерности действия факторов среды на организмы	402
7.2.1. Абиотические факторы	404
7.2.2. Среды жизни и адаптация организмов	411
7.2.3. Биотические факторы	413
7.3. Популяции. Численность популяций и их регуляция	417
7.4. Экосистемы. Продуценты, консументы, редуценты	424
7.5. Цепи и сети питания. Правила экологической пирамиды	427
7.6. Развитие и смена экосистем	432
7.7. Агроэкосистемы (агроценозы)	434
7.8. Биосфера — глобальная экосистема	435
Круговорот веществ и превращение энергии в экосистемах и биосфере	439
Ноосфера	440
7.9. Глобальные изменения в биосфере. Охрана природы	440
<i>Контрольные вопросы</i>	443

Раздел II

МАТЕРИАЛЫ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ ПО ПОДГОТОВКЕ К ЕГЭ

Глава 1. СТРУКТУРА ЭКЗАМЕНАЦИОННОЙ РАБОТЫ ЕГЭ ПО БИОЛОГИИ	446
1.1. Общая характеристика и содержание контрольных измерительных материалов ЕГЭ по биологии	446

1. Примерные типы заданий части «А»	450
2. Примерные типы заданий части «В»	453
3. Примерные типы заданий части «С»	456
<i>Глава 2. ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ ЕГЭ ПО БИОЛОГИИ</i>	462
2.1. Анализ трудных заданий ЕГЭ. Методические рекомендации по подготовке учащихся к ЕГЭ	463
1. Наиболее трудные задания ЕГЭ в части «А»	463
2. Наиболее трудные задания ЕГЭ в части «В»	467
3. Наиболее трудные задания ЕГЭ в части «С»	469
4. Методические рекомендации по подготовке учащихся к ЕГЭ	473
2.2. Варианты тестовых заданий ЕГЭ по биологии	475
Вариант 1	475
Вариант 2	483
Вариант 3	492
Ответы на задания части А	500
Ответы на задания части В	501
2.3. Образцы выполнения заданий части С (для самопроверки знаний)	501
Задания линии С1–С6 с ответами	501
Задания линии С1	501
Задания линии С2	505
Задания линии С3	511
Задания линии С4	515
Задания линии С5	519
Задания линии С6	524

Серия «Абитуриент»

Шустанова Татьяна Анатольевна

**РЕПЕТИТОР
ПО БИОЛОГИИ
ДЛЯ СТАРШЕКЛАССНИКОВ
И ПОСТУПАЮЩИХ В ВУЗЫ**

Ответственный редактор *Э. Юсупянц*

Технический редактор: *Г. Логвинова*

Художник: *В. Кириченко*

Корректоры *М. Лепехина, Е. Кожевникова, О. Жукова*

Подписано в печать 30.09.2010.

Формат 84×108/32. Бум. тип № 2.

Гарнитура Times. Печать офсетная. Усл. п. л. 28,56.

Тираж 2500 экз. Зак. №

ООО «Феникс»

344082, г. Ростов-на-Дону, пер. Халтуринский, 80

Отпечатано с готовых диапозитивов в ЗАО «Книга»

344019, г. Ростов-на-Дону, ул. Советская, 57