БИОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЭКОЛОГИИ

Учебник

БИОЛОГИЯ С ОСНОВАМИ ЭКОЛОГИИ

Учебник для студентов, обучающихся по специальностям 06.03.01 «Биология», 05.03.06 «Экология и природопользование», 31.02.01 «Лечебное дело», 34.02.01 «Сестринское дело», 33.02.01 «Фармация»

Электронное текстовое издание

Под редакцией Н. П. Балобановой

Санкт-Петербург
Наукоемкие технологии
2026

© Коллектив авторов, 2026
ISBN 978-5-00271-150-5

УДК 57(075.8)
ББК 28я73
Б63

Авторы:
Н. П. Балобанова, С. А. Сашенкова, Г. В. Ильина,
Д. Ю. Ильин, Г. И. Боряев, С. П. Балобанова

Рецензент:
С. К. Пятунина – кандидат биологических наук, директор Института биологии и химии, заведующая кафедрой естественнонаучного образования и коммуникативных технологий, доцент Московского педагогического государственного университета (МПГУ)

Б63 Биология с основами экологии [Электронный ресурс]: учебник / Н. П. Балобанова, С. А. Сашенкова, Г. В. Ильина и др.; под ред. Н. П. Балобановой. – СПб.: Наукоемкие технологии, 2026. – 218 с. – URL: https://publishing.intelgr.com/archive/Biologiya-s-osnovami-ekologii.pdf.

ISBN 978-5-00271-150-5

Учебник составлен в соответствии с требованиями ФГОС СОО и рабочими программами дисциплин «Биология», «Экология», «Биоэкология», «Биоресурсы и биоразнообразие», для студентов, обучающихся по специальностям 06.03.01 «Биология», 05.03.06 «Экология и природопользование», 31.02.01 «Лечебное дело», 34.02.01 «Сестринское дело», 33.02.01 «Фармация». В учебнике раскрывается содержание основных разделов курса на основе обобщения материалов из разных научных и учебных источников. Содержатся рисунки, таблицы и схемы, позволяющие осмыслить теоретический материал. Учебник сочетает в себе системный обзор классических биологических знаний с актуальной экологической проблематикой. Он способствует формированию у студентов естественно-научного мировоззрения, биологического и экологического мышления, необходимых для решения профессиональных задач и понимания места человека в природе.

УДК 57(075.8)
ББК 28я73

ISBN 978-5-00271-150-5 © Коллектив авторов, 2026

Учебное издание

Балобанова Наталья Петровна
Сашенкова Светлана Анатольевна
Ильина Галина Викторовна
Ильин Дмитрий Юрьевич
Боряев Геннадий Иванович
Балобанова Светлана Петровна

Биология с основами экологии

Учебник

Под редакцией Н. П. Балобановой

Электронное текстовое издание

Публикуется из оригинал-макета, подготовленного авторами
Главный редактор *В. М. Коровин*

Подписано к использованию 29.06.2026.
Объем издания – 2,8 Мб.

Издательство «Наукоемкие технологии»
ООО «Корпорация «Интел Групп»
https://publishing.intelgr.com
E-mail: publishing@intelgr.com
Тел.: +7 (812) 945-50-63
Интернет-магазин издательства
https://shop.intelgr.com/

ISBN 978-5-00271-150-5



ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ…….. 6
БИОЛОГИЯ, ЕЕ ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ…….. 7
Биология как наука и развитие биологических концепций….. 7
Структурные уровни организации живой материи…… 11
Задачи и значение биологии……. 12
Методы изучения живых объектов…….. 14
КЛЕТКА – ОСНОВА СТРОЕНИЯ, ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ И РАЗМНОЖЕНИЯ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ.... 18
История изучения клетки и клеточная теория…… 18
Химический состав клетки…… 20
Структура органического мира…….. 27
Особенности строения клеток живых организмов…… 29
ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК. РАЗМНОЖЕНИЕ…… 45
Биосинтез ДНК или репликация…….. 45
Жизненный цикл клетки. Митоз…….. 48
Мейоз…….. 50
Гаметогенез…… 52
Оплодотворение и развитие зародыша…… 54
Бесполое и половое размножение…… 57
ОБМЕН ВЕЩЕСТВ…… 62
Общая характеристика и типы обмена веществ…… 62
Фотосинтез…… 64
Хемосинтез…… 67
Биосинтез белка…… 67
Энергетический обмен…… 71
МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ…….. 76
Развитие представлений о наследственности и изменчивости. 76
Историческое развитие концепции гена……. 78
Организация наследственного материала у прокариот и эукариот…….. 79
Генетический код…….. 85
Изменчивость, ее виды и значение…….. 86
Генетика популяций…….. 88
РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ…… 95
Отличительные особенности вирусов…… 95

Отличительные особенности прокариот…… 98
Отличительные особенности грибов…… 100
Споровые растения…… 102
Семенные растения…… 107
Отличительные особенности животных…… 114
Историческое развитие животного мира…… 116
ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ…… 124
Гипотезы происхождения жизни…….. 124
Эволюционное учение……... 131
Основные типы эволюционного процесса…….. 139
Эволюция человека…… 142
Основные этапы антропогенеза…… 149
ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ…….. 159
Классификация экологических факторов…… 159
Общие закономерности в действии экологических факторов……. 160
Биотические факторы среды или формы биотических связей…… 163
Понятие о популяции. Статистические и динамические показатели популяции…….. 173
Общее представление об экосистемах и биогеоценозах…… 181
Принципы организации и функционирования экосистем……. 183
Особенности и структура агроценозов…… 190
Учение о биосфере……. 192
Закономерности распределения живого вещества…… 195
Учение о ноосфере……. 196
Загрязнение окружающей среды…….. 198
Экологический кризис и пути выхода из него…… 200
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ…….. 204
ЛИТЕРАТУРА……... 217

ВВЕДЕНИЕ

Биология – система наук о живой природе. Объектами изучения биологии являются живые организмы, их строение и жизнедеятельность, их многообразие, происхождение, эволюция и распределение живых организмов на Земле. Поэтому владение биологическими знаниями является основой ветеринарии, медицины и рационального природопользования, необходимого для сохранения жизни на планете.

Целью дисциплины «Биология» является формирование у студентов системы знаний, умений и навыков по вопросам биологической сущности строения и функционирования животного и человеческого организмов, идеи единства и всеобщей связи явлений и процессов природы; ознакомления с особенностями устройства и функционирования биологических систем; понятий о закономерностях развития живой природы, взаимоотношения живых организмов друг с другом и с окружающей средой, биосферой и человеком, раскрытие сущности жизни.

Задачи дисциплины:

– помочь обучающимся в освоении теоретических вопросов современной биологии, предварительно ознакомив их с основами естествознания;

– дать целостное представление о закономерностях эволюционного процесса;

– ознакомить с теоретическими основами современных прогрессивных биологических технологий.

В представленном учебнике авторами обобщено большое количество как учебных, так и научных литературных источников по биологии, эволюции и экологии с учетом требований Государственного образовательного стандарта высшего образования по направлениям подготовки и в соответствии с рабочими программами дисциплины.

БИОЛОГИЯ, ЕЕ ПРЕДМЕТ, ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ

Биология как наука и развитие биологических концепций

Биология (от греч. bios – жизнь, logos – учение, понятие) – наука, изучающая живые организмы. В современном представлении это совокупность наук о живой природе, о разнообразии ныне живущих и вымерших организмов, их происхождении, строении, распространении и развитии. Биология изучает общие и частные закономерности, присущие живым организмам (обмен веществ, размножение, раздражимость, подвижность, наследственность и изменчивость) и отличающие их от неживой природы.

Первые систематические попытки познания живой природы были сделаны античными врачами Гипократом (460-370 до н.э.) и Галеном (130-200 до н.э.), а также древнегреческим философом Аристотелем (384-322 до н.э.). На начальном этапе развития биология имела описательный характер. Её развитие шло по пути последовательного упрощения предмета исследования. Так возникли многочисленные биологические дисциплины, специализирующиеся на изучении групп живых организмов (ботаника, зоология, микология, бактериология, вирусология и др.) и на изучении отдельных объектов или процессов, присущих живому (анатомия, цитология, гистология, физиология, генетика, молекулярная биология и т.д.).

По мере накопления знаний о живых организмах возникла необходимость в их систематизации и классификации. Основные принципы классификации многообразия растительного и животного мира были заложены в средние века и развиты шведским естествоиспытателем Карлом Линнеем (1707-1778), который создал наиболее удачную классификацию растений и животных, подробно описав около 1500 видов растений. Введенная Линнеем бинарная номенклатура для обозначения вида сохранилась до настоящего времени. Классификация проводилась по определенным признакам внешнего строения живых организмов. Наличие сходных признаков у видов давало возможность для их объединения в более крупные таксоны роды, семейства и т.д. Поэтому К. Линнея заслуженно считают основоположником систематики – науки о классификации живых организмов.

Французский ботаник Мишель Адансон (1727-1806) предложил принцип классификации растений по сходству максимального числа признаков с применением математических методов, которые лежат в основе числовой таксономии, применяемой и в настоящее время, в том числе с использованием компьютерных программ. На протяжении XVIII века появлялись разные классификации живых организмов, но все они считаются искусственными, так как не учитывали происхождение видов.

Естественная или генеалогическая классификационная система, учитывающая происхождение, родство и преемственность видов впервые была предложена в 1866 году немецким биологом Эрнестом Геккелем (1834-1919). Продолжением этого подхода стали многие системы классификации живых организмов, использующиеся в XIX и в XX веках. В настоящее время наиболее перспективным направлением считается геносистематика, которая, оценивая сходство геномов видов, делает заключение об их происхождении.

Появление и развитие систематики стало отражением использования в биологии системного подхода, когда новые знания получают не путем дробления объекта изучения на простые компоненты, а с помощью анализа объекта как единого целого с применением разных методов и разных научных дисциплин. Свойства сложных систем, к которым относятся и биологические системы нельзя свести к сумме свойств его компонентов, например, нейрофизиолог может описать работу отдельного нейрона на языке физики и химии, но сам феномен сознания так описать нельзя. Описать функционирование экосистемы невозможно только с помощью знаний о её компонентах. Изучение закономерностей происхождения и развития жизни также невозможно без этого подхода.

Эволюционная биология началась с естественнонаучной теории Чарльза Дарвина (1809-1882), которая впервые объяснила закономерности эволюции видов путем естественного отбора на основе наследственной изменчивости и борьбы за существование. В то время биология располагала весьма скромными знаниями о наследственности, химическом составе организмов, закономерностях обмена веществ, тем не менее, систематизация и анализ имеющейся информации позволили Ч. Дарвину установить движущие силы эволюции.

На протяжении всей истории развития в биологии использовались физические и химические методы, которые позволили исследовать биологические явления и процессы живой природы. Их внедрение способствовало развитию экспериментальной биологии, у истоков которой стояли ученые разных стран: Г. Гельмгольц (1821-1894), Л. Пастер (1822-1895), И.М. Сеченов (1829-1905), И.П. Павлов (1849-1936), И.И. Мечников (1845-1916), К.А. Тимирязев (1834-1920) и многие другие. Современная экспериментальна биология использует методы электронной микроскопии, рентгеноструктурного анализа, меченных атомов и другие, которые позволяют проникнуть в микроскопический и молекулярный мир живой природы, объяснить механизмы биологических процессов.

За счет использования экспериментальных физико-химических методов биология стремительно развивалась в XX веке. В 1944 году была доказана генетическая роль ДНК, которая была открыта швейцарским биохимиком Иоганном Фридрихом Мишером еще в 1869 году. Модель структуры ДНК была создана Д. Уотсоном и Ф. Криком в 1953 г., а в 1957 уже был реконструирован вирус табачной мозаики. В 1968-1971 гг. произведен искусственный синтез гена и начаты работы по расшифровке генома живых организмов. К 2003 г. был расшифрован геном человека. Были открыты механизмы репликации и деления клетки, транскрипции и трансляции, лежащие в основе синтеза белка, механизмы реализации генетической информации и др. Эти открытия имели большое значение для развития медицины и биотехнологий.

Важной вехой развития биологии стало формирование *экологии* – науки о взаимоотношениях живых организмов между собой и средой обитания. До конца сороковых годов XX века экология оставалась фундаментальной академической наукой, не имеющей серьёзного прикладного значения. В этот период, как в естествознании, так и в философии господствовала концепция антропоцентризма, согласно которой человек рассматривался как вершина эволюции, а его деятельность и весь научно-технический прогресс – как деятельность чисто позитивная, ведущая, в конечном счете, к полному господству человека над природой и возможности управления её законами.

Научно-технический прогресс, который принёс человечеству большое количество новых материальных благ, оказался сопряжен с увеличением потребления ресурсов и загрязнением природных сред. Он привел к тому, что производимые материальные блага перестали компенсировать ухудшение среды обитания. Это привело в итоге к снижению качества жизни. Человечество стало осознавать, что в природе существуют определённые законы, согласно которым биосфера функционирует как единая система жизнеобеспечения всех живых организмов, включая человека. Стал очевиден тот факт, что человечество не может изменять законы природы. Оно должно максимально приспосабливаться к ним. В связи с этим становится необходимостью дальнейшее развитие научно-технического прогресса с учетом законов экологии. Поэтому в пятидесятые годы XX века экология перестает быть только фундаментальной теоретической наукой. Она превращается в систему наук фундаментального и прикладного характера, включая науки об охране окружающей среды.

Одно из направлений биологии связано с использованием математического моделирования. С развитием информационных систем и широким использованием компьютеров в различных сферах жизни математические модели послужили основой для создания имитационных компьютерных моделей, позволяющих виртуально исследовать и прогнозировать состояние систем, в том числе биологических, в различных условиях. Это открывает широкие возможности для оптимизации управления и принятия решений. Появляется инструмент для реализации принципа рационального природопользования, который предполагает принятие хозяйственных и экономических решений с учетом требований охраны окружающей среды. Так как с помощью такой абстрактной модели можно рассмотреть различные варианты действий, выбрав в зависимости от целей наиболее оптимальные.

К сожалению, мы по-прежнему до конца не понимаем, как возникли и эволюционировали живые существа, не можем объяснить механизмы некоторых биологических процессов, даже строгого определения «жизнь» не существует. Мы можем перечислить лишь признаки живой материи, отличающие её от неживой природы и формулировать различные гипотезы

возникновения и эволюции жизни. Однако дальнейшее развитие биологии, возможно, позволит приоткрыть эти тайны жизни и будет способствовать существованию человечества в согласии с биосферой.

Структурные уровни организации живой материи

На разную степень организации живой материи ученые обратили внимание еще в XIX веке. Так, один из создателей клеточной теории М. Шлейден писал о разном порядке организованности живых тел. Немецкий биолог Э. Геккель считал протоплазму клетки неоднородной, состоящей из частей, названных им пластидуллами, то есть утверждалась идея дискретности (делимости) живой материи. Однако понятие «структурные уровни» ввели не биологи, а философы в 20-х годах XX века. Структурные уровни различаются по закономерностям строения, функционирования, сложности. Они имеют иерархию, в которой каждый предыдущий уровень входит в последующий.

Живые системы существуют в виде огромного разнообразия форм, сложность которых отражают уровни организации. Любая материальная система состоит из химических элементов, т.е. из атомов и молекул. Поэтому первый уровень организации живого – *молекулярный*. Он отражает биохимическую основу всех живых организмов, молекулярные механизмы обмена веществ, превращения энергии, кодирования наследственной информации. *Клеточный* уровень отражает положение о том, что основой строения, функций и размножения живых организмов является клетка. *Тканевый* – изучает строение, происхождение и закономерности развития тканей. Свойства и признаки организма, который, в свою очередь, состоит из клеток, тканей и органов отражает *организменный* уровень организации. Живые организмы с общими признаками, включая генетические, образуют *популяционно-видовой* уровень. Взаимодействие между популяциями разных видов, обитающих на общей территории, отражает биоценотический (экосистемный) уровень организации. И, наконец, самый высокий *биосферный* является отражением сложного взаимодействия экосистем и биомов на Земле. В середине XX века в результате развития учения В.И. Вернадского о ноосфере, предполагающего, что человечество наряду с живым веществом планеты становится геологической силой,

преобразующей её облик, некоторые ученые стали выделять еще и *ноосферный* уровень организации.

Задачи и значение биологии

Основной задачей биологии, как науки, является открытие, исследование и характеристика различных законов, согласно которым возникли, существуют и эволюционируют живые организмы и природные системы. Поскольку органический мир постоянно и непрерывно эволюционирует и изменяется, у биологии как науки отсутствует конечная цель, так как видоизменяющуюся природу невозможно изучить полностью. Поэтому ученые-биологи концентрируются как раз на том, чтобы собрать максимальное количество информации о современном состоянии флоры и фауны, так как понимают, что уже через несколько сотен лет природа может быть совсем иной. Отсюда вытекает задача сохранения биологического наследия для последующих поколений.

Немаловажной задачей, которую ставит перед собой биология, является изучение механизмов управления живой природой. Так как решение этой задачи позволяет человеку корректировать взаимодействие общества и природы, создавать новые технологии, как в народном хозяйстве, так и в медицине. Также перед биологией стоят задачи изучения структуры и функций живых систем, их наследственной изменчивости и обмена веществ.

Одна из задач биологии состоит в том, чтобы формировать у человека экологическое мировоззрение. Чтобы каждый с детства понимал, что он является частью природы и должен принимать непосредственное участие в её защите и охране. Немаловажным является умение рационально использовать ресурсы, которое и на уровне технологий, и на уровне личности формируется под влиянием этого мировоззрения. Важность этой задачи объясняется и тем, что без ее решения развитию цивилизации грозит экологическая катастрофа.

Биология тесно связана с сельским хозяйством, которое обеспечивает население продовольствием. Сегодня очевидно, что экстенсивное воспроизводство продуктов себя исчерпало и необходимы новые интенсивные технологии, которые позволяют одновременно решать, как экономические, так и

экологически задачи сельскохозяйственного производства. Конечно, такие технологии требуют больше затрат и иногда менее эффективны. Однако это практически единственный и реальный шанс еще много столетий использовать ресурсы земли, и задачей биологии является реализация этого направления.

В прошлом веке большую популярность приобрели генетические модификации и селекция. Результатом стало появление сортов растений и пород животных, обладающих и высокой продуктивностью, и устойчивостью к факторам среды. Это был настоящий бум, однако только потом стало известно, какую опасность несут в себе такие продукты и как осторожно нужно использовать возможности генной инженерии. Так как генетические модификации в руках непрофессионалов могут быть опасны для здоровья человека и биосферы в целом. Поэтому к задачам биологии можно отнести изучение и разработку новых методов селекции и генных технологий.

Большое практическое значение биология имеет для развития *биотехнологий*. В широком смысле – это технологии получения целевых продуктов с использованием живых организмов, к которым, безусловно, относятся древнейшие технологии виноделия, хлебопечения, производства сыра и другие, которые долгое время использовались людьми без понимания сути происходящих при этом процессов. Однако после появления во второй половине XX века генной инженерии, в узком смысле, под биотехнологиями понимают получение различных продуктов с помощью микроорганизмов и грибов, в том числе генномодифицированных, в биореакторах на специальных питательных средах. Сегодня эти технологии составляют основу фармацевтической промышленности и находят широкое применение в различных областях, начиная с производства кормового белка и заканчивая очисткой сточных вод.

Трудно переоценить значение развития биологии для ветеринарии и медицины. Эти науки с момента своего появления базируются на знании строения и функций органов и животного организма в целом. Здесь новые технологии являются результатом не только изучения биологических процессов на молекулярном уровне, но и синтезом достижений многих естественных наук, включая физику и химию.

Методы изучения живых объектов

Как и любая другая наука, биология имеет свой арсенал методов. Помимо научного метода познания, применяемого в других отраслях, в биологии широко используются такие методы, как исторический, сравнительно-описательный и др.

Научный метод познания включает в себя наблюдение, формулировку гипотез, эксперимент, моделирование, анализ результатов и выведение общих закономерностей.

Наблюдение – это целенаправленное восприятие объектов и явлений с помощью органов чувств или приборов, обусловленное задачей деятельности. Основным условием научного наблюдения является его объективность, т.е. возможность проверки полученных данных путем повторного наблюдения или применения иных методов исследования, например, эксперимента. Полученные в результате наблюдения факты называются *данными.* Они могут быть, как *качественными* (описывающими запах, вкус, цвет, форму и т.д.), так и *количественными,* причем последние являются более точными.

На основе данных наблюдений формулируется гипотеза – предположительное суждение о закономерной связи явлений. Гипотеза подвергается проверке в серии экспериментов.

Экспериментом называется научно поставленный опыт, наблюдение исследуемого явления в контролируемых условиях, позволяющих выявить характеристики данного объекта или явления. Высшей формой эксперимента является моделирование – исследование каких-либо явлений, процессов или систем объектов путем построения и изучения их моделей. По существу, это одна из основных категорий теории познания: на идее моделирования базируется любой метод научного исследования – как теоретический, так и экспериментальный. Результаты эксперимента и моделирования подвергаются тщательному анализу.

Анализом называют метод научного исследования путем разложения предмета на составные части или мысленного расчленения объекта путем логической абстракции. Анализ неразрывно связан с синтезом.

Синтез – это метод изучения предмета в его целостности, в единстве и взаимной связи его частей. В результате анализа и синтеза наиболее удачная гипотеза исследования становится рабочей гипотезой, и если она способна устоять при попытках ее

опровержения и по-прежнему удачно предсказывает ранее необъясненные факты и взаимосвязи, то она может стать *теорией*.

Под *теорией* понимают такую форму научного знания, которая дает целостное представление о закономерностях и существенных связях действительности. Общее направление научного исследования состоит в достижении более высоких уровней предсказуемости. Если теорию не способны изменить никакие факты, а встречающиеся отклонения от нее регулярны и предсказуемы, то ее можно возвести в ранг *закона* – необходимого, существенного, устойчивого, повторяющегося отношения между явлениями в природе. По мере увеличения совокупности знаний и совершенствования методов исследования гипотезы и даже прочно укоренившиеся теории могут оспариваться, видоизменяться и даже отвергаться, поскольку сами научные знания по своей природе динамичны и постоянно подвергаются критическому переосмыслению.

Одним из активно развивающихся в настоящее время методов исследования в биологии является моделирование. Он связан с использованием системного подхода, изучением и прогнозированием состояния систем. *Модель* – это проекция или отображение реально существующего объекта (системы) или его свойств и закономерностей развития в материальной или идеальной форме. Так, примером физической материальной модели Земли может служить глобус. Математическая модель отражает основные закономерности явлений в виде формулы и является идеальной знаковой моделью.

Моделирование биологических явлений предполагает воспроизведение в искусственных системах, как материальных, так и идеальных различных процессов, свойственных живой природе. Так, в «модельных условиях» были осуществлены многие реакции, протекающие в растении при фотосинтезе. Примером биологических моделей могут служить и аппарат искусственного кровообращения, искусственная почка, искусственные легкие, протезы, управляемые биотоками мышц, и др.

В различных областях биологии широко применяются так называемые *живые модели*. Несмотря на то, что различные организмы отличаются друг от друга сложностью структуры и функции, многие биологические процессы у них протекают практически

одинаково. Поэтому изучать их удобно на более простых существах. Они и становятся живыми моделями. В качестве примера можно привести водоросль хлореллу, которая служит моделью для изучения обмена веществ; моделью для исследования внутриклеточных процессов являются гигантские растительные и животные клетки и т.д.

Основной задачей биологического моделирования является экспериментальная проверка гипотез относительно структуры и функций биологических систем. Сущность этого метода заключается в том, что вместе с оригиналом, т.е. с какой-то реальной системой, изучается его искусственно созданное подобие – модель. В сравнении с оригиналом модель обычно упрощена, но свойства их сходны. В противном случае полученные результаты могут оказаться недостоверными, не свойственными оригиналу.

Исторический метод выявляет закономерности появления и развития организмов, становления их структуры и функции. В ряде случаев с помощью этого метода новую жизнь обретают гипотезы и теории, ранее считавшиеся ложными. Так, например, произошло с предположениями Ч. Дарвина о природе передачи сигналов по растению в ответ на воздействия окружающей среды.

Сравнительно-описательный метод предусматривает проведение анатомо-морфологического анализа объектов исследования. Он лежит в основе классификации организмов, выявления закономерностей возникновения и развития различных форм жизни.

Проведение наблюдений и экспериментов требует зачастую применения специального оборудования, такого как микроскопы, центрифуги, спектрофотометры и др. Использование такого оборудования обеспечило появление соответствующих методов исследования. Например, метод микроскопии, который широко применяется в разных разделах биологии и позволяет изучить тонкое строение объектов с использованием световых, электронных, рентгеновских и других типов микроскопов.

В современных биологических исследованиях широко используется метод мониторинга. *Мониторинг* – это система мероприятий по наблюдению, оценке и прогнозу изменения состояния исследуемого объекта. Он используется и для проведения

экологических исследований и подразумевает оценку состояния любой биологической системы во времени.

Современная экспериментальная биология вооружилась новыми методами исследования, позволяющими проникнуть в субмикроскопический и молекулярный мир живой природы. Например, метод *изотопных индикаторов* или *меченных атомов* был предложен вскоре после открытия радиоактивности. Сущность его заключается в том, что с помощью радиоактивных «меченных» атомов, введенных в организм, можно проследить передвижение и превращение веществ, что позволяет изучать механизм обмена веществ. *Рентгеноструктурный анализ* оказался весьма эффективным методом изучения структур белков и нуклеиновых кислот, лежащих в основе жизнедеятельности живых организмов. Электронная микроскопия, ультразвуковое зондирование, хроматография и другие методы исследования обеспечивают развитие не только биологии, но и естественнонаучного познания в целом.

Контрольные вопросы

1. Чем биология, как наука отличается от других наук естествознания?
2. Какое значение имеет биология для развития технологий и жизнедеятельности человека?
3. Какие методы исследования используются в биологии?
4. Что такое реальные и абстрактные модели, почему они используются в биологии?
5. Что служит предметом изучения в биотехнологии?
6. Перечислите науки, являющиеся частями биологии, когда они появились и в чем их современное значение?

КЛЕТКА – ОСНОВА СТРОЕНИЯ, ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ И РАЗМНОЖЕНИЯ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

История изучения клетки и клеточная теория

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

Размеры клеток, обычно порядка нескольких микрометров (самые мелкие от 0,5 до 1,2 мкм), делает их недоступными для изучения невооруженным глазом. Поэтому открытие и изучение клетки тесно связано с изобретением и усовершенствованием микроскопа.

В 1665 г. английский естествоиспытатель Роберт Гук с помощью микроскопа впервые на срезе растительной пробки обнаружил ячейки, которые назвал клетками. Однако он увидел только клеточную стенку. В последней трети XVII в. в работах голландского ученого А. Левенгука прозвучала мысль о клеточном строении животных. Он же явился первооткрывателем бактерий. Однако только в 30-е годы XIX столетия было установлено, что клетки не полые пузырьки, а заполнены полужидким содержимым – «протоплазмой». В 1831 г. Р. Броун впервые описал ядро.

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

В 1858 г. немецкий ученый Р. Вирхов внес в клеточную теорию важное дополнение. Он доказал, что число клеток в организме увеличивается в результате их деления, так как клетка происходит только от клетки. Таким образом, к 1859 году была сформулирована клеточная теория, которая в настоящее время

содержит следующие положения: клетка – основная единица строения и развития всех живых организмов, наименьшая единица живого; клетки всех одноклеточных и многоклеточных организмов сходны по своему строению, химическому составу, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ; размножаются клетки путем деления, каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки; в многоклеточных организмах клетки специализированы по выполняемой ими функции и образуют ткани; из тканей состоят органы.

Открытие клеточного строения у живых организмов Ф. Энгельс отнес к числу трех важнейших открытий XIX столетия в области естествознания наряду с законом сохранения энергии и эволюционным учением Ч. Дарвина. Хотя клеточная теория не сразу получила всеобщее признание, тем не менее, она явилась мощным стимулом интенсивного изучения клетки. В 1877–1881 гг. Э. Руссов и И. Горожанкин впервые наблюдали и описали цитоплазматические соединения между растительными клетками – *плазмодесмы.* Позднее их формирование и структуру изучали немецкие ботаники Э. Страсбургер и Ю. Сакс. Таким образом, была доказана взаимосвязь клеток в тканях и органах и, следовательно, материальная основа целостности организма.

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

Развитие знаний о клеточном строении первоначально основывалось на данных светового микроскопа. Но его разрешающая способность ограничена, поэтому дальнейшие открытия и изучение ультраструктур клетки и ее органоидов связаны с созданием электронного микроскопа, который позволяет увеличивать тонкие структуры клетки в 100 000 раз и больше.

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

компоненты клетки: ядро, пластиды, митохондрии, рибосомы и др.

Значение клеточной теории заключается в том, что она доказывает единство происхождения всех живых организмов на Земле. Клеточная теория оказала значительное влияние на развитие гистологии, эмбриологии и физиологии. Она дала основу для материалистического понимания жизни и индивидуального развития организмов, а также объяснения эволюционных взаимосвязей.

Химический состав клетки

В состав живых тел входит более 80 химических элементов, которые встречаются и в неживой природе. Это подтверждает мнение о единстве материи. В то же время сходство химического состава клеток всех организмов служит доказательством единства живой природы. Однако содержание химических элементов и веществ в разных клетках может существенно различаться. Тем не менее, по концентрации элементов можно выделить три группы: органогенные (кислород 65–75%, углерод 15–18%, водород 8–10% и азот 1,5–3,0%); макроэлементы (кальций 0,04–2,0%, фосфор 0,2–1,0%, калий 0,15–0,4%, сера 0,15–0,2%, хлор 0,05–0,1%, натрий 0,02–0,03%, магний 0,02–0,03% и др.); микроэлементы (цинк 0,0003%, медь 0,0002%, йод 0,0001%, фтор 0,0001% и др.).

В приведенном перечне на кислород, углерод, водород и азот в сумме приходится около 98%, именно они образуют молекулы органических веществ. Вторая группа объединяет элементы, представленных десятыми и сотыми долями процента, общая масса которых составляет около 1,9%. В третью группу входят такие элементы, которых в живой клетке очень мало, но и они совершенно необходимы как для ее нормального функционирования, так и для организма в целом.

В состав клеток входят органические и неорганические соединения. Последние, за исключением воды, составляют незначительную долю, по сравнению с содержанием органических веществ.

В то время, как неорганические соединения существуют и в неживой природе, органические соединения характерны

только для живых организмов. В этом существенное различие между живой и неживой природой.

Соотношение в клетке воды, органических и неорганических веществ также варьирует (табл. 1).

Таблица 1 – Содержание веществ в клетке

Вещество	Содержание в клетке, %
Вода	70–85
Белки	10–20
Жиры	1–5
Углеводы	0,2–2,0
АТФ и др. низкомолекулярные органические вещества	0,5–1,0
Неорганические вещества (кроме воды)	1,0–1,5

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

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

Органические вещества в составе клетки представлены белками, углеводами, жирами, нуклеиновыми кислотами (ДНК и РНК), аденозинтрифосфатом (АТФ) и органическими кислотами.

Белки – это основная составная часть любой живой клетки. На их долю приходится 50–80% сухой массы клетки. Химический состав белков чрезвычайно разнообразен, и в то же время все они построены по одному принципу. Белок – это полимер, молекула которого состоит из многих мономеров – молекул аминокислот. Всего известно около 150 различных аминокислот, но в состав белков входят только 20 из них. Каждая аминокислота имеет карбоксильную группу (COOH), аминогруппу (NH_2) и радикал, которым одна аминокислота отличается от другой. В молекуле белка аминокислоты химически соединены прочной *пептидной связью* (—CO—NH), в которой углерод карбоксильной группы одной аминокислоты соединяется с азотом аминогруппы последующей аминокислоты. При этом выделяется молекула воды. Соединение, состоящее из двух или большего числа аминокислотных остатков, называется *полипептидом.* Последовательность аминокислот в полипептидной цепи определяет *первичную структуру* молекулы белка.

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

Химические и физиологические свойства белков определяются не только тем, какие аминокислоты входят в состав, но и тем, какое место в длинной цепочке белковой молекулы занимает каждая из аминокислот. Так достигается огромное разнообразие первичной структуры белковой молекулы. В живой клетке белки имеют еще вторичную и третичную структуру. *Вторичная структура* белковой молекулы достигается ее спирализацией; длинная цепочка соединенных между собой аминокислот закручивается в спираль, между изгибами которой возникают более слабые водородные связи. *Третичная структура* определяется тем, что спирализованная молекула белка еще многократно и закономерно сворачивается, образуя компактный

шарик, в котором звенья спирали соединяются еще более слабыми бисульфидными связями (–S—S–). Кроме того, в живой клетке могут быть и более сложные формы – *четвертичная структура,* когда несколько молекул белка объединяются в агрегаты постоянного состава (например, гемоглобин).

Белки выполняют в клетке разнообразные функции. Функциональной активностью обладают белки с третичной структурной организацией, но в большинстве случаев только переход белков третичной организации в четвертичную структуру обеспечивает специфическую функцию.

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

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

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

Двигательная функция. Все виды двигательных реакций клетки выполняются особыми сократительными белками, которые обусловливают сокращение мускулатуры (актин и миозин), движение жгутиков и ресничек (тубулин и флагелин), перемещение хромосом при делении клетки, движение растений.

Защитная функция. Многие белки образуют защитный покров, предохраняющий организм от вредных воздействий, например, роговые образования: волосы, ногти, копыта, рога. Это механическая защита. В ответ на внедрение в организм чужеродных белков (*антигенов*) в клетках крови вырабатываются

вещества белковой природы (*антитела*), которые их обезвреживают**,** предохраняя организм от повреждающего действия. Это иммунологическая защита.

Энергетическая функция. Белки могут служить источником энергии. Расщепляясь до конечных продуктов распада: диоксида углерода, воды и азотсодержащих веществ – образуется энергия, необходимая для многих жизненных процессов в клетке.

Углеводы содержат только углерод, водород и кислород. К простейшим углеводам относятся простые сахара (моносахариды). Они содержат пять (пентозы) или шесть (гексозы) атомов углерода и столько же молекул воды. Примерами моносахаридов могут служить глюкоза и фруктоза, содержащиеся в плодах многих растений. Кроме того глюкоза входит в состав крови и является основным источником энергии в клетке. Углеводы – это необходимый компонент любой клетки, но в растительных клетках их значительно больше, чем в животных.

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

Углеводы – своеобразное «топливо» для живой клетки, окисляясь, они высвобождают химическую энергию, которая расходуется клеткой на процессы жизнедеятельности. Углеводы выполняют и важные строительные функции, например, у растений из них образуются клеточная стенка, а хитин формирует внешний скелет у членистоногих и входит в состав клеточной стенки грибов. Запасающую функцию в растительных клетках выполняет крахмал, а в грибных и животных клетках – гликоген.

Обязательными компонентами любой клетки являются *липиды и жиры*. Жиры представляют собой соединение глицерина с различными жирными кислотами, липиды – эфиры жирных кислот и спиртов, но не глицерина. Важное свойство этих органических веществ их *гидрофобность* – они не растворяются в воде. Этим определяется и их роль в биологических мембранах клетки. Средний, липидный, слой мембран препятствует

свободному перемещению воды из клетки в клетку. Жиры используются клеткой как источник энергии. Подкожный жир у животных играет важную теплоизоляционную роль, особенно у водных млекопитающих, и запасающую функцию у животных, впадающих в зимнюю спячку. Также запасающую функцию выполняют жиры, содержащиеся в семенах и плодах растений.

Важное свойство этих органических веществ – их *гидрофобность:* они не растворяются в воде. Этим определяется и их роль в биологических мембранах клетки. Они препятствуют свободному перемещению воды из клетки в клетку, обеспечивая полупроницаемость мембран. Некоторые гормоны в организме животных и человека по химической природе являются жирами (стероиды) в этой связи можно говорить о том, что жиры выполняют регуляторную функцию.

Нуклеиновые кислоты впервые были обнаружены в 1869 г. ядрах клеток немецким биохимиком Ф. Мишером. Тогда же было установлено, что их свойства существенно отличаются от белков и других органических веществ, но их значение было осмыслено только во второй половине XX века. Как и белки, нуклеиновые кислоты являются полимерами, но мономерами в них выступают *нуклеотиды.* Это структуры, состоящие из трех компонентов: азотистого основания, углевода пентозы и остатка фосфорной кислоты. В состав нуклеотида могут входить два вида углеводов – рибоза и дезоксирибоза. Поэтому различают рибонуклеотиды, образующие рибонуклеиновые кислоты (РНК) и дезоксирибонуклеотиды, образующие дезоксирибонуклеиновые кислоты.

Молекула ДНК – очень длинная двойная цепочка, спирально закрученная вокруг своей продольной оси (рис. 1). Длина ее во многие сотни раз превышает длину цепочки белковой молекулы. Каждая одинарная цепочка представляет собой полимер и состоит из отдельных соединенных между собой мономеровнуклеотидов.

В состав любого нуклеотида входит два постоянных химических компонента (фосфорная кислота и углевод дезоксирибоза) и один переменный, который может быть представлен одним из четырех азотистых оснований: аденином, гуанином, тимином или цитозином. Поэтому в молекулах ДНК всего четыре разных нуклеотида. Разнообразие же молекул ДНК огромно и

достигается благодаря различной последовательности нуклеотидов в цепочке ДНК.

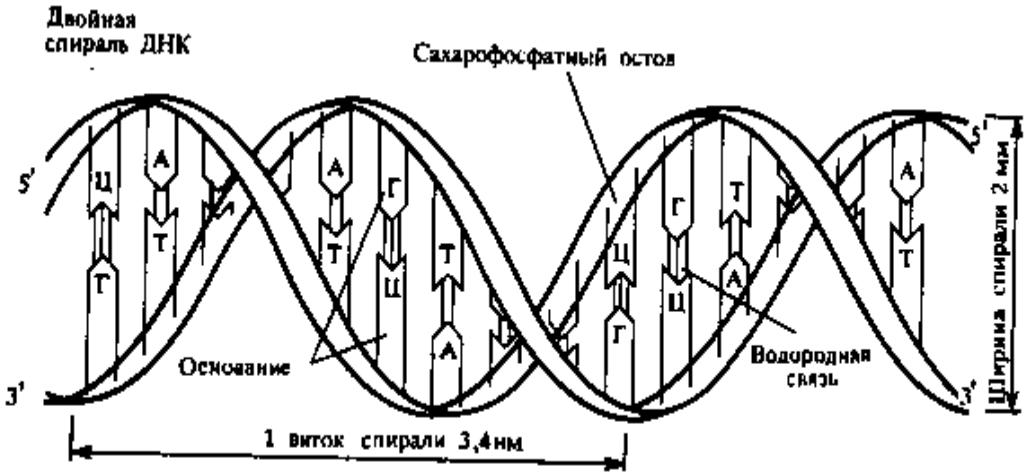


Рисунок 1 – Строение молекулы ДНК

Две цепи ДНК соединены в одну молекулу азотистыми основаниями. При этом аденин соединяется только с тимином, а гуанин – с цитозином. В связи с этим последовательность нуклеотидов в одной цепочке жестко определяет последовательность в другой цепочке. Строгое соответствие нуклеотидов друг другу в парных цепочках молекулы ДНК получило название *комплементарности* (рис. 1). Это свойство лежит в основе образования новых молекул ДНК на базе исходной молекулы.

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

Молекулярная структура РНК близка к таковой ДНК. Но есть и существенные различия. Молекула РНК – не двойная, а одинарная цепочка из нуклеотидов. В ее состав входит также четыре типа нуклеотидов, но один из них иной, чем в ДНК: вместо

тимина в РНК содержится урацил. Кроме того, во всех нуклеотидах молекулы РНК находится не дезоксирибоза, а рибоза. Молекулы РНК не столь велики, как молекулы ДНК.

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

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

Структура органического мира

Так как вопрос: «Что такое жизнь?» до сих пор остается дискуссионным, невозможно однозначно ответить на вопрос: «А являются ли вирусы живыми?». Если живой считать структуру, имеющую генетический материал в виде ДНК или РНК, которая способна воспроизводить себя, то вирусы живые. Если же живой считать структуру, обладающую собственным обменом веществ или имеющей клеточное строение, то ответ должен быть отрицательным. Поэтому принято выделять две империи – доклеточные (вирусы) и клеточные.

Все известные в настоящее время одноклеточные и многоклеточные живые организмы делятся на две большие группы: прокариоты и эукариоты. Клетки *прокариот* (от греч. pro – до, karion – ядро) не имеют оформленного ядра. Их генетический материал, представленный одной кольцевой молекулой ДНК,

находится в цитоплазме и не отделен от неё ядерной мембраной. Другие отличительные особенности прокариотических клеток рассмотрены в соответствующем разделе. К прокариотам относятся бактерии и сине-зеленые водоросли.

У *эукариот* (от греч. eu – настоящий, истинный, karion – ядро) имеется ядро, т.е. генетический материал отделен от цитоплазмы двойной ядерной мембраной и образует структуру, хорошо заметную даже в световой микроскоп. К эукариотам относятся царства грибов, растений и животных (рис. 2).



Рисунок 2 – Структура органического мира

Однако такая классификационная структура не является единственной. Например, в 1866 г. было выделено царство протисты, в которое вошли организмы, имеющие простое строение: бактерии, водоросли, грибы и простейшие. В то время все живое делили на два царства – растения и животные. Поэтому бактерии и другие примитивные организмы не вписывались в эту классификацию. Также возник вопрос о классификации видов, имеющих промежуточные признаки, такие как фотосинтезирующие жгутиковые, например, эвглена зеленая, или слизевики, которые во многом похожи на амеб, но образуют плодовые тела, как грибы. В настоящее время к протистам относят только одноклеточные организмы, а прокариот, первоначально входящих в это царство, объединяют в царство монеры (рис. 3).

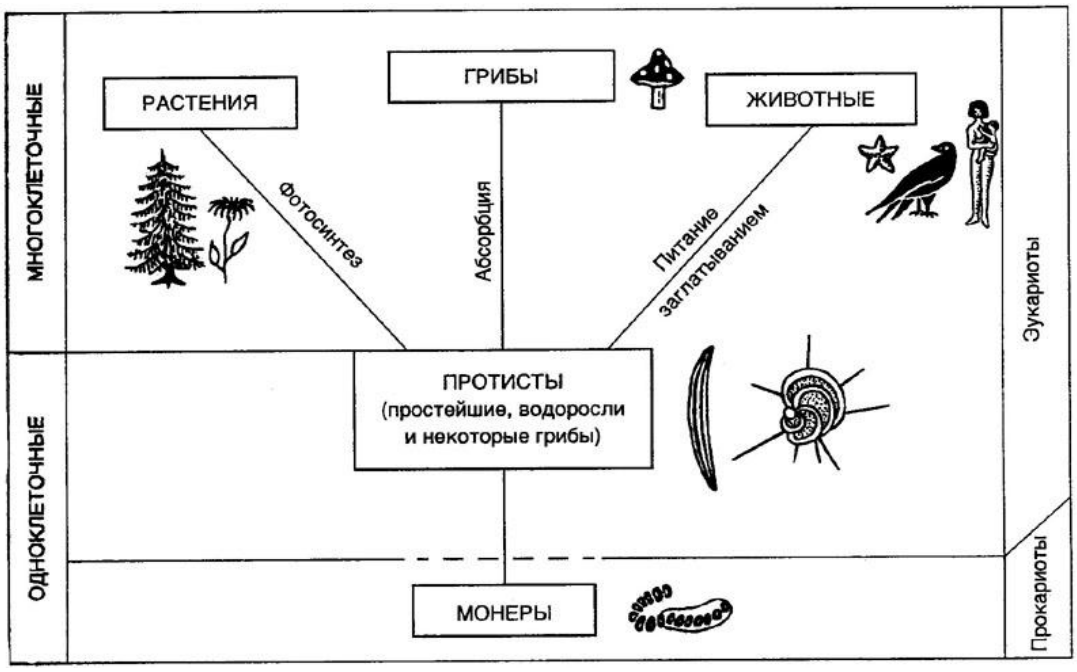


Рисунок 3 – Структура органического мира

Особенности строения клеток живых организмов

Клетка представляет собой целостную живую систему, состоящую из неразрывно связанных между собой цитоплазмы и ядра. От внешней среды цитоплазма отграничена наружной *клеточной мембраной* (от лат. membrana – кожица, пленка), называемой *плазмалеммой.* Она представляет собой тончайшую (толщина 7–10 нм), но довольно плотную пленку, состоящую почти исключительно из упорядоченно расположенных молекул белков и липидов. Наружный и внутренний слои элементарной мембраны образованы белковыми молекулами, а между ними находятся два слоя липидов. Молекулы большинства липидов состоят из полярной головки и двух неполярных хвостов. Головки гидрофильны (проявляют сродство к воде), а хвосты гидрофобны (с водой не смешиваются). Большинство молекул белков располагается на поверхности липидного каркаса с обеих его сторон, а некоторые молекулы проходят через него насквозь, образуя в мембране гидрофильные поры, через которые поступают водорастворимые вещества. Жирорастворимые вещества перемещаются между молекулами белка через липидный слой. Одно из основных свойств клеточных мембран – это их *избирательная проницаемость* (полупроницаемость): одни вещества проходят через них легко, и даже против градиента концентрации,

другие с трудом. Благодаря этому свойству наружная клеточная мембрана регулирует проникновение веществ в клетку и их выход из клетки. Внутренняя мембрана клетки – *тонопласт* окружает вакуоли в растительной клетке. Она устроена так же, как и наружная мембрана.

Цитоплазма содержит множество специализированных компонентов, называемых *органеллами.* Каждый вид органелл выполняет определенную функцию. Их согласованная деятельность обеспечивает биохимические реакции, необходимые для жизнедеятельности организма. К органеллам относятся эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, пластиды, лизосомы, комплекс Гольджи, клеточный центр и др. Органеллы взвешены в жидкой среде цитоплазмы, которую называют цитоплазматическим матриксом или *гиалоплазмой.* Это наименее плотная часть клетки, представляющая собой водную коллоидную систему. Коллоидность определяет способность цитоплазмы превращаться в твердый студень (гель), который, в свою очередь, при определенных условиях разжижается и вновь превращается в жидкость (золь). Такой процесс происходит, например, при прорастании семян и в результате перехода многолетних растений из состояния зимнего покоя к активной вегетации. Вязкость цитоплазмы клеток животных в зависимости от функций также существенно отличается.

Функционально гиалоплазма, как среда, в которую погружены клеточные органеллы, имеет следующее значение: обеспечивает передвижение метаболитов внутри клетки и обмен веществами между клетками, взаимосвязи между всеми органоидами клетки.

Эндоплазматическая сеть – это разветвленная система каналов и цистерн, ограниченных мембранами, пронизывающих гиалоплазму. Мембраны, образующие стенки эндоплазматической сети, по структуре сходны с наружной клеточной мембраной. Их толщина в среднем 8 нм, а диаметр каналов 20–50 нм. Каналы заполнены бесструктурной жидкостью – *матриксом*. Существует два типа эндоплазматической сети – гладкая (агранулярная) и шероховатая (гранулярная). На мембранах первого типа находятся ферменты жирового и углеводного обмена, т.е. на них происходит синтез липидов и углеводов. На мембранах второго типа располагаются рибосомы, придающие мембранам

шероховатый вид. Белки, синтезируемые в них, накапливаются в каналах и полостях эндоплазматической сети и затем по ним доставляются к различным органеллам клетки, где используются или сосредоточиваются в цитоплазме в качестве клеточных включений. Кроме того, по каналам эндоплазматической сети вещества транспортируются из клетки в клетку.

Рибосомы – это небольшие органеллы диаметром около 22 нм. Они содержат примерно равные количества белка и рибосомальной РНК и лишены мембранной структуры. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц различной величины, соединенных между собой. Субъединицы образуются в ядрышках; сборка рибосом осуществляется в цитоплазме. Рибосомы – постоянный компонент любой клетки. Часть рибосом располагается в гиалоплазме свободно, другая часть прикреплена к поверхности мембран эндоплазматической сети. Последние функционально более активны. Рибосомы могут располагаться на мембране поодиночке или объединяться в группы по 4– 40 единиц, образуя цепочки – полисомы или полирибосомы, в которых отдельные рибосомы связаны между собой нитевидной молекулой мРНК. Рибосомы несколько меньшего размера содержатся в митохондриях и пластидах. Основная функция рибосом – «сборка» белковых молекул из аминокислот.

Митохондрии (от греч. *митос* – нить, *хондрион* – зерно, гранула) – особые органеллы клетки, основной функцией которых является синтез АТФ – универсального носителя энергии. Дыхание клетки (поглощение кислорода и выделение углекислого газа) происходит также за счет энзиматических (ферментативных) систем митохондрий.

Внутренняя полость митохондрий, называемая матриксом, отграничена от цитоплазмы двумя мембранами, наружной и внутренней, между которыми располагается межмембранное пространство. Внутренняя мембрана митохондрии образует складки, так называемые кристы. В матриксе содержатся различные ферменты, принимающие участие в дыхании и синтезе АТФ. Центральное значение для синтеза АТФ имеет водородный потенциал внутренней мембраны митохондрии.

Митохондрии имеют свой собственный ДНК-геном и прокариотические рибосомы. В ДНК митохондрий закодированы совсем не все митохондриальные белки, большая часть генов

митохондриальных белков находится в ядерном геноме, а соответсвующие им продукты синтезируются в цитоплазме, а затем транспортируются в митохондрии.

Форма митохондрий разнообразна: от сферических глыбок (зернышек) до телец нитевидной формы. Число митохондрий в клетке колеблется в широких пределах и зависит от типа тканей и возраста слагающих их клеток. Митохондрии способны перемещаться в клетке. При этом они концентрируются преимущественно возле ядра, хлоропластов и других органелл, где процессы жизнедеятельности наиболее интенсивны. Число митохондрий в клетке увеличивается путем деления надвое в результате образования перетяжек перпендикулярно их продольной оси.

Лизосомы (от греч. *лизис* – растворяю, *сома* – тело). Органеллы величиной 0,5–2,0 мкм. Обнаруживаются в клетках большинства эукариотических организмов, но особенно много их в тех животных клетках, которые способны к фагоцитозу. Они имеют сферическую форму, окружены мембраной и заполнены густо-зернистым матриксом. Лизосомы содержат ферменты, которые могут разрушать белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие органические соединения при внутриклеточном пищеварении. Число ферментов в лизосомах так велико, что при освобождении они способны разрушить всю клетку. Образно их называют «органеллами самоубийства».

Большое значение имеют лизосомы для самоочищения полости клетки после отмирания ее протопласта, например, при формировании сосудов и трахеид у растений. По происхождению лизосомы являются производными эндоплазматической сети или аппарата Гольджи.

Аппарат Гольджи получил свое название по имени открывшего его в 1898 г. итальянского ученого К. Гольджи и до недавнего времени признавался как компонент только животной клетки. Однако с помощью электронного микроскопа выяснилось присутствие аппарата Гольджи почти во всех типах и растительных клеток.

Аппарат Гольджи состоит из диктиосом. Каждая диктиосома представляет собой стопку плоских мешочков – цистерн диаметром около 1 мкм и толщиной 20–25 нм, отграниченных мембраной и расположенных параллельно друг другу. Число

цистерн в диктиосоме 5–7. От краев цистерн отчленяются пузырьки различного диаметра – пузырьки или визикулы. Вся структура носит полярный характер. Имеются формирующий полюс диктиосомы, где возникают новые цистерны, и секретирующий полюс, где цистерна распадается и образуются секретирующие пузырьки. Такое обновление происходит постоянно и сопровождается повышением активности цистерн по мере продвижения к секреторному полюсу, что выражается в увеличении числа отчленяемых пузырьков. Новые цистерны образуются на формирующем полюсе из элементов эндоплазматической сети.

В животных клетках аппарату Гольджи уже давно приписывалась секреторная функция. К настоящему времени для растительных клеток выяснено, что диктиосомы являются центром синтеза, накопления и секреции полисахаридов клеточной стенки. Об этом свидетельствует усиление их активности в области «клеточной пластинки», т.е. в той области, где после деления ядра (митоза или мейоза) между двумя только что образовавшимися дочерними ядрами закладывается новая клеточная стенка. При этом пузырьки Гольджи направляются к нужному месту на клеточной пластинке при помощи микротрубочек и здесь сливаются. Их мембраны становятся частью новых плазмалемм дочерних клеток, а их содержимое используется для построения стенок этих клеток. В каждой растительной клетке обнаруживается несколько диктиосом. В животных клетках чаще встречается одна диктиосома.

Микротрубочки – это полые цилиндрические органеллы, содержащиеся почти во всех эукариотических клетках. Они представляют собой очень тонкие трубочки, лишенные мембранной структуры. Их стенки толщиной около 5 нм построены из спирально упакованных глобулярных субъединиц белка – тубулина. Растут микротрубочки с одного конца путем добавления тубулиновых субъединиц. Микротрубочки принимают участие в различных внутриклеточных процессах: входя в состав центриолей и веретена деления ядра, регулируют расхождение хроматид или хромосом, обеспечивая их движение за счет скольжения микротрубочек, входящих в состав базальных телец ресничек и жгутиков, а также, как отмечалось выше, перемещают в нужном направлении пузырьки Гольджи.

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

Органеллы движения клеток. К ним относятся реснички и жгутики (миниатюрные выросты клеток в виде волосков), с помощью которых одноклеточные организмы легко движутся в жидкой среде. Они широко распространены как у одноклеточных, так и у многоклеточных животных. Среди простейших с помощью жгутиков перемещаются жгутиконосцы, а с помощью ресничек – инфузория туфелька. Некоторые одноклеточные организмы и клетки движутся с помощью выпячивания участков тела – *ложноножек* (амеба, слизевики, лейкоциты). Такой способ передвижения называется *амебоидным*. У многоклеточных животных и растений с помощью жгутиков передвигаются сперматозоиды и зооспоры.

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

Форма ядра чаще всего шаровидная или эллипсоидальная, реже линзообразная или веретеновидная. Размер ядра очень изменчив и зависит от вида организма, а также от возраста и состояния клетки. Иногда «рабочая поверхность» ядра увеличивается путем образования лопастей или отростков. В физико-химическом отношении ядро клетки представляет собой комплекс гидрофильных коллоидов более вязкой консистенции, чем коллоидная система цитоплазмы.

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

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

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

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

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

Хроматин, или хромосомы (от греч. *хрома* – цвет, *сома* – тело). Это основной морфологический компонент ядра. Под световым микроскопом на фиксированных и окрашенных препаратах он выявляется в виде сети из тонких длинных нитей, а также мелких гранул. Исследованиями ядра под электронным микроскопом установлено, что основу хроматина составляют тонкие (10 нм) нити (фибриллы), скрученные в спирали. По химическому составу они представляют собой на 90% дезоксирибонуклеопротеиды и на 10% рибонуклеопротеиды. Хроматин – это

деспирализованные и гидратированные хромосомы. Таким образом, хромосомы присутствуют в ядре всегда, но в рабочем ядре они обычно не видны, так как находятся в «разрыхленном» состоянии.

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

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

Размеры и форма хромосом одного гаплоидного набора не одинаковы, но в каждой половой клетке одного вида организма строго повторяется не только число хромосом, но и размеры и форма каждой из них. Естественно, что в диплоидном наборе каждой хромосоме соответствует парная (гомологичная) хромосома, такая же по форме и размерам. Все организмы одного вида имеют одинаковое число хромосом. Так, у мягкой пшеницы их 42, у кукурузы – 20, у коровы – 60, у курицы – 78, а у плодовой мушки дрозофилы – 8, у человека – 46.

Хромосома делящегося ядра имеет вид двойной палочки. Она стоит из двух половин, разделенных узкой щелью вдоль оси хромосомы и называемых *хроматидами*. Каждая хроматида включает две или несколько спирально закрученных тонких нитей, расположенных параллельно оси хромосомы, называемых хромонемами. Участки наиболее плотных завитков спирали хромонем называются хромомерами. Каждая хромосома имеет первичную перетяжку, которая представляет собой неспирализованный участок хромосом, где расположена центромера (кинетохор). Перетяжка выглядит как утонченная часть хромосомы. Первичная перетяжка делит хромосому на две части – два плеча (рис. 4).

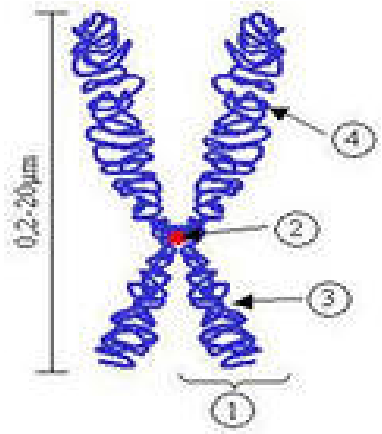


Рисунок 4 – Строение хромосомы: 1 – хроматида, 2 – центромера, 3 и 4 плечи хромосомы

В зависимости от местоположения перетяжки выделяют три типа хромосом: 1) палочкообразные с одним очень длинным и другим очень коротким, иногда почти незаметным плечом; 2) неравноплечие (плечи неравной длины); 3) равноплечие (плечи равной длины). Иногда хромосома имеет и вторичную перетяжку. Если она расположена вблизи конца хромосомы и отделенный ею участок невелик, его называют спутником, а несущую его хромосому – спутничной. Расположение и длина перетяжек постоянны для каждой хромосомы. Вторичная перетяжка – это место, где формируется ядрышко, поэтому ее называют организатором ядрышка.

Внутреннее строение хромосом, число в ней нитей ДНК меняются в жизненном цикле клетки. Функции хромосом состоят в синтезе специфических для данного организма нуклеиновых кислот ДНК, хранящих и передающих наследственную информацию в клеточных поколениях, и РНК, управляющих синтезом белков в клетке.

Ядрышки имеют шаровидную форму и находятся в контакте с ядерным соком. Их размеры и число более или менее постоянны для одного вида. Для химического состава ядрышка характерны рибонуклеопротеиды, липопротеиды, фосфопротеиды. Содержание белков в нем весьма велико. Концентрация РНК в ядрышке выше, чем в других частях ядра и в цитоплазме. В нем содержится также немного ДНК. Ядрышки как оформленные тела не существуют постоянно. Они обнаруживаются лишь в неделящемся ядре, а при делении ядра исчезают. В конце

деления клетки ядрышки вновь формируются в области вторичных перетяжек некоторых хромосом.

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

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

Ядерный сок (кариоплазма). Представляет собой бесструктурную массу, близкую к гиалоплазме цитоплазмы. Он состоит в основном из простых растворимых белков, а также нуклеопротеидов, гликопротеидов. В нем находится большая часть ферментов ядра. Основная функция ядерного сока – осуществление взаимосвязи ядерных структур (хроматина и ядрышка), но он не является инертной средой, а трансформирует проходящие через него вещества.

Клетки прокариот не имеют ядра. У них наследственный материал представлен одной-единственной хромосомой, расположенной непосредственно в цитоплазме.

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

Лейкопласты по ультраструктуре ближе всего к пропластидам, но более крупного размера. Они сосредоточены преимущественно в тканях и органах растений, лишенных доступа света: спорах, гаметах, семенах, клубнях, корневищах. Их функция – синтез и накопление запасных продуктов питания, в первую очередь крахмала, реже белков и жиров. Наиболее часто в лейкопластах образуются зерна вторичного запасного крахмала из сахаров, притекающих из листьев в запасающие органы. Крахмальные зерна быстро разрастаются и, наконец, весь лейкопласт заполняется крахмалом. Запасной белок в лейкопластах может откладываться в форме кристаллов или аморфных включений.

Хлоропласты или зеленые пластиды содержат пигмент *хлорофилл* и осуществляют первичный синтез углеводов при участии световой энергии. Это органеллы фотосинтеза. Они находятся преимущественно в фотосинтезирующих органах и тканях растений (в листьях, молодых стеблях, зеленых плодах). Хлоропласты есть у всех зеленых растений, начиная от водорослей и заканчивая цветковыми растениями. У последних они имеют округлую или овальную форму, чаще в виде двояковыпуклой линзы диаметром 3–7 мкм при толщине 1–3 мкм. Число хлоропластов в одной клетке колеблется от 1–2 до 50. Обычно в каждой клетке цветковых растений их находится от 20 до 30.

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

По химической структуре хлорофилл близок к гемоглобину эритроцитов крови. Хлорофилл – это эфироподобное соединение дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух спиртов – метилового и этилового. Формула хлорофилла *а* (синеватый) $C_{55}H_{72}0_5N_4Mg$, хлорофилла *б* (желтоватый) $C_{55}H_{70}0_6N_4Mg$. Хлорофилл образуется только на свету. Растения, развивающиеся в

темноте, имеют неестественно вытянутые стебли, бледно-желтую окраску или бесцветны – их называют *этиолированными.* На свету они зеленеют.

Кроме хлорофилла хлоропласты содержат еще каротиноиды – два пигмента оранжевого и желтого цвета. Они представляют собой высокомолекулярные углеводороды: каротин $C_{40}H_{56}$ и ксантофилл $C_{40}H_{56}0_2$.

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

Мембраны тилакоидов, формирующих граны, состоят из наружного слоя, образованного молекулами белка, за которыми идет слой хлорофилла, далее липидный слой с каротиноидами и затем вновь слой белка. Рядом лежащая мембрана представляет собой зеркальное отображение вышеописанной.

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

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

В процессе индивидуального развития почти все типы пластид могут превращаться друг в друга. Пример превращения хлоропластов в хромопласты – изменение пластид при осеннем пожелтении листьев или при созревании плодов некоторых растений (томаты, рябина и др.). В хромопласты могут превращаться и лейкопласты.

В отличие от органелл в цитоплазме имеются образования, которые принадлежат к числу непостоянных клеточных структур, так как они периодически синтезируются и расходуются. Их называют *включениями.* К ним относятся продукты обмена и запаса питательных веществ в виде зерен, гранул, кристаллов и веществ, растворимых в клеточном соке.

В растительных клетках продуктом жизнедеятельности цитоплазмы является также целлюлозная клеточная стенка.

К физиологически активным веществам клетки относятся ферменты, витамины, гормоны, фитогормоны и фитонциды, они находятся в растворенном виде в гиалоплазме и могут выделяться клеткой в окружающую среду.

Клетки живых организмов, относящихся к разным царствам, существенно отличаются по составу органоидов, особенностям строения и жизнедеятельности (рис. 5).

Так, прокариотические клетки не имеют оформленного ядра и мембранных органоидов, клетки растений имеют целлюлозную клеточную стенку, пластиды и вакуоли с клеточным соком, клетки грибов отличаются хитинизированными клеточными оболочками, иногда имеют несколько ядер, а клетки животных лишены плотной оболочки, но покрыты *гликокаликсом* (углеводно-белковый слой на поверхности клетки), имеют клеточный центр. Эти отличительные особенности представлены в таблице 2.

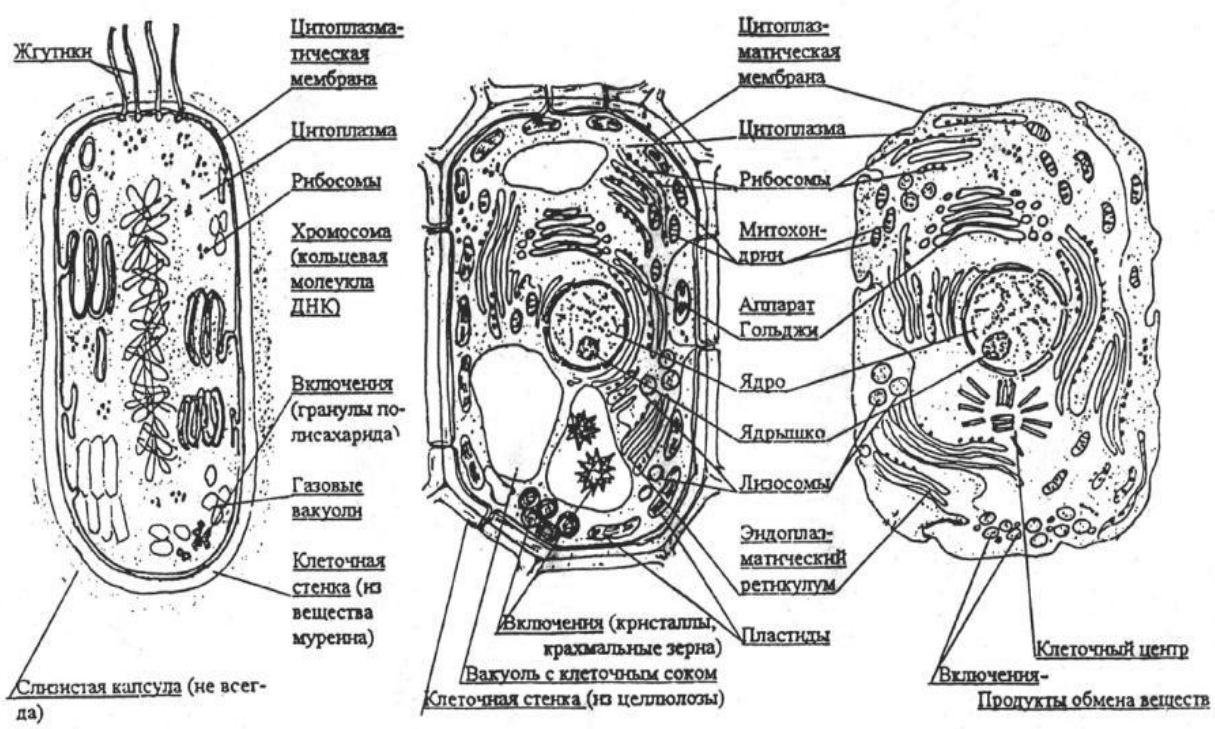


Рисунок 5 – Строение клеток бактерий, растений и животных

Таблица 2 – Сравнение клеточного строения представителей разных царств органического мира

Органоид	Функция	Бактерии	Растения	Грибы	Животные
1	2	3	4	5	6
Ядро	Хранение наследственной информации, синтез РНК	Нет	Есть	Есть	Есть
Рибосомы	Органеллы, состоящие из двух частей, производят синтез белка	Есть	Есть	Есть	Есть
Митохондрии	Органеллы, покрытые двойной мембраной, синтезируют АТФ	Нет	Есть	Есть	Есть
Комплекс Гольджи	Производит синтез сложных белков, полисахаридов, их накопление и секрецию	Нет	Есть	Есть	Есть

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6
Эндоплазматическая сеть	Производит синтез и транспорт белков и липидов	Нет	Есть	Есть	Есть
Центриоль	Во время деления клетки образует веретено деления	Нет	Нет	Нет	Есть
Хлоропласты	Производят синтез органических веществ из воды и углекислого газа с выделением кислорода	Нет	Есть	Нет	Нет
Лейкопласты	Производят накопление крахмала	Нет	Есть	Нет	Нет
Хромопласты	Придают окраску плодам и цветкам растения, т.к. содержат ксантофилл	Нет	Есть	Нет	Нет
Лизосомы	Производят расщепление различных органических веществ	Нет	Нет	Есть	Есть
Клеточная оболочка	Полисахаридная оболочка над клеточной мембраной, защищающая клетку	Есть, состоит из муреина	Есть, состоит из целлюлозы	Есть, состоит из хитина	Нет
Вакуоли	1. Накапливают клеточный сок 2. Переваривают частички пищи или выводят продукты распада (у одноклеточных)	Нет	Есть (1)	Нет	Есть (2)
Цитоскелет	Придаёт форму клетке	Нет	Есть	Есть	Есть
Органеллы для перемещения	Служат для перемещения в пространстве (реснички и др.)	Есть	Нет	Есть	Есть
Мезосомы	Осуществляют дыхание и синтез органических веществ	Есть	Нет	Нет	Нет

Контрольные вопросы

1. Перечислите основные этапы развития учения о клетке. Когда и кем была открыта клетка?
2. Сформулируйте основные положения клеточной теории. Кто является автором этих положений?
3. В чем заключается значение клеточной теории для развития биологии и мировоззрения?
4. Какие подходы используются для классификации живых организмов?
5. В чем состоит отличие прокариотических клеток от эукариотических?
6. Какие одномембранные органоиды имеются в клетке и каково их значение?
7. Какие двухмембранные органоиды имеются в растительных и животных клетках и каковы особенности их строения?
8. Какова роль нуклеиновых кислот в клетке? Чем отличаются молекулы ДНК и РНК?
9. Какое строение имеет хромосома в конце интерфазы и какие виды хромосом выделяют в зависимости от положения центромеры?
10. Чем отличаются по строению клетки разных царств живых организмов?

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК. РАЗМНОЖЕНИЕ

В процессах наследования признаков при росте, регенерации и размножении организмов определяющую роль играет поведение хромосом при делении клеток. Существует три основных вида деления клеток: *митоз, амитоз и мейоз*. Наибольшее значение имеют митоз, лежащий в основе роста многоклеточного организма и бесполого размножения, и мейоз, служащий основой полового размножения. *Амитоз* или прямое деление клетки встречается редко и может быть назван неполноценным делением, так как после него клетки не способны делиться митозом. При этом генетический материал между дочерними клетками распределяется неравномерно. Амитоз характерен для зародышевых и опухолевых клеток млекопитающих.

Биосинтез ДНК или репликация

Процесс удвоения молекул ДНК называется *репликацией*. Он обеспечивает преемственность генетического материала в поколениях клеток всех живых организмов. Этот процесс происходит в синтетический период интерфазы, перед делением клетки и основан на ряде принципов. Во-первых, это *комплементарность*, о которой уже упоминалось выше. Каждая из двух цепей ДНК служит матрицей для синтеза новых комплементарных им цепей. Во-вторых, каждая из дочерних молекул ДНК будет состоять из одной материнской и одной вновь достроенной комплементарной цепи. Эту закономерность отражает принцип *полуконсервативности*, т.е. в каждой молекуле ДНК половина старого материнского генетического материала и половина нового. В-третьих, противоположные цепи в молекуле ДНК имеют противоположную ориентацию, что отражает принцип *антипараллельности*. Одна из цепей имеет на одном конце гидроксильную группу, которая присоединяется к 3ˈ-углероду в сахаре дезоксирибозе, а на другом – остаток фосфорной кислоты в 5ˈ положении сахара. Другая цепь имеет противоположную направленность. Таким образом, 3ˈ-конец одной цепи противопоставлен 5ˈ-концу другой цепи (рис. 6).



Рисунок 6 – Репликация ДНК

Фермент ДНК-полимераза, принимающий участие в биосинтезе новой молекулы ДНК, может передвигаться по матричной цепи только в одном направлении от 3' к 5' концу матричной цепи, как показано на рисунке 6. Поэтому в ходе репликации одновременный синтез новых цепей идет антипараллельно. Для того чтобы начался процесс репликации исходная молекула ДНК должна расплестись на составляющие ее нити. Так как молекула состоит из миллионов пар нуклеотидов, она не может расплестись полностью, формируется репликативная вилка (рис. 7).

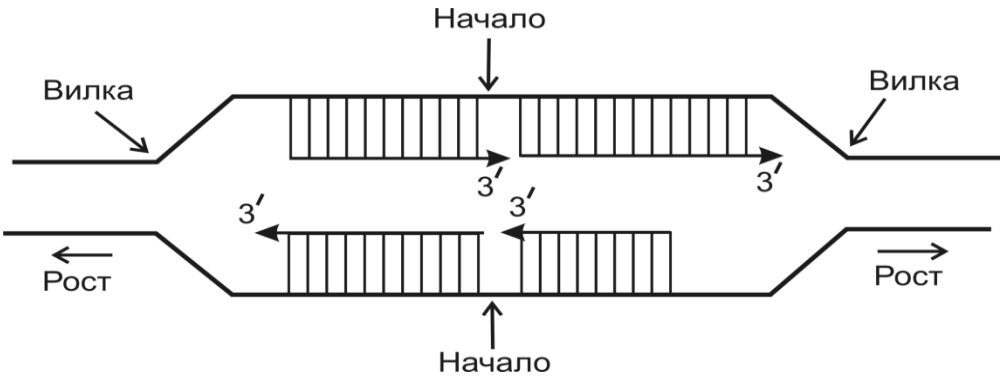


Рисунок 7 – Формирование репликативной вилки

Ключевую роль в процессе биосинтеза выполняет ДНК-полимераза, которая катализирует нуклеофильную атаку 3'-OH-групп растущего полунуклеотида и фосфотную группу

нуклеотида, отбираемого по принципу комплементарности. Если между азотистыми основаниями комплементарных нуклеотидов формируются водородные связи, то отщепляется пирофосфат с образованием фосфодиэфирной связи между нуклеотидами одной цепи. Затем процесс повторяется, и цепь постепенно удлиняется.

Для того чтобы ДНК-полимераза могла начать синтез, необходимо существование уже готового фрагмента ДНК, комплементарного матрице и содержащего свободную 3'-ОН-группу. Такой фрагмент называют затравкой или *праймером*.

Процесс репликации принято разделять на три фазы.

Инициация – начинается с образования репликативной вилки родительской ДНК и синтеза праймеров.

Элонгация – продвижение репликативной вилки по цепям родительской ДНК, сопровождаемое синтезом комплиментарных цепей.

Терминация – завершение процесса биосинтеза, определяемое специфическими последовательностями ДНК.

Особенность элонгации состоит в том, что на одной из цепей материнской ДНК синтез происходит непрерывно, поэтому эта цепь называется лидирующей, а на другой – отдельными фрагментами, которые были названы по фамилии описавшего процесс японского ученого Оказаки. Это объясняется продвижением ДНК-полимеразы в направлении от 5'- к 3'- концу синтезируемой цепи. Инициация каждого такого фрагмента осуществляется праймером, и синтез идет в противоположную от вилки сторону до тех пор, пока 3'- конец вновь синтезированного фрагмента не достигает 5'- конца предыдущего фрагмента. Фермент ДНК-лигаза обеспечивает соединение фрагментов в единую цепь.

Необходимо отметить, что в процессе также принимают участие другие ферменты. Например, хеликаза обеспечивает расплетение цепей при одновременном гидролизе АТФ, а ДНК-топоизомераза предотвращает накопление супервитков, которые вызываются образованием репликативной вилки.

Особенность репликации у эукариот заключается в том, что их ДНК находится в хромосомах. Поэтому перед началом синтеза нуклеосомы на какое-то время разрушаются. Однако позади репликативной вилки они вновь собираются, причем в

сборке принимают участие, как старые, так и новые гистоны. Таким образом, синтез белков-гистонов скоординирован с репликацией. У эукариот имеется несколько типов ДНК-полимеразы. Так α-полимераза осуществляет репликацию основной ДНК, β-полимераза обеспечивает репарацию повреждений, а γ-полимераза осуществляет репликацию ДНК митохондрий.

Жизненный цикл клетки. Митоз

Жизненный цикл клетки состоит из интерфазы и деления. Любая клетка возникает в результате деления и прекращает свое существование в результате следующего деления или гибели.

Период между двумя делениями – *интерфаза*. В этот период в клетке обнаруживается ядро. Хромосомы раскручены (неконденсированы). Если в этот период провести окрашивание и рассмотреть клетку под микроскопом, то в ядре можно увидеть скопление хроматина. Поскольку на протяжении интерфазы происходят разные процессы, принято выделять несколько периодов.

Пресинтетический период (**G_1**) характеризуется активным синтезом всех видов РНК, белков и других органических веществ. Клетка растет, активно образуется АТФ. К концу этого периода клетка достигает размеров материнской исходной клетки.

Синтетический период (**S**) отличается синтезом ДНК, т.е. происходит репликация, синтез белков-гистонов, репродукция центриолей. Также продолжаеются процессы биосинтеза органических веществ.

Постсинтетический (**G_2**) – клетка готовится к делению. Поэтому процессы биосинтеза постепенно прекращаются. Происходит удвоение митохондрий.

В некоторых случаях перед началом и после деления могут наступать периоды покоя, после которых клетка либо продолжает жизненный цикл, либо погибает.

Продолжительность жизненного цикла у разных клеток значительно варьирует. Например, у клеток кожного эпителия мыши генерационное время составляет 585,6 ч, при этом пресинтетический период будет длиться 528 ч. А некоторые клетки печени в течение многих лет могут находиться в пресинтетическим периоде и не приступать к митозу.

Митоз или кариокинез – непрямое деление клетки, при котором образуется две дочерние клетки с набором хромосом, равным материнскому. Процесс состоит из четырех этапов (рис. 8).

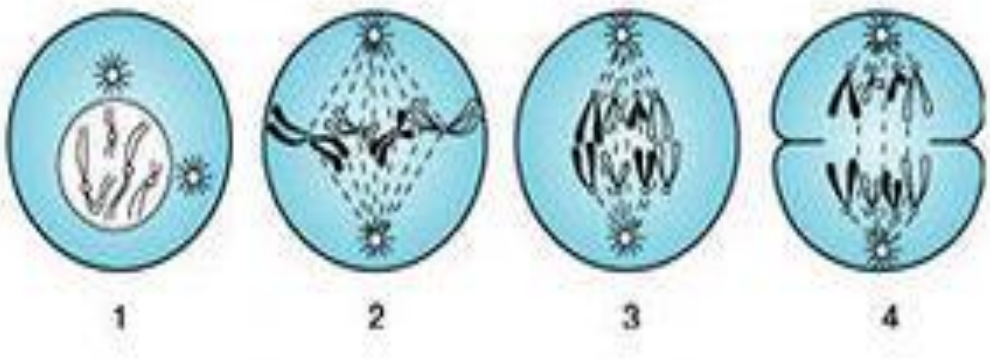


Рисунок 8 – Фазы митоза: 1 – профаза; 2 – метофаза; 3 – анафза; 4 – телофаза

Профаза характеризуется тем, что клетка перестает выполнять свои функции, ядерная оболочка растворяется, хромосомы спирализуются и становятся хорошо заметными под микроскопом. Из пучков микротрубочек формируется веретено деления. В клетках животных центриоли клеточного центра расходятся к полюсам клетки.

В *метофазе* хромосомы прикрепляются к нитям веретена деления и располагаются на экваторе клетки. Формируется, так называемая, метофазная пластинка или материнская звезда. При этом сестринские хромосомы обособляются, их плечи лежат отдельно друг от друга и соединены только центромерой.

В период *анафазы* нити веретена деления укорачиваются, и хроматиды (анафазные хромосомы) расходятся к полюсам клетки. В результате движения анафазные хромосомы приобретают вид шпилек, концы которых направлены в сторону экватора материнской клетки.

Завершается процесс *телофазой*, которая характеризуется делением цитоплазмы клетки (цитокинез) с образованием двух дочерних клеток. Хромосомы деспирализуются, вокруг них восстанавливается ядерная оболочка, и образуются ядрышки. Деление цитоплазмы в животных клетках происходит путем появления кольцевой перетяжки, которая углубляется от периферии к центру и постепенно делит клетку пополам (рис. 8). В растительных клетках в центральной части по экватору формируется структура из мелких гранул и диктиосом, называемая

фрагмопластом, разрастание которого к периферии приводит к разделению цитоплазмы.

Митоз обеспечивает увеличение числа клеток в многоклеточном организме, тем самым обуславливая процесс роста. При этом благодаря равномерному распределению генетического материала между дочерними клетками набор хромосом во всех клетках многоклеточного организма остается всегда постоянным, т.е. поддерживается постоянство вида, как биологической единицы. Также митоз является основой бесполого размножения у одноклеточных и образования спор бесполого размножения у грибов.

Деление клетки без предварительного удвоения генетического материала называют *амитозом*, или прямым делением. Это патологическое деление, которое приводит к неравномерному распределению генетического материала между дочерними клетками. После такого деления клетка уже не может делиться митозом. Амитоз часто наблюдается в опухолевых клетках и клетках зародышевых оболочек.

Мейоз

Мейоз – деление клетки, при котором из одной диплоидной клетки образуется четыре дочерние клетки с гаплоидным набором хромосом. Он состоит из двух последовательных делений, между которыми не происходит репликации ДНК, т.е. интерфаза практически отсутствует. При этом каждое деление состоит из четырех фаз. Перед началом деления в исходной диплоидной материнской клетке происходит репликация, т.е. молекулы ДНК удваиваются.

Первое деление мейоза называют редукционным, так как оно обеспечивает уменьшение количества хромосом в два раза. Однако количество ДНК при этом остается удвоенным. Профаза мейоза I включает шесть этапов и является самой продолжительной по времени. Первые два этапа – *предлептонема и лептонема* – связаны с укорочением и спирализацией хромосом, растворением ядерной оболочки и формированием веретена деления. Третий этап – *зигонема* характеризуется конъюгацией гомологичных хромосом. Они сближаются и слипаются по всей длине, образуя пары – биваленты или тетрады, состоящие из четырех хроматид. В это время могут происходить обмены участками

гомологичных хромосом – *кроссинговер*, обеспечивающий перекомбинацию генетического материала. Конъюгация хромосом завершается в четвертом периоде – *пахинеме*. Хромосомы утолщаются, укорачиваются и взаимно закручиваются, образуя пучки из четырех хроматид. В пятом периоде – *диплонеме* – происходит раскручивание и расталкивание гомологичных хромосом в каждом биваленте, но центромеры не разделяются и дочерние хроматиды каждой хромосомы расположены парами. Последний шестой период – *диакинез* связан с дальнейшей спирализацией и укорочением хромосом.

Когда тетрады прикрепляются к нитям веретена деления и выстраиваются по экватору клетки наступает *метофаза I*. При этом центромера каждой хромосомы в составе бивалента прикрепляется к отдельной нити веретена. В *анафазе I* пары дочерних хроматид в составе единой гомологичной хромосомы расходятся к противоположным полюсам клетки. Таким образом, разделяются гомологичные хромосомы, а не хроматиды, как в митозе. В *телофазе I* происходит деление цитоплазмы и образование двух клеток с уменьшенным в два раза или гаплоидным набором хромосом, при этом каждая хромосома состоит из двух хроматид (рис. 9).

Второе мейотическое деление вновь начинается с *профазы II*. Происходит деление центриолей и образование веретена деления, хромосомы укорачиваются и спирализуются. В *метофазу II* гомологичные хромосомы выстраиваются по экватору клетки, а в *анафазу II* хроматиды (сестринские хромосомы) расходятся к полюсам клетки. Процесс завершается *телофазой II*, когда делится цитоплазма, хромосомы деспирализуются и образуется ядерная оболочка (рис. 9). Так как в результате второго деления уменьшается количество ДНК, его называют *эквационным* или выравнивающим.

Биологическое значение мейоза состоит в образовании четырех гаплоидных клеток из одной диплоидной. При этом происходит перекомбинация генетического материала, как в отдельных хромасомах в результате кроссинговера, так и в клетке в целом, что обуславливает повышение генетического разнообразия. Поэтому мейоз лежит в основе полового размножения у животных и спор у растений.

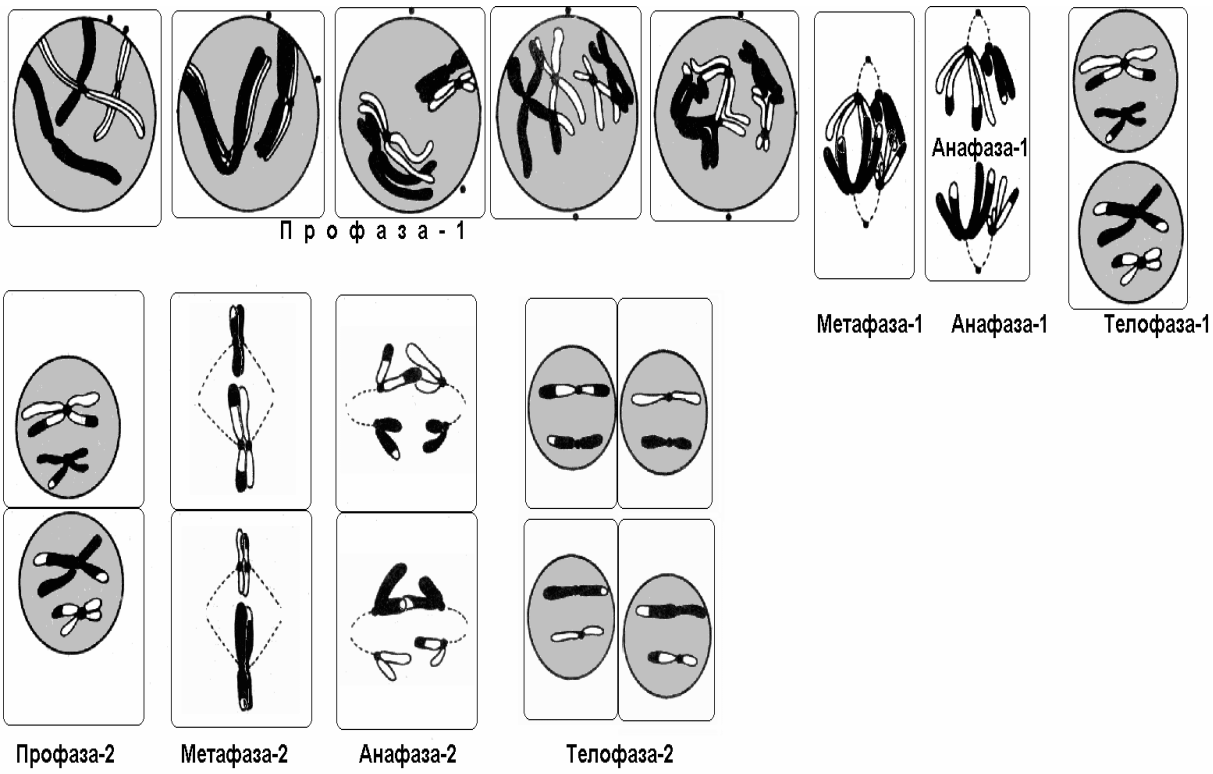


Рисунок 9 – Фазы мейоза

Гаметогенез

Половые клетки – *гаметы* у животных и человека закладываются в виде первичных клеток – *гоноцитов* на ранних стадиях эмбрионального развития. Процесс формирования женских яйцеклеток называют *оогенезом* или *овогенезом*, а мужских сперматозоидов – *сперматогенезом*.

Овогенез включает периоды размножения, роста и созревания. В *период размножения* гоноциты дают начало оогониям, которые делятся митозом. Затем наступает *период роста*, когда оогонии перестают делиться, растут, накапливают запасные питательные вещества, в них происходит реплицация ДНК. Они становятся овоцитами первого порядка. В *период созревания* происходит мейоз (рис. 10). После первого редукционного деления образуется две гаплоидные клетки, одна из которых овоцит второго порядка, а другая – полярное тельце. После второго эквационного деления из овоцита второго порядка образуется яйцеклетка, а также три полярных тельца, которые постепенно рассасываются.

Сперматогенез включает периоды размножения, роста, созревания и формирования. В периоде размножения гоноциты

дают начало сперматогониям, которые делятся митозом, растут, превращаясь в сперматоциты первого порядка. В период созревания происходит мейоз. При этом после первого деления образуются два сперматоцита второго порядка, а после второго деления – четыре гаплоидные сперматиды. Они в *период формирования* приобретают жгутик и морфологию, характерную для сперматозоида (рис. 10).

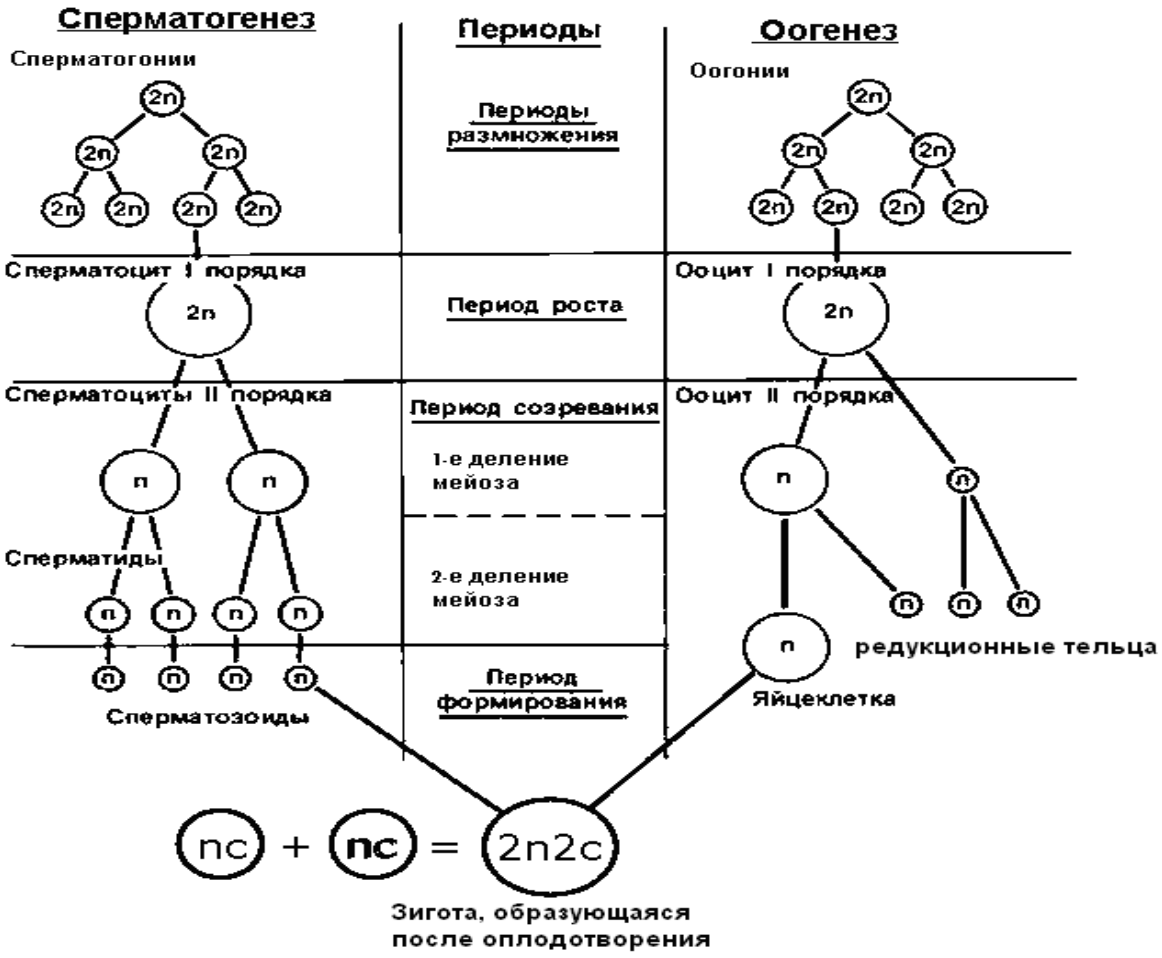


Рисунок 10 – Фазы гаметогенеза у животных

Слияние женских и мужских половых клеток называют оплодотворением. При этом восстанавливается диплоидный набор хромосом и образуется зигота.

У растений формирование гамет (гаметогенез) происходит путем митоза, так как они образуются на половом поколении гаметофите, а в основе процесса формирования спор (спорогенез) лежит процесс мейоза, который происходит на бесполом поколении спорофите. При этом стадии формирования микроспор

сходны со сперматогенезом, а мегаспор – с овогенезом, как показано на рисунке 11.

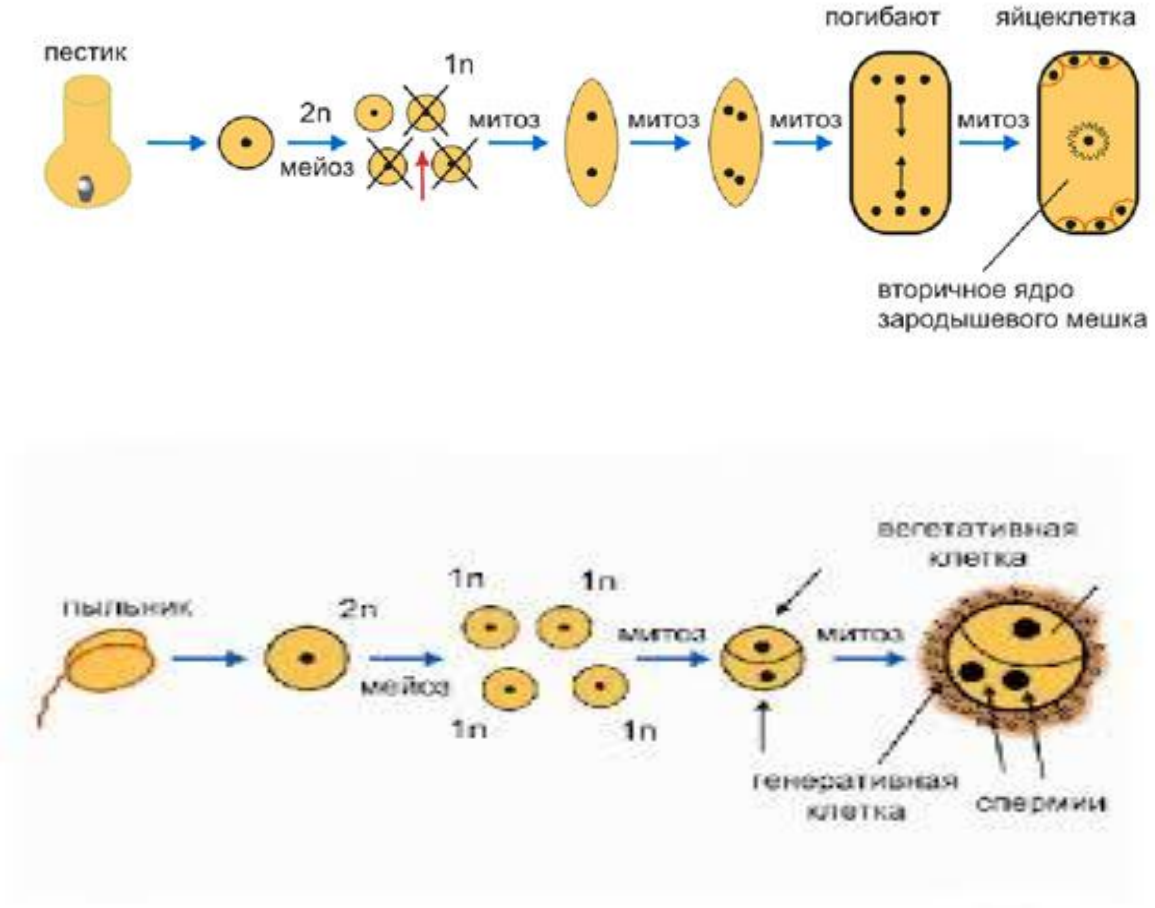


Рисунок 11 – Формирование гамет у цветковых растений

Оплодотворение и развитие зародыша

Процесс слияние мужских и женских половых клеток (гамет), ведущий к образованию зиготы, называется *оплодотворением*. У животных сперматозоиды окружают яйцеклетку и с помощью протеолитических ферментов растворяют её оболочку. Проникновение одного сперматозоида в цитоплазму яйцеклетки вызывает кортикальную реакцию, связанную с образованием оболочки оплодотворения, препятствующей полиспермии. После слияния ядер образуется зигота, в которой восстанавливается диплоидный набор хромосом. Период с момента формирования зиготы до прекращения существования организма называется процессом индивидуального развития организма или *онтогенезом*. Он, в свою очередь, включает периоды эмбрионального и постэмбрионального развития.

Эмбриональное развитие начинается с момента образования зиготы и заканчивается рождением или выходом из яйца. Этот период включает следующие стадии развития зародыша: дробление, гаструляцию, гисто- и органогенез. *Дробление* – митотическое деление зиготы, не сопровождающееся ростом клеток. В результате дробления образуется однослойный зародыш бластула, который имеет форму сферы, полой внутри (рис.12).

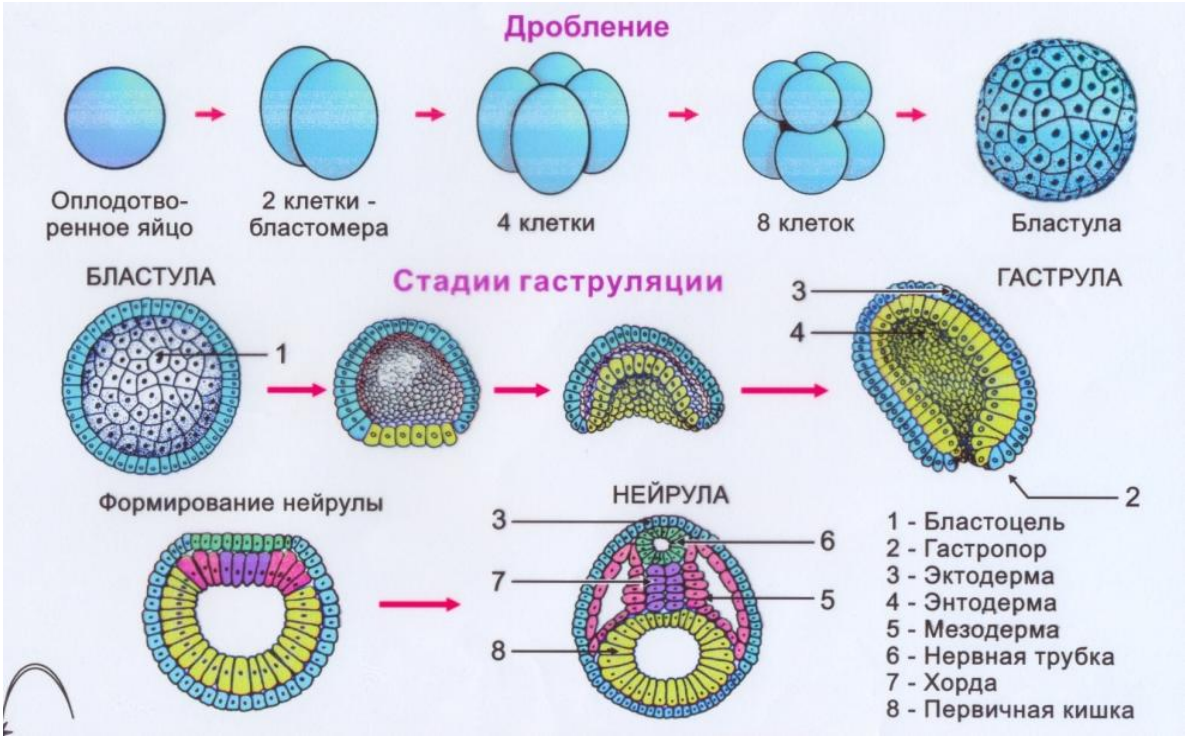


Рисунок 12 – Стадии эмбриогенеза

Бластула у многих видов имеет два полюса. На одном, вегетативном полюсе находятся более крупные клетки, наполненные желтком, а на другом, анимальном полюсе – мелкие клетки. В зависимости от количества желтка в яйце дробление может быть полным и неполным. *Полное* дробление или *голобластическое* встречается у некоторых рыб, всех амфибий у сумчатых и плацентарных млекопитающих. При этом зигота делится полностью, плоскость деления соответствует плоскости двухсторонней симметрии, т.е. зигота оказывается разделенной на более или менее одинаковые по размеру бластомеры.

В яйцах с большим количеством желтка, как у пресмыкающихся и птиц, дробление охватывает лишь часть зиготы, лишенную желтка, поэтому называется неполным или *дискоидальным*. Следует отметить, что для характеристики дробления

используют также показатели скорости деления бластомеров и их взаимного расположения. Эти характеристики значительно варьируют у разных видов животных.

Гаструляция связана с образованием двухслойного зародыша (рис. 12). Существует четыре способа образования гаструлы. Инвагинация – впячивание вегетативного полюса внутрь бластулы, эпиболия – обрастание вегетативного полюса, иммиграция – проникновение части клеток внутрь бластулы и деламинация – расслоение бластулы. В результате образуется два зародышевых листка. Наружный – *эктодерма* и внутренний – *энтодерма*. Затем у всех животных, кроме кишечнополостных, закладывается третий зародышевый листок – *мезодерма*.

Третий этап развития зародыша связан с формированием тканей и органов будущего организма. Так у хордовых животных из энтодермы формируется хорда, а из эктодермы – нервная трубка. Это особая стадия называется *нейрула* (рис. 12). Мезодерма формирует вторичную полость тела. За счет дифференциальной активности генов в разных типах клеток зародышевых листков обеспечивается синтез разных белков и, как следствие, формирование клеток, существенно отличающихся по форме и выполняемым функциям. Из эктодермы формируется нервная ткань и органы чувств, а также эпителиальные клетки кожи. Энтодерма дает начало для развития пищеварительной и дыхательной систем, а мезодерма – дает скелет, мышцы, соединительнотканный слой кожи, кровеносную, выделительную и половую системы. В результате формируется единый организм, клетки которого взаимодействуют друг с другом.

После рождения или выхода из яйца начинается постэмбриональное развитие, которое продолжается до смерти организма. У разных видов эта стадия онтогенеза может существенно различаться. Выделяют прямое и непрямое развитие. В первом случае появившийся организм похож на родительских особей, но отличается размерами, во втором – появляется личинка, которая и по внешнему виду, и по особенностям жизнедеятельности существенно отличается. Например, непрямое развитие имеют насекомые и земноводные. У насекомых выделяются стадии личинки и куколки, а у земноводных личинки (головастики).

У растений в оплодотворении, как правило, принимает участие только один спермий. Из зиготы у семенных растений формируется зародыш семени, а у споровых развивается новое растение. Оплодотворение у цветковых растений называется двойным, так как в нем принимают участие два спермия. Один из них, сливаясь с яйцеклеткой зародышевого мешка, образует зиготу, а другой вместе с диплоидной клеткой зародышевого мешка формирует эндосперм семени. Более подробно этот процесс рассматривается в разделе «Семенные растения».

Бесполое и половое размножение

Важной отличительной особенностью всех живых организмов является их способность к размножению. При этом в основе размножения лежит деление клеток. Различают два типа размножения – бесполое и половое. При *бесполом* размножении новое поколение является потомком одной родительской особи, причем для размножения используются соматические (вегетативные) клетки. Тогда как при половом новый организм, как правило, образуется из двух родительских особей, с использованием половых клеток (гамет). Формы размножения разнообразны и представлены в виде схемы на рисунке 13.

При бесполом размножении потомки являются генетическими копиями материнского организма, что снижает разнообразие и возможности эволюции. Однако, этот способ размножения дает возможности для быстрого увеличения численности особей и распространения при постоянных условиях окружающей среды. Бесполым делением размножаются одноклеточные организмы: бактерии, простейшие, грибы. Более распространенным является *бинарное деление*, когда материнская клетка делится на две дочерние. Однако встречается и *множественное деление*. Например, у споровиков, к которым относится возбудитель малярии, наблюдается несколько повторных делений ядра, после чего происходит деление цитоплазмы на множество дочерних клеток.

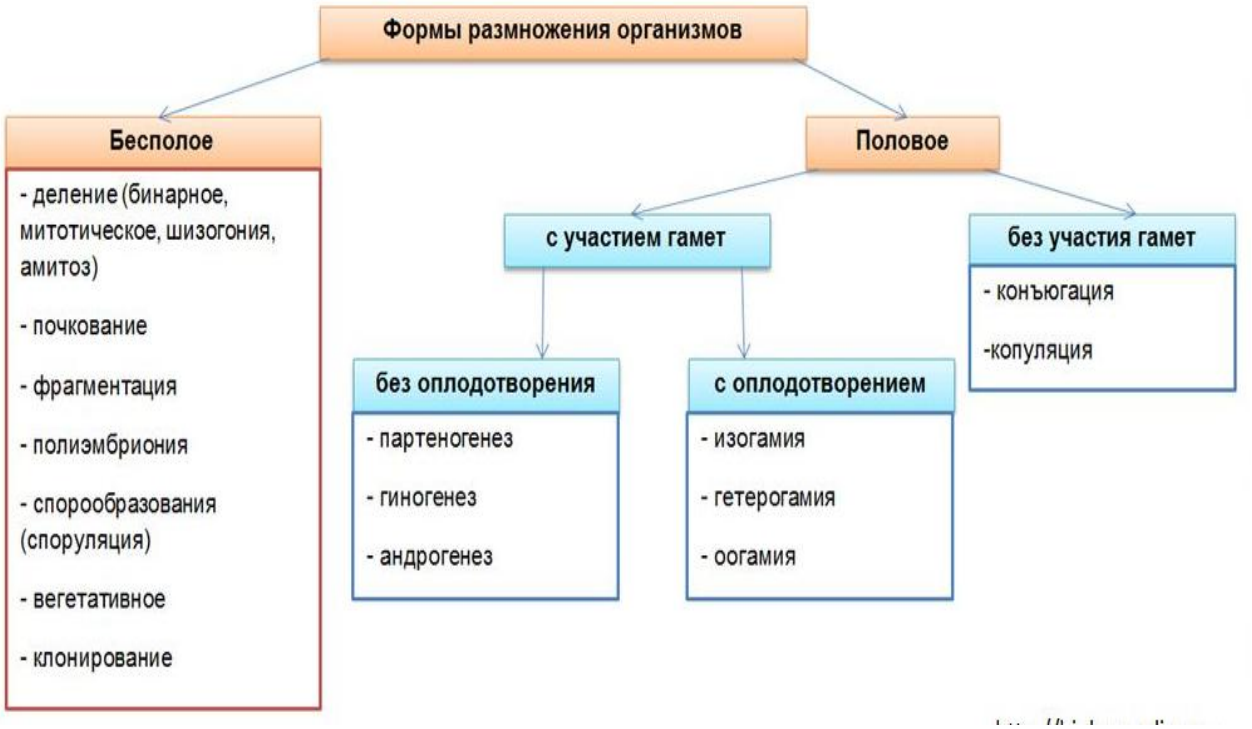


Рисунок 13 – Формы размножения

Почкование – одна из форм бесполого размножения, при котором новая особь образуется в виде выроста (почки) на теле родительской особи, а затем отделяется от неё, превращаясь в самостоятельный организм. Эта форма размножения встречается в разных группах живых организмов, особенно у кишечнополостных, например у гидры, или одноклеточных грибов, таких как дрожжи.

Некоторые полипы, ресничные и кольчатые черви могут размножаться путем деления целой особи на две или более частей. Такой способ деления получил название *фрагментация*. При этом из каждого фрагмента тела образуется новая самостоятельная особь. Фрагментация также широко распространена у водорослей, таких как спирогира.

Размножение путем образования специализированных клеток *спор*, содержащих зачатки нового поколения, характерно для растений и грибов. В основе спорообразования может лежать как митоз, так и мейоз. Поэтому споры могут быть разными по своему типу и функциям. А у бактерий спора вообще не является способом размножения. Каждая бактерия образует только одну спору – толстостенную оболочку на клетке, предназначенную для переживания неблагоприятных условий. Грибы размножаются как спорами, образующимися при митозе – бесполое

размножение, так и спорами, перед образованием которых происходит слияние клеток или ядер с последующим мейозом, поэтому это споры полового размножения. Спорообразование является частью жизненного цикла растений. Споры образуются на спорофитах в результате мейоза, но этому процессу не предшествует слияние клеток (оплодотворение) поэтому их можно отнести к бесполому размножению.

При *вегетативном размножении* новый организм происходит не из специализированных клеток, а из обычных соматических клеток. Особенно широко этот способ размножения представлен у растений, которые размножаются частями побега (листьями, черенками, отводками и т.п.) или видоизмененными побегами (клубнями, луковицами, корневищами), а также частями корней.

Идентичное потомство, происходящие из одной материнской особи, называют *клоном*. Члены каждого клона могут быть генетически различными только в случае возникновения мутации. По существу все способы бесполого размножения можно было бы назвать клонированием. Высшие животные не способны к бесполому размножению, однако в связи с развитием биотехнологий с конца XX века предпринимаются попытки клонирования разных видов животных. Пример успешного развития этого направления можно считать всем известную овечку Долли.

Полиэмбриония обусловлена развитием нескольких особей из одной зиготы, т.е. развитие однояйцевых близнецов. Например, у некоторых наездников, представителей перепончатокрылых насекомых из одной зиготы может развиваться до 3000 личинок, а у броненосца – до девяти зародышей. Спородическая полиэмбриония наблюдается и у человека, обуславливая рождение однояйцевых близнецов. Иногда и у растений образуется несколько зародышей в одном семени.

Половое размножение всегда связано с перекомбинацией генетического материала у дочерних организмов по сравнению с родительскими особями. Оно встречается у всех представителей растительного и животного мира и связано с образованием половых клеток гамет или обусловлено слиянием ядер или клеток. Например, у простейших широко распространены *копуляция и конъюгация*. Это формы полового размножения, при

котором не увеличивается число особей, но генетический материал участвующих в процессе клеток изменяется. Так, при копуляции у жгутиковых, клетки которых сливаются, а потом делятся, или при конъюгации у инфузорий, которые обмениваются мигрирующими ядрами через цитоплазматический мостик, в конце процесса, как и вначале имеется только две особи.

Если половое размножение обусловлено образованием гамет, то можно выделить два типа размножения – с оплодотворением и без него. В первом случае наблюдается слияние морфологически одинаковых (изогамия) или разных (гетерогамия) клеток. У растений и грибов может происходить образование специализированных гаметангиев (архегониев или оогониев и антеридиев), в которых образуются половые клетки. У некоторых видов оплодотворение связано со слиянием гаметангиев, а не гамет.

Партеногенез – это модификация полового размножения, при которой новый организм развивается из неоплодотворенной яйцеклетки. Этот процесс встречается как у животных, так и растений и обуславливает повышение скорости размножения. Существует два вида партеногенеза – гаплоидный и диплоидный, в зависимости от числа хромосом в женской гамете. У многих насекомых, в том числе пчел, муравьев и других наблюдается *гаплоидный партеногенез*, который обуславливает возникновение разных каст организмов в пределах одного сообщества. Так у медоносной пчелы из неоплодотворенных яйцеклеток развиваются мужские особи трутни (16 хромосом), а из оплодотворенных яиц – рабочие пчелы и новые матки (32 хромосомы). Трутни производят сперматозоиды путем митоза, а не мейоза. У тлей происходит диплоидный партеногенез, при котором ооциты претерпевают особую форму мейоза без расхождения хромосом. Все хромосомы переходят в яйцеклетку, а полярные тельца не получают ни одной хромосомы. Яйцеклетки развиваются в материнском организме, поэтому молодые самки рождаются вполне сформировавшимися.

У растений партеногенез представлен *апомиксисом* – процессом, имитирующим половое размножение, когда диплоидная клетка семязачатка, либо мегаспора развиваются в функциональный зародыш без участия мужской гаметы. В некоторых случаях у цветковых растений пыльцевое зерно стимулирует

апомиксис, но при этом не прорастает. По-видимому, пыльца способствует индукции гормональных изменений, необходимых для развития зародыша. Однако у цветковых растений при половом размножении обычно происходит двойное оплодотворение, когда один из спермиев сливается с яйцеклеткой, а другой – с диплоидной центральной клеткой зародышевого мешка. В результате из зиготы формируется зародыш семени, а из образовавшейся триплоидной клетки – эндосперм с запасными питательными веществами.

У некоторых животных и растений в формировании нового организма после оплодотворения может происходить только при участии одной из гамет – либо мужской, тогда процесс называется *андрогенез*, либо женской – *гиногенез*. Например, у некоторых насекомых основой генотипа становится привнесенное в яйцо ядро сперматозоида, тогда как женское ядро не развивается. Аналогичный процесс встречается у растений кукурузы и табака. При гиногенезе сперматозоид проникает в яйцо, стимулирует развитие ядра яйцеклетки, но слияния ядер не происходит. Поэтому гиногенез иногда рассматривают, как форму партеногенеза. Такой процесс обнаружен у многих видов нематод, костистых рыб, земноводных и покрытосеменных растений.

Контрольные вопросы

1. Из каких периодов состоит жизненный цикл клетки?
2. В чем заключается биологическое значение митоза и мейоза?
3. Как изменяется набор хромосом и молекул ДНК в клетке в ходе митоза и мейоза?
4. Какие существуют виды бесполого и полового размножения и каково их значение? Приведите примеры.
5. Почему половое размножение доминирует у высокоразвитых животных и человека?

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Общая характеристика и типы обмена веществ

Во всех клетках живых организмов непрерывно идут процессы обмена веществ и энергии – это *метаболизм***,** который объединяет процессы образования и распада веществ, поглощения и выделения энергии. При этом процессы синтеза веществ, сопровождающиеся поглощением энергии, принято называть *пластическим обменом, ассимиляцией или анаболизмом.* Например, такие процессы, как фотосинтез, хемосинтез, биосинтез белка и т.п. К реакциям *энергетического обмена, диссимиляции или катаболизма* принято относить процессы распада веществ, сопровождающиеся выделением энергии. В клетке и живом организме в целом эти процессы тесно связаны и дополняют друг друга.

С другой стороны, если рассматривать обмен веществ многоклеточного организма, то можно выделить *внешний обмен*, связанный с поглощением веществ и их преобразованием в организме до поступления в клетку и *внутренний обмен*, протекающий на клеточном уровне. Например, у животных под действием пищеварительных ферментов происходит расщепление белков, жиров и углеводов пищи на компоненты, которые транспортируются кровью к клеткам тела и участвуют в процессах обмена веществ на клеточном уровне.

В клетке постоянно идут процессы созидания (синтеза) и разрушения веществ. Синтезированные вещества используются для построения разных частей клетки, ее органоидов, секретов, ферментов, запасных веществ. Они используются для замены разрушенных или поврежденных молекул, благодаря чему клетка сохраняет постоянными свою форму и химический состав, несмотря на непрерывное их изменение в процессе жизнедеятельности.

Из внешней среды в клетку поступают пищевые вещества, которые служат материалом для реакций пластического обмена, а в реакциях расщепления из них освобождается энергия, необходимая для функционирования клетки. Во внешнюю среду выделяются вещества, которые клеткой больше не могут быть использованы. Совокупность всех ферментативных реакций клетки, т. е. совокупность пластического и энергетического

обменов (ассимиляции и диссимиляции), связанных между собой и с внешней средой, и называют *обменом веществ и энергии***.** Этот процесс является основным условием поддержания жизни клетки, источником ее роста, развития и функционирования.

В процессе эволюции у каждого вида живых организмов выработался свой тип обмена веществ, что обусловлено особенностями питания и средой обитания. Так, организмы, которые способны синтезировать органические вещества из неорганических объединяют в группу *автотрофов* (от греч. *аутос* – сам, *трофо* – питать). Для этого могут использоваться солнечный свет – фотосинтезирующие организмы, или фототрофы, либо энергия окислительно-восстановительных химических реакций – хемотрофы или хемосинтезирующие организмы. Представителями первой группы являются зеленые растения и сине-зеленые водоросли, а вторую группу представляют хемосинтезирующие бактерии.

Организмы, неспособные синтезировать органические вещества из неорганических и получающие их в ходе питания, составляют группу *гетеротрофов*. К ним относится большинство бактерий, грибы и животные. Если организмы питаются мертвым органическим веществом, их объединяют в группу *сапротрофов,* к которой будут принадлежать и хищники. В группу *паразитов*, живущих за счет использования живого органического вещества, объединяют как экто- так и эндопаразитов. Особую группу гетеротрофных организмов составляют *симбиотрофы*, которые обеспечивают себя органическими веществами за счет симбиоза с авторофными организмами. Примерами таких взаимовыгодных отношений могут быть грибы микоризообразователи, бактерии, обитающие в кишечнике животных и человека, клубеньковые бактерии и др.

По отношению к использованию воздуха (кислорода) в процессе обмена веществ все живые организмы подразделяются на две группы. Более мног*очисленные – аэробы,* которые потребляют кислород, и *анаэробы*, метаболизм которых не требует потребления кислорода. К последним относятся некоторые бактерии и многие эндопаразиты.

Фотосинтез

Фотосинтез – это процесс синтеза органического вещества, идущий с использованием световой энергии при участии специализированного пигмента – *хлорофилла*. Этот сложный многоступенчатый процесс происходит в клетках сине-зеленых водорослей и всех растений. Он имеет огромное значение для существования биосферы. За счет фотосинтеза ежегодно в состав органического вещества включается около 170 млрд. т углерода, поддерживается баланс кислорода и углекислого газа в атмосфере. В процессе фотосинтеза используется от 1 до 3% всей солнечной энергии, поступающей на Землю.

Зеленый цвет большинства растений обусловлен наличием пигментов, которые поглощают, главным образом, красные и фиолетовые лучи солнечного спектра. *Фотосинтезирующие пигменты* – хлорофиллы и каратиноиды, локализованные в мембранах хлоропластов, улавливая солнечный свет, играют основную роль при фотосинтезе. С возбуждения электронов хлорофилла под действием квантов солнечного света начинается *световая фаза*, в течение которой происходит ряд процессов, обуславливающих синтез глюкозы в *темновой фазе* фотосинтеза.

Расположение пигментов в мембранах тилакоидов обуславливает поглощение солнечного света и определяет формирование фотосинтетических единиц или фотосистем. Различают фотосистемы I и II (ФС I и ФС II). Каждая из этих единиц состоит из набора молекул вспомогательных пигментов, передающих энергию на молекулу главного пигмента, которая называется реакционным центром. В нем энергия света используется для осуществления химических реакций. Именно здесь световая энергия преобразуется в химическую. Каждая фотосистема содержит около 300 молекул хлорофилла. При этом главные пигменты представлены хлорофиллом-а со спектром поглощения Р690 и Р700 – это энергетические ловушки. Другие виды хлорофиллов и каратиноиды являются, по всей видимости, вспомогательными. Различия между двумя фотосистемами до конца не выяснены. Считается, что ФС II связана только с гранами, представлена более крупными частицами и улавливает более короткие волны спектра.

Под влиянием солнечного света молекула хлорофилла возбуждается, в результате чего один из её электронов переходит

на более высокий энергетический уровень. Этот электрон, проходя по цепи переносчиков (белков мембраны хлоропласта), отдаёт избыточную энергию на синтез молекул АТФ. А молекулы хлорофилла, потерявшие электроны, присоединяют электроны, образующиеся при расщеплении молекулы воды в процессе фотолиза:

$2H_2O = 4H+ + 4e- + O_2$.

Кислород, образующийся при расщеплении, выделяется в окружающую среду в свободной форме. Образовавшийся водород с помощью электронов присоединяется к веществу, способному транспортировать водород в пределах хлоропласта (переносчик водорода – НАДФ):

$НАДФН^+ + 2H + 4e- = НАДФ \cdot 2H$.

Процесс преобразования энергии света в энергию АТФ получил название *фотосинтетического фосфорилирования*. Различают циклическое и нециклическое фотофосфорилирование. При циклическом потоке электроны, переданные от молекулы хлорофилла первичному акцептору, возвращаются к ней обратно. А при нециклическом потоке происходят фотоокисление воды и передача электрона от воды к НАДФ. Выделяемая в ходе окислительно-восстановительных реакций энергия частично используется на синтез АТФ.

Темновая фаза фотосинтеза – это совокупность биохимических реакций, в результате которых происходит усвоение растениями углекислого газа атмосферы (CO_2) и образование углеводов. Ферменты, катализирующие темновые реакции, находятся в строме хлоропласта. Если оболочки хлоропласта разрушить, то эти ферменты из стромы вымываются, в результате чего хлоропласты теряют способность усваивать углекислый газ.

В темновой фазе с участием АТФ и НАДФ·2Н происходит восстановление CO_2 до глюкозы ($C_6H_{12}O_6$). Хотя свет не требуется для осуществления данного процесса, он участвует в его регуляции. Различают несколько способов восстановления:

1. *С3-фотосинтез, цикл Кальвина*. Это серия биохимических реакций, происходящих в строме хлоропласта, также называют пентозофосфатным циклом. Он состоит из трёх стадий:

карбоксилирования, восстановления, регенерации акцептора CO_2.

На первой стадии при участии ферментов и АТФ рибулозо-5-фосфат превращается в рибулозо-1,5-дифосфата. Последний является акцептором молекул углекислого газа и под действием рибулозодифосфаткарбоксилазы присоединяет CO_2. В результате образуются две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (3-ФГК), которая при участии фосфоглицераткиназы и АТФ превращается в 1,3-дифосфоглицериновую кислоту. Она с помощью НАДФ·2Н и дегидрогеназы восстанавливается до фосфоглицеринового альдегида (3-ФГА). После фиксации трех молекул CO_2 и образования шести молекул 3-ФГА пять из них используется для синтеза рибулозо-5-фосфата, а одна молекула 3-ФГА – для образования глюкозы;

2. *C_4-путь фотосинтеза или цикл Хетча-Слэка.* Такой тип фотосинтеза характерен для тропических и субтропических растений (сахарный тростник, кукуруза и др.). Листья этих растений содержат хлоропласты двух типов: обычные в клетках мезофилла и крупные хлоропласты, не имеющие гран и фотосистемы II в клетках обкладки, окружающих проводящие пучки.

В цитоплазме клеток мезофилла фосфоэнолпируваткарбоксилаза присоединяет CO_2 к фосфоэнолпировиноградной кислоте, образуя щавелево-уксусную кислоту. Она транспортируется в хлоропласты, где восстанавливается до яблочной кислоты при участии НАДФ·2Н. В присутствии ионов аммония щавелево-уксусная кислота превращается в аспарагиновую кислоту. Яблочная и (или) аспарагиновая кислоты переходят в хлоропласты клеток обкладки, декарбоксилируются до пировиноградной кислоты и CO_2. CO_2 включается в цикл Кальвина, а пировиноградная кислота переносится в клетки мезофилла, где превращается в фосфоэнолпировиноградную кислоту. Такой механизм позволяет растениям фотосинтезировать при закрытых из-за высокой температуры устьицах. Кроме того, продукты цикла Кальвина образуются в хлоропластах клеток обкладки, окружающих проводящие пучки. Это способствует быстрому оттоку фотоассимилятов, и тем самым повышается интенсивность фотосинтеза;

3. Фотосинтез по типу толстянковых, САМ-фотосинтез. У суккулентов (кактусов и растений сем. толстянковых

(*Crassulaceae*) процессы фотосинтеза разделены не в пространстве, как у других C_4-растений, а во времени. Этот тип фотосинтеза получил название CAM (crassulation acid metabolism)-путь. Устьица днем обычно закрыты, что предотвращает потерю воды в ходе транспирации, и открыты ночью. В темноте CO_2 поступает в листья, где фосфоэнолпируваткарбоксилаза присоединяет его к фосфоэнолпировиноградной кислоте, образуя щавелевоуксусную кислоту. Она восстанавливается НАДФН-зависимой малатдегидрогеназой до яблочной кислоты, которая накапливается в вакуолях. Днем яблочная кислота переходит из вакуоли в цитоплазму, где декарбоксилируется с образованием CO_2 и пировиноградной кислоты. CO_2 диффундирует в хлоропласты и включается в цикл Кальвина.

Хемосинтез

Хемосинтезирующие организмы представлены только бактериями. Они так же, как растения используют в качестве источника углерода углекислый газ, а источником энергии для синтеза органических веществ являются химические реакции. Энергия может выделяться, например, при окислении водорода, аммиака, железа (II), восстановлении серы из сероводорода и т.п. Бактерии-аэробы, которые используют в качестве акцептора электронов (и водорода) кислород, способны использовать эту энергию для синтеза углеводов. Так, нитрифицирующие бактерии окисляют аммиак с образованием нитритов, а затем и нитратов, что имеет важное значение в круговороте азота. Выделяющаяся при этом энергия используется ими для создания собственных органических веществ.

Биосинтез белка

Процесс биосинтеза белка относится к реакциям ассимиляции и имеет важное значение для клетки и организма в целом. Биосинтез начинается в ядре с процесса списывания информации о структуре белковой молекулы с ДНК на иРНК по принципу комплементарности. Он протекает как реакция матричного синтеза и называется *транскрипцией*. Этот процесс характеризуется синтезом молекулы информационной или матричной РНК (иРНК) на одной из цепей молекулы ДНК, которая

называется кодирующей. Вначале, как и при репликации, молекула ДНК расплетается с образованием вилки. Затем на одной из цепей ДНК с помощью фермента РНК-полимеразы происходит синтез полинуклеотидной цепи. Рибонуклеотиды при помощи фермента связываются друг с другом, в соответствии с принципом комплементарности, соответствующим нуклеотидам кодирующей цепи ДНК. В результате образуется незрелая, про-иРНК, которая претерпевает стадию созревания или *процессинга*. При этом происходит вырезание незначащих интронных последовательностей и последующее сшивание (*сплайсинг*) фрагментов, как схематично показано на рисунке 14. Также осуществляется защита концевых участков иРНК. Для этого к 5'-концу присоединяется «шапочка» или кэп-структура (гуанозинтрифосфат), а к 3'-концу множество адениловых нуклеотидов. Образующаяся зрелая иРНК поступает в цитоплазму, где на нее нанизываются рибосомы.

Одновременно в цитоплазме с помощью ферментов активизируется транспортная РНК (тРНК). Молекула тРНК напоминает по структуре лист клевера, на вершине которого находится антикодоновая петля, содержащая триплет нуклеотидов, соответствующий по коду определенной аминокислоте (антикодон), и основание или акцепторный участок («черешок»). К акцепторному участку на 3'-конце с помощью фермента *аминоацил-тРНК-синтетазы* с затратой АТФ присоединяется аминокислота (рис. 15).

Транспортная РНК доставляет аминокислоты к рибосомам. По принципу комплементарности антикодон связывается со своим кодоном, причем аминокислота располагается у активного центра рибосомы и с помощью ферментов соединяется с ранее поступившими аминокислотами. Затем тРНК освобождается от аминокислоты, а рибосома продвигается по молекуле иРНК вперед на один триплет, и процесс повторяется.

Различают три этапа в биосинтезе белка: *инициацию*, *элонгацию* и *терминацию***.**

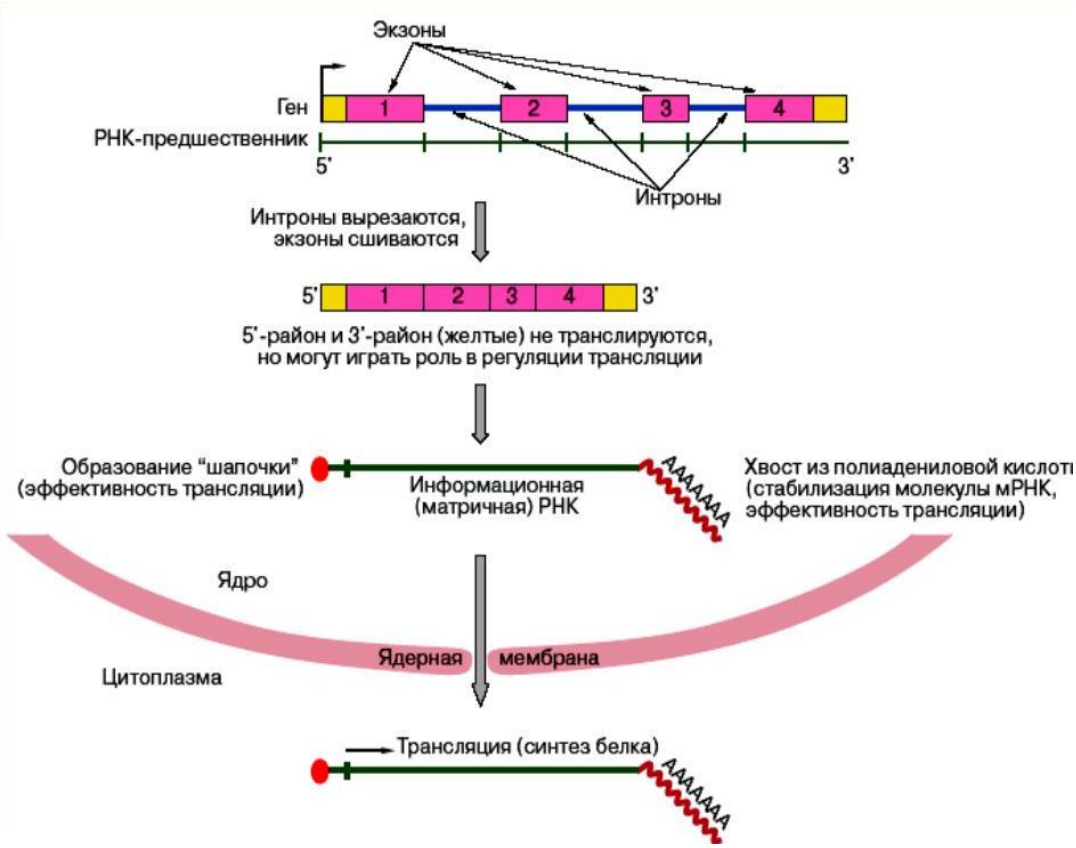


Рисунок 14 – Процессинг иРНК

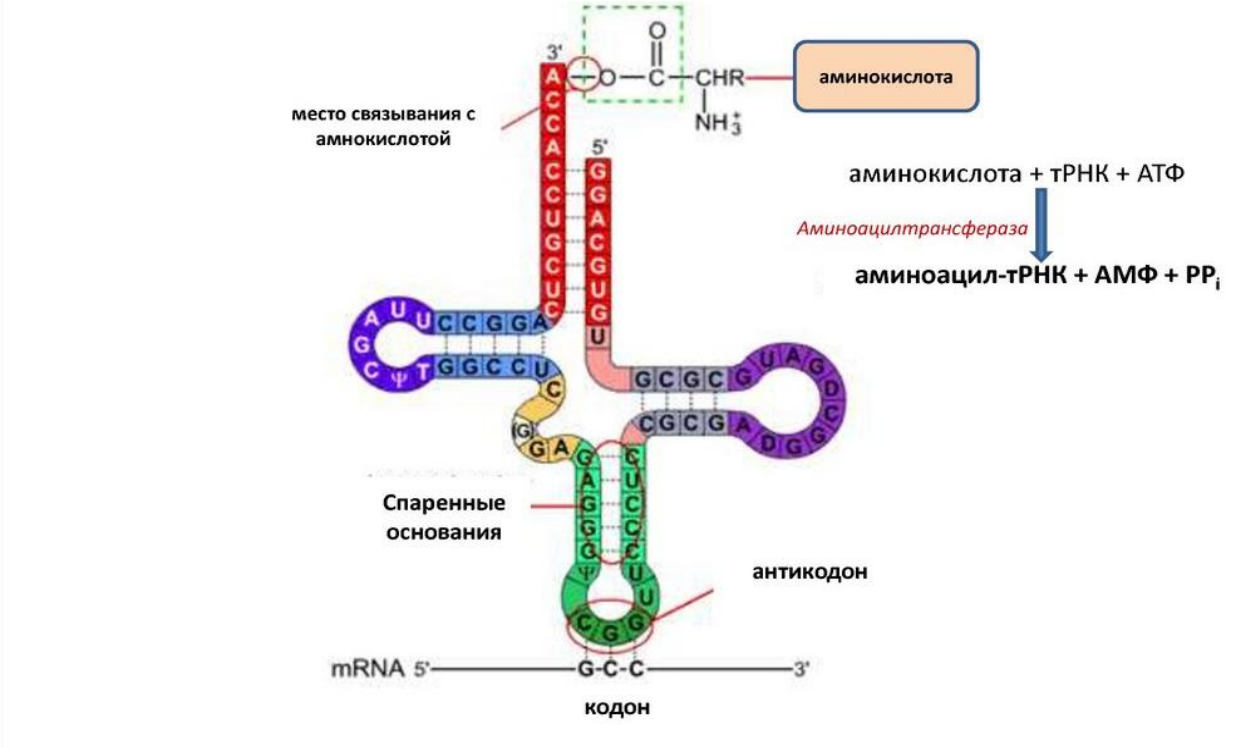


Рисунок 15 – Структура тРНК

В малой субъединице рибосомы расположен *функциональный центр рибосомы* (ФЦР) с двумя участками – *пептидильным (Р-участок)* и *аминоацильным (А-участок).* В ФЦР может находиться шесть нуклеотидов иРНК, три – в пептидильном и три – в аминоацильном участках.

Инициация. Синтез белка начинается с момента, когда к 5'-концу и-РНК присоединяется малая субъединица рибосомы, в Р-участок которой заходит т*РНК* с метионином, соответствующая стартовому кодону АУГ.

Элонгация. К образовавшейся структуре присоединяется большая субъединица рибосомы. В А-участок ФЦР поступает вторая тРНК, чей антикодон комплементарно соединяется с кодоном иРНК. *Пептидилтрансферазный центр* большой субъединицы катализирует образование пептидной связи между метионином и второй аминокислотой. Отдельного фермента, катализирующего образование пептидных связей, не существует. Энергия для образования пептидной связи поставляется за счет гидролиза АТФ.

На один цикл расходуется две молекулы АТФ. В А-участок заходит третья тРНК, и образуется пептидная связь между второй и третьей аминокислотами. Синтез полипептида идет от N-конца к С-концу, то есть пептидная связь образуется между карбоксильной группой первой и аминогруппой второй аминокислоты.

Скорость передвижения рибосомы по иРНК – пять-шесть триплетов в секунду, на синтез белковой молекулы, состоящей из сотен аминокислотных остатков, клетке требуется несколько минут.

Терминация. Когда в А-участок попадает кодон-терминатор (УАА, УАГ или УГА), с которым связывается особый белковый фактор освобождения, полипептидная цепь отделяется от тРНК и покидает рибосому. Происходит диссоциация, разъединение субъединиц рибосомы.

Так постепенно наращивается белковая цепочка, в которой аминокислоты располагаются в строгом соответствии с локализацией кодирующих их триплетов в молекуле иРНК. Синтез полипептидных цепей белков по матрице иРНК называется *трансляцией* (рис. 16).

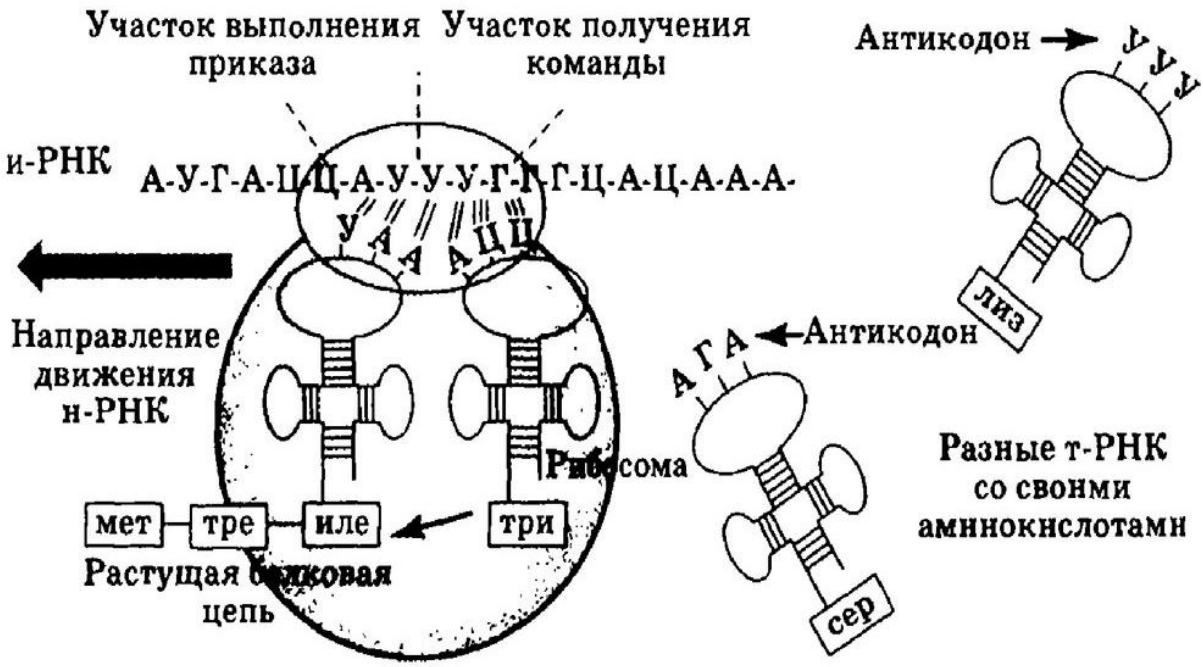


Рисунок 16 – Процесс трансляции

В клетках растительных и животных организмов белки непрерывно обновляются. Интенсивность синтеза тех или иных специфических белков определяется активностью соответствующих генов, с которых «считывается» иРНК. Следует отметить, что не все гены функционируют одновременно: активность проявляют лишь те, которые кодируют информацию о структуре белков, необходимых для жизнедеятельности организма в данный момент.

Энергетический обмен

Для жизнедеятельности любого живого организма необходима энергия. Растения аккумулируют солнечную энергию в органических веществах при фотосинтезе. В процессе энергетического обмена у растений, как и других организмов, органические вещества расщепляются, и энергия химических связей освобождается. Частично она рассеивается в виде тепла, а частично запасается в молекулах АТФ. Процессы дыхания и фотосинтеза у растений взаимосвязаны. При высокой интенсивности фотосинтеза процессы дыхания, как правило, замедляются.

У гетеротрофов энергетический обмен протекает в три этапа.

*Первый этап – подготовительный***.** Пища поступает в организм гетеротрофов в виде сложных высокомолекулярных соединений. Прежде чем поступить в клетки и ткани, эти вещества должны разрушиться до низкомолекулярных, более доступных для клеточного усвоения. На первом этапе происходит гидролитическое расщепление органических веществ, идущее при участии воды. Оно протекает под действием ферментов в пищеварительном тракте многоклеточных животных, в пищеварительных вакуолях одноклеточных, а на клеточном уровне – в лизосомах. Реакции подготовительного этапа также сопровождаются выделением энергии, но вся она рассеивается в виде тепла. Так, у млекопитающих и человека белки расщепляются до аминокислот в желудке и в двенадцатиперстной кишке под действием ферментов пептидгидролаз (пепсина, трипсина, хемотрипсина). Расщепление полисахаридов начинается в ротовой полости под действием фермента птиалина, а далее продолжается в двенадцатиперстной кишке под действием амилазы. Там же расщепляются и жиры под действием липазы. Образующиеся низкомолекулярные вещества поступают в кровь и доставляются ко всем органам и клеткам. В клетках они поступают в лизосому или непосредственно в цитоплазму. Если расщепление происходит на клеточном уровне в лизосомах, то вещество сразу же поступает в цитоплазму. На этом этапе происходит подготовка веществ к внутриклеточному расщеплению.

Второй этап – бескислородное окисление осуществляется на клеточном уровне при отсутствии кислорода. Он протекает в цитоплазме клетки и связан с расщеплением глюкозы, так как все остальные органические вещества (жирные кислоты, глицерин, аминокислоты) на разных этапах расщепления превращаются в глюкозу. Бескислородное расщепление глюкозы называется *гликолизом.* Глюкоза претерпевает ряд последовательных превращений. Вначале она преобразуется во фруктозу, фосфорилируется – активируется двумя молекулами АТФ и превращается во фруктозо-дифосфат. Далее молекула шестиатомного углевода распадается на два трехуглеродных соединения – две молекулы глицерофосфата (триозы). После ряда реакций они окисляются, теряя по два атома водорода, и превращаются в две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК). В результате этих реакций синтезируются четыре молекулы АТФ. Так как

первоначально на активацию глюкозы было затрачено две молекулы АТФ, то общий итог составляет 2АТФ. Таким образом, выделяющаяся при расщеплении глюкозы энергия частично запасается в двух молекулах АТФ, а частично расходуется в виде тепла. Четыре атома водорода, которые были сняты при окислении глицерофосфата, соединяются с переносчиком водорода $НАД^+$ (никотинамид-динуклеотидфосфат). Это такой же переносчик водорода, как и $НАДФ^+$, но участвует в реакциях энергетического обмена.

Обобщенная схема реакций гликолиза:

$$C_6H_{12}O_6 + 2НАД^+ = 2C_3H_4O_3 + 2НАД \cdot 2H + 2АТФ.$$

Восстановленные молекулы НАД·2Н поступают в митохондрии, где окисляются, отдавая водород. В зависимости от типа клеток, ткани или организмов пировиноградная кислота в бескислородной среде может превращаться далее в молочную кислоту, этиловый спирт, масляную кислоту или другие органические вещества. У анаэробных организмов эти процессы называются *брожением.*

Третий этап – биологическое окисление, или *клеточное дыхание* протекает только в присутствии кислорода и иначе называется *кислородным.* Он протекает в митохондриях. Пировиноградная кислота (ПВК) из цитоплазмы поступает в митохондрии, где подвергается окислению с образованием АТФ. Этот процесс называют *субстратным фосфорилированием*. ПВК теряет молекулу углекислого газа и превращается в уксусную кислоту, соединяясь с активатором и переносчиком коэнзимом-А. Образующийся ацетил-КоА далее вступает в серию циклических реакций. Продукты бескислородного расщепления: молочная кислота, этиловый спирт и другие – также далее претерпевают изменения и подвергаются окислению кислородом. В пировиноградную кислоту превращается молочная кислота, если она образовалась при недостатке кислорода в тканях животных. Этиловый спирт окисляется до уксусной кислоты и связывается с КоА. Циклические реакции, в которых происходит преобразование уксусной кислоты, носят название *цикла ди- и трикарбоновых кислот,* или *цикла Кребса,* по имени ученого, впервые описавшего эти реакции. В результате ряда последовательных реакций происходит декарбоксилирование –

отщепление углекислого газа и окисление водорода с образующихся веществ. Углекислый газ, образующийся при декарбоксилировании ПВК и в цикле Кребса, выделяется из митохондрий, а далее из клетки и организма в процессе дыхания. Таким образом, углекислый газ образуется непосредственно в процессе декарбоксилирования органических веществ. Весь водород, который снимается с промежуточных веществ, соединяется с переносчиком $НАД^+$, и образуется НАД·2Н. При фотосинтезе углекислый газ соединяется с промежуточными веществами и восстанавливается водородом. Здесь идет обратный процесс. Общее уравнение декарбоксилирования и окисления ПВК:

$$2C_3H_4O_3 + 6H_2O + 10НАД^+ = 6CO_2 + 10НАД\cdot 2Н.$$

Проследим теперь путь молекул НАД·2Н. Они поступают на кристы митохондрий, где расположена дыхательная цепь ферментов. На этой цепи происходит отщепление водорода от переносчика с одновременным снятием электронов. Каждая молекула восстановленного НАД·2Н отдает два водорода и два электрона. Энергия снятых электронов очень велика. Они поступают на дыхательную цепь ферментов, которая состоит из белков цитохромов. Перемещаясь по этой системе каскадно, электрон теряет энергию. За счет этой энергии в присутствии фермента АТФ-азы синтезируются молекулы АТФ. Одновременно с этими процессами происходит перекачивание ионов водорода через мембрану на наружную ее сторону. В процессе окисления 12 молекул НАД·2Н, которые образовались при гликолизе (две молекулы) и в результате реакций в цикле Кребса (10 молекул), синтезируется 36 молекул АТФ. Синтез молекул АТФ, сопряженный с процессом окисления водорода, называется *окислительным фосфорилированием.* Конечным акцептором электронов является молекула кислорода, поступающая в митохондрии при дыхании. Атомы кислорода на наружной стороне мембраны принимают электроны и заряжаются отрицательно. Положительные ионы водорода соединяются с отрицательно заряженным кислородом, и образуются молекулы воды. Вспомним, что кислород атмосферы образуется в результате фотосинтеза при фотолизе молекул воды, а водород идет на восстановление углекислого газа. В процессе энергетического обмена водород и

кислород вновь соединяются и превращаются в воду. Обобщенная реакция кислородного этапа окисления:

$$2C_3H_4O_3 + 4H + 6O_2 + 36\ АДФ = 6CO_2 + 6H_2O + 36\ АТФ.$$

Итак, выход молекул АТФ при кислородном окислении в 18 раз больше, чем при бескислородном. Таким образом, при расщеплении одной молекулы глюкозы на двух этапах образуется суммарно 38 молекул АТФ, причем основная часть 36 молекул – при кислородном окислении. Такой выигрыш энергии обеспечил преимущественное развитие аэробных организмов по сравнению с анаэробными.

Контрольные вопросы

1. Какие группы живых организмов можно выделить по типу обмена веществ? Чем они отличаются друг от друга?
2. Что такое фотосинтез? Охарактеризуйте световую и темновую фазы фотосинтеза.
3. Какие разновидности и особенности процесса фотосинтеза характерны для тропических растений?
4. Чем отличается САМ-фотосинтез? Для каких растений он характерен?
5. Что такое хемосинтез и каково его значение?
6. Какие этапы можно выделить в процессе биосинтеза белка?
7. Что такое процессинг и где локализован этот процесс?
8. Опишите процесс трансляции.
9. Каковы отличительные особенности процесса энергетического обмена в клетке?
10. Опишите основные этапы энергетического обмена.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ

Развитие представлений о наследственности и изменчивости

До начала XX в. попытки ученых объяснить явления, связанные с наследственностью и изменчивостью, имели в основном умозрительный характер. Постепенно было накоплено множество сведений относительно передачи различных признаков от родителей потомкам. Однако четких представлений о закономерностях наследования у биологов того времени не было. Исключением стали работы австрийского естествоиспытателя Г. Менделя.

Г. Мендель в своих опытах с различными сортами гороха установил важнейшие закономерности наследования признаков, которые легли в основу современной генетики. Результаты своих исследований Г. Мендель изложил в статье, опубликованной в 1865 г. в «Трудах Общества естествоиспытателей» в г. Брно. Однако опыты Г. Менделя опережали уровень исследований того времени, поэтому данная статья не привлекла внимания современников и оставалась невостребованной в течение 35 лет, вплоть до 1900 г. В этом году три ботаника Г. Де Фриз в Голландии, К. Корренс в Германии и Э. Чермак в Австрии, независимо проводившие опыты по гибридизации растений, натолкнулись на забытую статью Г. Менделя и обнаружили сходство результатов своих исследований с результатами, полученными Г. Менделем. 1900 год считается годом рождения генетики.

Первый этап развития генетики (с 1900-го примерно до 1912-го г.) характеризуется утверждением законов наследственности в гибридологических опытах, проведенных на разных видах растений и животных. В 1906 г. английский ученый В. Ватсон предложил важные генетические термины «ген», «генетика». В 1909 г. датский генетик В. Иоганнсен ввел в науку понятия «генотип», «фенотип».

Второй этап развития генетики (приблизительно с 1912-го до 1925-го г.) связан с созданием и утверждением хромосомной теории наследственности, в создании которой ведущая роль принадлежит американскому ученому Т. Моргану и его ученикам.

Третий этап развития генетики (1925-1940) связан с искусственным получением мутаций – наследуемых изменений генов или хромосом. В 1925 г. русские ученые Г.А. Надсон и Г.С. Филиппов впервые открыли, что проникающее излучение вызывает мутации генов и хромосом. В это же время были заложены генетико-математические методы изучения процессов, происходящих в популяциях. Фундаментальный вклад в генетику популяций внес С.С. Четвериков.

Для современного этапа развития генетики, начавшегося с середины 50-х годов XX в., характерны исследования генетических явлений на молекулярном уровне. Этот этап ознаменован выдающимися открытиями: созданием модели ДНК, определением сущности гена, расшифровкой генетического кода. В 1969 г. химическим путем вне организма был синтезирован первый относительно небольшой и простой ген. Спустя некоторое время ученым удалось осуществить введение в клетку нужного гена и тем самым изменить в желаемую сторону ее наследственность.

Генетика с момента своего появления занималась изучением важнейших свойств живого – наследственности и изменчивости. Если н*аследственность* – это способность всех живых существ сохранять и передавать в ряду поколений характерные для вида или популяции особенности строения, функционирования и развития, то и*зменчивость* – это свойство живых организмов приобретать новые признаки, которые отличают их от родительских особей и дают возможность приспосабливаться к новым условиям среды и эволюционировать. Наследственность обеспечивает постоянство и многообразие форм жизни и лежит в основе передачи наследственных задатков, ответственных за формирование признаков и свойств организма, а изменчивость предоставляет материал для естественного отбора и эволюции, делает каждую особь в какой-то мере уникальной и непохожей на других особей вида.

Материальной основой и элементарной единицей наследственности является *ген*. Каждый ген кодирует одну полипептидную цепь белка. В то же время ген представляет собой участок ДНК, который содержит определенную последовательность нуклеотидов. Эта последовательность уникальна для каждого организма и вида, но принципы и механизмы записи и передачи наследственной информации универсальны для всего

живого. Таким образом, после открытия этих положений во второй половине XX века представилась возможность решения целого ряда мировоззренческих, исследовательских и прикладных задач.

Историческое развитие концепции гена

В 1909 году В. Иогансенн постулировал понятие «ген». В это время господствует представление о стабильности, неизменяемости и неделимости гена. Обнаружение Т. Морганом сцепления генов привело к созданию модели «бусинки на нити», которая иллюстрировала представление о генах, расположенных друг за другом.

В конце 50-х годов XX века американский генетик С. Бензер показал, что ген является целостной и дискретной единицей, при программировании синтеза белка ген выступает как целостная единица, изменение которой вызывает перестройку структуры белка. Эта единица называется *цистроном.* Дискретность гена заключается в наличии у гена субъединиц. После 1980 г. было обнаружено, что определенные участки ДНК не кодируют белки, а выполняют регуляторную роль. Было показано, что структурные гены имеют кодирующие последовательности – *экзоны*, которые прерываются некодирующими последовательностями – *интронами*.

Гены подразделили на структурные, кодирующие белки, и регуляторные, которые позволяют активировать или ингибировать действие гена и влиять на процессы транкрипции и трансляции. Также можно выделить гены, необходимые для осуществления жизненно важных процессов, обеспечивающих обмен веществ, и гены, которые работают только в определенных клетках многоклеточного организма либо только при определенных условиях внешней среды. Последние могут включаться (*индуцироваться*) и выключаться (*репрессироваться*), т.е. их активность может регулироваться во времени. Они часто обеспечивают адаптивные функции и помогают клетке пережить стресс. Примером являются гены лактозного оперона у некоторых бактерий, которые активируются при дефиците глюкозы и наличии лактозы в среде.

Совокупность всех генов гаплоидного набора хромосом данного организма называют *геномом*. В геноме бактерий

подавляющее большинство генов уникальны. Исключением являются гены, кодирующие рРНК и тРНК. Эти гены повторяются в геноме бактерий по несколько раз. Следует отметить определенное несоответствие между числом пар нуклеотидов в геноме бактерий и числом генов в них. Геном эукариот характеризуется большим числом генов, большим количеством ДНК, в хромосомах имеется очень сложная система контроля активности генов во времени и пространстве, связанная с дифференциацией клеток и тканей в онтогенезе организма.

Количество ДНК в хромосомах велико и возрастает по мере усложнения организмов. Для эукариот характерна также избыточность генов. Так, у человека геном содержит число нуклеотидных пар, достаточное для образования более 2 млн. структурных генов, в то время как реализуется только 31 тыс. всех генов.

Больше половины гаплоидного набора генома эукариотов составляют уникальные гены, представленные лишь по одному разу. У человека таких уникальных генов – 64%, у дрозофилы – 70%.

Организация наследственного материала у прокариот и эукариот

По химической организации материала наследственности и изменчивости эукариотические и прокариотические клетки принципиально не отличаются друг от друга. Генетический материал у них представлен ДНК. Общим для них является и принцип записи генетической информации, а также генетический код. Одни и те же аминокислоты шифруются у про- и эукариот одинаковыми кодонами. Принципиально одинаковым образом у названных типов клеток осуществляется и использование наследственной информации, хранящейся в ДНК. Однако некоторые особенности организации наследственного материала, отличающие эукариотические клетки от прокариотических, обусловливают различия в использовании их генетической информации.

Наследственный материал прокариотической клетки содержится, главным образом, в единственной кольцевой молекуле ДНК, тогда как у эукариот наследственный материал больше по объему, расположен в основном в *хромосомах*, которые отделены от цитоплазмы ядерной оболочкой.

Значительные отличия имеются в молекулярной организации генов эукариотической клетки. В большинстве из них кодирующие последовательности *экзоны* прерываются *интронными* участками, которые не используются при синтезе тРНК, рРНК или пептидов. Эти участки удаляются из первично-транскрибируемой РНК, в связи с чем использование генетической информации в эукариотической клетке происходит несколько иначе. В прокариотической клетке, где наследственный материал и аппарат биосинтеза белка пространственно не разобщены, транскрипция и трансляция происходят почти одновременно. В эукариотической клетке эти два этапа не только пространственно отделены ядерной оболочкой, но и во времени их разделяют процессы созревания иРНК, из которой в этот период должны быть удалены неинформативные последовательности.

Исследование механизмов регуляции генов, кодирующих утилизацию молочного сахара лактозы у *E.coli*, позволило Ф. Жакобу и Ж. Моно (1961) предложить модель координированного контроля работы структурных генов, известную как *модель оперона.* Согласно этой модели в ее нынешнем виде, транскрипция группы структурных генов, кодирующих полипептиды, тесно связанные между собой функционально, регулируется двумя контролирующими элементами: геном-регулятором и оператором. Последний представляет собой последовательность нуклеотидов, примыкающую к регулируемым структурным генам. Если продуктом гена-регулятора является *белок-компрессор,* его присоединение к оператору блокирует транскрипцию структурных генов, создавая препятствия для присоединения РНК-полимеразы к специфичному участку-промотору, необходимому для инициации транскрипции. Напротив, если белком-регулятором служит *активный апоиндуктор*, его присоединение к оператору создает условия для инициации транскрипции. Оператор часто локализуется между промотором и структурными генами. *Последовательность ДНК, состоящая из тесно сцепленных структурных генов, оператора и промотора, и образующая единицу генетической регуляции, называется опероном*. Ген-регулятор может локализоваться рядом с опероном или на расстоянии от него (рис. 17). В регуляции работы оперонов участвуют также низкомолекулярные вещества – *эффекторы*,

выступающие как индукторы либо корепрессоры структурных генов, входящих в состав оперона.

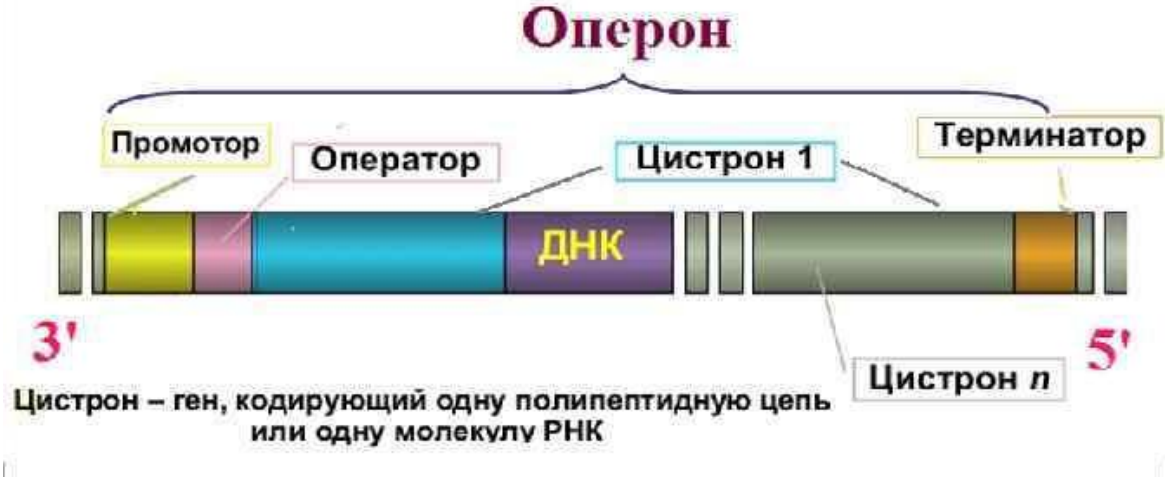


Рисунок 17 – Организация генетического материала у прокариот

Различают *индуцируемые* и *репрессируемые* опероны в зависимости от типа влияния на их работу молекул-эффекторов. У индуцируемых оперонов эффектор присоединяется к белку-репрессору и блокирует его связывание с оператором, препятствуя транскрипции структурных генов. Такой тип регуляции работы оперона называют *негативным*. Наряду с этим, индуцируемые опероны могут находиться под позитивным контролем регуляции, при котором эффектор связывается с регуляторным белком и активизирует его активный апоиндуктор, присоединяется к оператору, что обеспечивает возможность транскрипции оперона. Оба типа контроля регуляции действуют и в отношении репрессируемых оперонов. При негативном контроле эффектор, являющийся корепрессором, присоединяется к неактивному репрессору и активирует его. В результате репрессор приобретает способность присоединяться к оператору и тем самым блокировать транскрипцию оперона. При позитивном контроле функционирования репрессируемого оперона корепрессор связывается с активным апоиндуктором. Такой комплекс не может присоединяться к оператору, и структурные гены не транскрибируются.

Таким образом, при негативном контроле эффектор связывается с репрессором, что приводит к его инактивации либо активации и соответственно индуцирует либо репрессирует транскрипцию оперона. При позитивном контроле эффектор присоединяются не к репрессору, а к апоиндуктору, что разрешает,

или наоборот, блокирует транскрипцию в зависимости от того, какую форму (активную или неактивную) приобретает апоиндуктор в результате связывания с эффектором. Поскольку при транскрипции оперона, состоящего из нескольких структурных генов, образуется один общий транскрипт в виде молекулы полицистронной иРНК, все эти гены экспрессируются координированно.

Важнейшая особенность генетической организации эукариот – отсутствие у них оперонов, подобным оперонам бактерий. У высших эукариот гены, кодирующие ферменты, катализирующие последовательные этапы биосинтеза какого-либо метаболита, могут находиться в разных участках одной хромосомы или даже в разных хромосомах. Тем не менее, и физико-химический, и прямой визуальный анализы вновь синтезированной РНК с помощью электронного микроскопа показывают, что очень часто она состоит из нескольких десятков тысяч нуклеотидов. Поэтому правильнее говорить о функциональной генетической единице у эукариот, как о *транскриптоне* (Г.П. Георгиев), то есть участке ДНК, с которого считывается единая непрерывная молекула РНК (рис. 18).

Тем не менее, координация работы генов, детерминирующих какие-либо функции клетки, убедительно показана на ряде примеров. Так, введение в организм животного гидрокортизона или фенобарбитала, являющихся индукторами генома клеток печени, активируется группу генов, среди которых находятся как гены, кодирующие определенные белки, так и гены рРНК и тРНК. Иными словами, в ответ на действие указанных индукторов активизируется целая батарея генов. Предполагается, что существование гомологичных повторов способствует тому, что сигналы индукции служат как бы «ключами», отпирающими один и тот же «замок» в различных генах одной батареи. Это может означать, что один и тот же белок–репрессор связан с гомологичными повторами в каждом члене одной генной батареи.

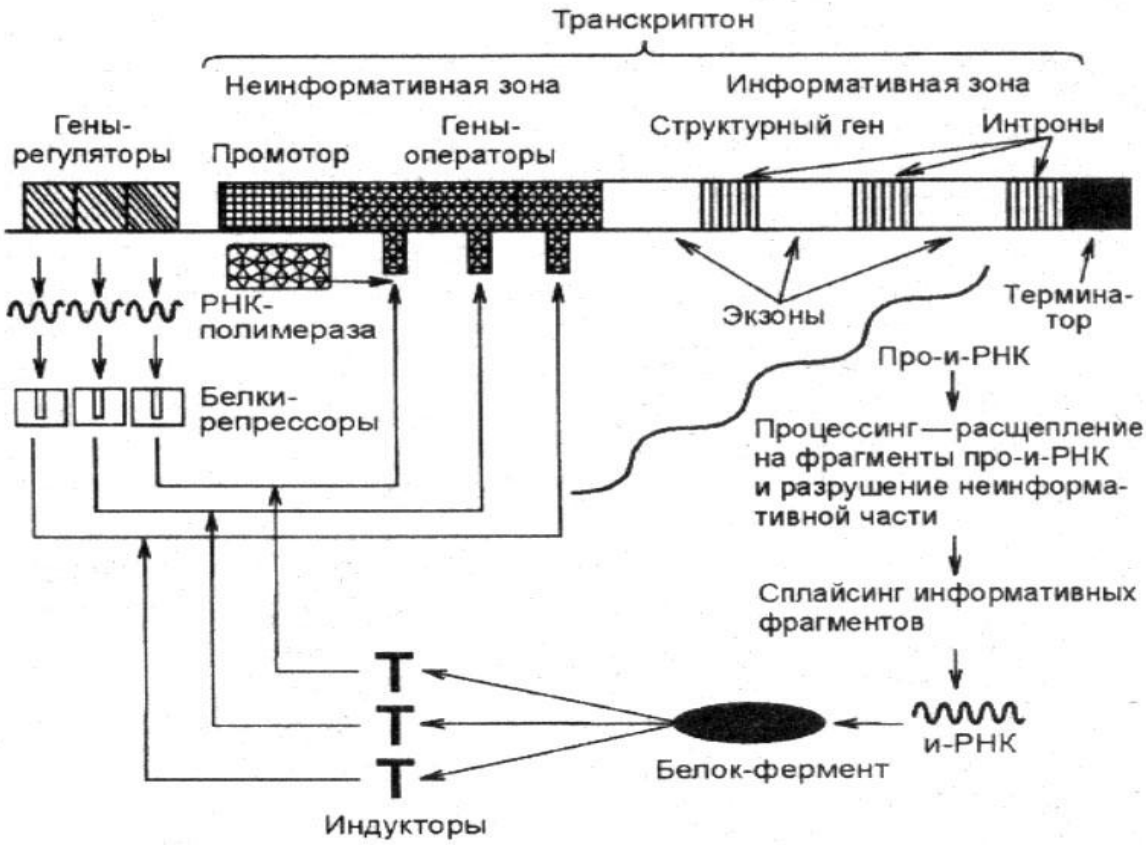


Рисунок 18 – Схема реализации генетической информации у эукариот

Фактов, указывающих на существование системы генетической регуляции в клетках высших растений и животных, немало. Следует, однако, заметить, что эти факты, в частности, обнаружение последовательностей типа «ящика Хогнесса», позволяют судить только о некоторых деталях регуляции, касающихся отдельных генов. Общая картина механизма генетической регуляции в эукариотических клетках пока неясна, однако сам факт тотальной регуляции действия генов сомнений не вызывает. Наиболее объективно он может быть оценен по числу типов генных продуктов (РНК копий) в цитоплазме. Этот вопрос был исследован на клетках человека линии HeLa, более 30 лет культивируемых in vitro. Геном клеток HeLa считается сильно депрессированным, то есть в них функционирует значительно большее (около 35 тысяч) число генов, чем в обычных соматических клетках, хотя это не означает, что клетки HeLa производят столь же большое количество конечных генных продуктов – полипептидов. Оказалось, что по функциональной активности гены клеток HeLa могут различаться почти на четыре порядка.

Так, существует около 12–13 тысяч РНК-копий, и несколько десятков генов, которым в цитоплазме соответствуют единичные молекулы иРНК.

Со времени открытия повторяющихся нуклеотидных последовательностей в эухроматической части генома многие авторы пытались обосновать их возможную роль в регуляции биохимических процессов у эукариот. Так, Р. Бриттен и Э. Дэвидсон (1979) обратили внимание на то, что первичные транскрипты имеют в своем составе повторяющиеся последовательности и, следовательно, их можно рассматривать как копии интерсперсной части генома. Внимание этих исследователей привлекли также два факта, полученные при изучении биохимических процессов в ядрах в ходе эмбрионального развития морского ежа.

Во-первых, среди молекул ядерных РНК присутствовали копии обеих цепей ДНК многих повторов. Во-вторых, набор РНК-копий повторов изменялся при переходе к каждой последующей стадии эмбриогенеза. В соответствии с ранее высказанным мнением о том, что чередование уникальных и повторяющихся последовательностей как важнейшая черта молекулярной организации эукариот служит одновременно и «зеркалом» генетической регуляции в эукариотических клетках, эти авторы развили гипотезу о координирующем транскрипте. Под этим термином понимается длинная молекула РНК, содержащая значительное число интерсперсных повторов и некодирующих уникальных последовательностей. В ходе процессинга координирующего транскрипта распадаются только уникальные последовательности. В ядре образуется набор повторов, специфичный для определенного типа клеток в количественном и качественном отношениях.

Второй тип транскриптов представлен молекулами РНК, в состав которых входят копии структурных генов и один или немногие повторы, считанные с цепи ДНК, комплементарной координирующему транскрипту. Таким образом, в ядре становятся возможны РНК–РНК взаимодействия копий интерсперсных повторов. Возникновение дуплексных структур вблизи РНК-копий структурных генов вызовет процессинг транскриптов второго типа, освобождение иРНК и ее транспорт в цитоплазму. Скорость транспорта иРНК, а в конечном итоге, и функциональную активность гена, будет определять интенсивность синтеза и

распада координирующего транскрипта. Несмотря на популярность этой гипотезы, она оставляет открытыми немало вопросов, из которых главный – вопрос о том, что же служит регулятором самого координирующего транскрипта?

Существенная особенность генетической регуляции в клетках эукариот – та, что процесс транскрипции зависит от состояния хроматина. Локальная компактизация ДНК в структуре хромомера полностью блокирует синтез РНК. В гигантских политенных хромосомах и в хромосомах типа ламповых щеток описаны мутации, инактивирующие ген, расположенный в какомлибо одном хромомере. Эти мутации, блокирующие декомпактизацию хромомера, находятся либо в самом хромомере, либо тесно с ним сцеплены. Скрещивание гетерозигот по таким регуляторным мутациям в F_2 дает расщепление 3:1, указывая на то, что они затрагивают единичные менделирующие факторы.

Следует подчеркнуть, что решение многих проблем регуляции генной активности будет, по-видимому, найдено на основе комплексного использования подходов и методов классической генетики и генной инженерии.

Генетический код

Генетический код – единая система записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов. Кодон (кодирующий тринуклеотид) – это единица генетического кода, тройка нуклеотидных остатков (триплет) в ДНК или РНК, кодирующих одну аминокислоту. Как уже упоминалось выше, в состав ДНК могут входить четыре азотистых основания: аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т) и цитозин (Ц). Число сочетаний из четырех по три составляет 4^3=64, то есть ДНК может кодировать 64 аминокислоты. Из них три – УАА, УАГ, УГА – не кодируют аминокислот, они были названы нонсенс-кодонами, выполняют функцию знаков препинания в процессе биосинтеза белка.

Сами гены не принимают участия в синтезе белка. Посредником между геном и белком является иРНК. Структура генетического кода характеризуется тем, что он является *триплетным*, т.е. состоит из триплетов. Эти три нуклеотида в ДНК называются триплет, в иРНК – кодон, в тРНК – антикодон.

Генетический код является *универсальным* для всех живых организмов на Земле. Немаловажным свойством является *избыточность (вырожденность)* – аминокислот всего 20, а триплетов, кодирующих аминокислоты 61, поэтому каждая аминокислота кодируется несколькими триплетами и это обуславливает генетическое разнообразие. Так как одинаковые у всех особей вида белки, состоящие из определенных аминокислот, кодируются в их ДНК по-разному. Однако, каждый триплет (кодон) кодирует только одну аминокислоту, что отражает свойство *однозначности*. Генетический код непрерывен или неперекрываем. Это означает, что последовательность нуклеотидов считывается триплет за триплетом без пропусков, при этом соседние триплеты не перекрывают друг друга.

Изменчивость, ее виды и значение

Изменчивость – это свойство живых организмов приобретать новые признаки, что служит необходимым условием развития и эволюции в изменяющихся условиях окружающей среды. Различают наследственную и ненаследственную изменчивость.

Наследственная (генотипическая) изменчивость связана с изменением самого генетического материала. *Ненаследственная (фенотипическая, модификационная)* изменчивость – это способность организмов изменять свой фенотип под влиянием различных факторов в пределах нормы реакции, заданной генотипом. *Норма реакции* – это границы фенотипической изменчивости признака, которые определяются генами организма, поэтому норма реакции по одному и тому же признаку у разных индивидов различна. Размах нормы реакции различных признаков также варьирует. Те организмы, у которых норма реакции шире по данному признаку, обладают более высокими адаптивными возможностями в определенных условиях среды, т.е. модификационная изменчивость в большинстве случаев носит адаптивный характер, и большинство изменений, возникших в организме при воздействии определенных факторов внешней среды, являются полезными.

Наследственная изменчивость более разнообразна по видам и причинам, ее обуславливающим. Так, принято выделять *комбинативную и мутационную* изменчивость. Первая связана с новым сочетанием неизменных генов родителей в генотипах

потомства, что обусловлено независимым расхождением гомологичных хромосом в анафазе I мейоза, случайным сочетанием гамет при оплодотворении, кроссинговером и случайным подбором родительских пар. *Мутации* – это редкие, случайно возникшие стойкие изменения генотипа, затрагивающие весь геном, целые хромосомы, части хромосом или отдельные гены. Они возникают под действием мутагенных факторов физического, химического или биологического происхождения. Поэтому мутации бывают:

1) *спонтанные,* возникшие ненаправленно, под действием неизвестного мутагена и *индуцированные*, вызванные искусственно действием известного мутагена;

2) *вредные, полезные и нейтральные* по своему значению для организма;

3) *соматические*, возникающие в соматических клетках и проявляющиеся у того индивида, у которого они произошли, и *генеративные*, возникающие в половых клетках и проявляющиеся фенотипически в следующих поколениях;

4) генные, хромосомные и геномные.

Хромосомные мутации – это изменения структуры хромосом в процессе клеточного деления. Различают ниже следующие виды хромосомных мутаций.

1. *Дупликация* – удвоение участка хромосомы за счет неравного кроссинговера.

2. *Делеция* – потеря участка хромосомы.

3. *Инверсия* – поворот участка хромосомы на 180°.

4.*Транслокация* – перемещение участка хромосомы на другую хромосому.

Геномные мутации – это изменение числа хромосом. Различают полиплоидию и гетероплоидию. *Полиплоидия* – кратное изменение числа гаплоидных наборов хромосом в кариотипе, характерном для данного вида. *Гетероплоидия* – это изменение числа отдельных хромосом в кариотипе, не кратного гаплоидному набору. В результате нерасхождения хромосом при гаметогенезе могут возникать половые клетки с лишними хромосомами, и тогда при последующем слиянии с нормальными гаплоидными гаметами они образуют зиготы 2n + 1, или *трисомики,* по определенной хромосоме. Если в гамете оказалось меньше на одну хромосому, то последующее оплодотворение приведет к

образованию зиготы 2n – 1, или *моносомика*, по какой-либо из хромосом. Полисомия и моносомия могут иметь самостоятельное фенотипическое проявление вследствие изменения соотношений доз некоторых генов или нарушения генного баланса. Так, А. Брексли и Дж. Беллинг в 20-х годах прошлого века показали, что создание трисомиков по каждой из 12 хромосом дурмана (*Datura stramonium*) приводит к появлению характерного, отличного от других типа растения. В частности, это выражалось в специфическом изменении формы семенной коробочки.

Часто, особенно у животных и человека, лишняя хромосома обусловливает депрессию развития и летальность. Например, лишняя Х-хромосома или 21-я хромосома у человека обусловливает тяжелые аномалии, обнаруживаются множественные дефекты физического и умственного развития. Описана гетероплоидия у растений (пшеница, табак, кукуруза) и некоторых домашних животных.

Генные мутации встречаются наиболее часто. Они обусловлены выпадением одного или нескольких нуклеотидов, вставкой лишних нуклеотидов, или заменой одного нуклеотида на другой. Происходят в результате нарушений при удвоении (репликации) ДНК. Эти мутации могут приводить к серьезным нарушениям. Например, у человека такие заболевания, как серповидноклеточная анемия, фенилкетонурия, являются следствием генных мутаций.

Генетика популяций

Виды живых организмов представлены в природе популяциями. *Популяция* – достаточно многочисленная совокупность особей одного вида в течение длительного времени населяющих определенную территорию, внутри которой осуществляется свободное скрещивание и которая в той или иной мере изолирована от соседних совокупностей особей этого же вида.

Популяция представляет экологическое, морфофизиологическое и генетическое единство особей вида. В эволюционном процессе она является неделимой единицей, т.е. является самостоятельной эволюционной структурой. Популяция является элементарной эволюционной единицей.

Эволюционируют не особи, а группы особей – популяции. Это самая мелкая из групп, способная к самостоятельной эволюции. Популяции характеризуются экологическими и генетическими особенностями.

Экологическая характеристика – величина занимаемой территории, плотность, численность особей, возрастная и половая структура, популяционная динамика.

Генетическая характеристика – генофонд популяции (полный набор генов популяции).

Генофонд описывают в частотах встречаемости аллельных вариантов генов или концентрации.

Генофонд популяции характеризуется:

1) *Единством*. Единство генофонда популяции заключается в характеристике вида, как закрытой системы, способности сохранять свою однородность по наследственным свойствам;

2) *Генетическим полиморфизмом***.** Природные популяции гетерогенны, они насыщены мутациями. При отсутствии давления внешних факторов эта гетерогенность находится в определенном равновесии;

3) *Динамическим равновесием генов*.

В популяцию входят особи, как с доминантными, так и рецессивными признаками, не находящимися под контролем естественного отбора. Однако, доминантная аллель не вытесняет рецессивную. Обнаруженная закономерность называется *законом Харди-Вайнберга* для идеальной популяции. Это популяция с большой численностью, свободным скрещиванием (панмиксия), отсутствием мутаций, миграций и естественного отбора.

Закон Харди-Вайнберга был сформулирован независимо друг от друга Годфри Харди и Вильгельмом Вайнбергом в 1908 году. Закон представляет из себя математическую модель, которая описывает влияние размножения на аллельные и генотипические частоты в популяции.

Закон Харди-Вайнберга соблюдается только при принятии некоторых допущений и может быть сформулирован как в большой, панмиксной популяции, где нет отбора, мутаций, миграций, наблюдается постоянство распределения гомо- и гетерозигот.

Для аутосомного локуса с двумя аллелями это соотношение можно записать как: $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$.

Допущения закона Харди-Вайнберга:

1. Популяция должна быть достаточно большой, теоретически – неограниченного размера.
2. Частоты аллелей в популяции не должны быть подвержены действию отбора, мутаций, миграций и дрейфа генов.
3. В популяции должно происходить случайное скрещивание.

В то же время существуют ассортативные скрещивания, которые влияют на аллельные частоты в популяции. Это неслучайные скрещивания, когда особи с определенным генотипом или фенотипом (сходным или различным) скрещиваются между собой чаще, чем это ожидается. Если пары образованы особями с близкими фенотипами, то говорят о положительной ассортативности, а если фенотипы различаются – об отрицательной. Следствия закона Харди-Вайнберга:

1. Если популяция находится в равновесии по Харди-Вайнбергу, то она не эволюционирует, т.е. размножение, как таковое, не влияет на частоты генов в популяции.
2. Если популяция находится в равновесии по Харди-Вайнбергу, то частоты аллелей определяют генотипические частоты. Это следует из математического выражения закона.
3. Популяция достигает равновесных частот p^2, 2pq и q^2 уже в первом поколении, при условии случайного скрещивания.

Если частота гена **A** равна ***p***, а частота гена **a** равна ***q***, то их концентрация:

$Ap + aq = 1$.

Сочетание гамет дает распределение генотипов по формуле:

$(Ap + aq)(Ap + aq) = AA\ p^2 + Aa\ 2pq + aa\ q^2$

Величины p^2, 2pq и q^2 – остаются постоянными этим объясняется тот факт, что особи с рецессивными признаками сохраняются наряду с доминантными. Соотношение гомо- и гетерозигот не меняется при разных вариантах реципрокных скрещиваний:

Математическое выражение закона Харди-Вайнберга для аутосомного локуса с тремя аллелями:

$(p + q + r)^2 = p^2 + 2pq + q^2 + 2pr + 2qr + r^2$.

Эволюционные факторы, действующие на популяции, приводят к изменению генофонда. Влияние элементарных

эволюционных факторов на изменение генофонда популяций сводится к действию *мутационного процесса, миграциям, дрейфу генов, естественному отбору.*

Мутационный процесс является постоянно действующим элементарным эволюционным фактором. Он обеспечивает изменчивость популяции по отдельным генам. Мутации являются элементарным эволюционным материалом. Давление мутационного процесса определяется изменением частоты аллеля по отношению к другому. Мутационный процесс постоянно поддерживает гетерогенность популяции, однако численность преобладания гетерозигот **Aa** над гомозиготами **aa** существенна, так как большинство патологических мутаций рецессивно. Например, учитывая большое количество генов у человека, следует предположить, что до 10% его гамет несут мутантные гены. Доминантные мутации проявляются уже в первом поколении и подвергаются действию естественного отбора сразу. Рецессивные – накапливаются, проявляются фенотипически только в гомозиготном состоянии. Накопление мутантных аллелей создает гетерогенность популяции и способствует комбинативной изменчивости. Средняя степень гетерозиготности у человека составляет 6,7%, а в целом у позвоночных – 6,0%. Учитывая, что у человека имеется около 32000 структурных генов, это означает, что каждый человек гетерозиготен более чем по 2000 локусам. При этом, теоретически возможное число различных типов гамет составляет 2^{2150}. Такое число гамет не может образоваться не только у отдельного человека, но и у всего человечества за все время его существования. Это значение значительно больше числа протонов и нейтронов во Вселенной.

Дрейф генов – это колебания частот генов в ряду поколений, вызываемые случайными причинами, например малочисленностью популяций. Дрейф генов – процесс совершенно случайный и относится к особому классу явлений, называемых ошибками выборки. Общее правило состоит в том, что величина *ошибки выборки* находится в обратной зависимости от *величины выборки*. Применительно к живым организмам это означает, что чем меньше число скрещивающихся особей в популяции, тем больше изменений, обусловленных дрейфом генов, будут претерпевать частоты аллелей.

Случайный рост частоты одной какой-либо мутации обычно обусловливается преимущественным размножением в изолированных популяциях. Это явление называется *«эффектом родоначальника»*. Он возникает, например, когда несколько семей создают новую популяцию на новой территории. В ней поддерживается высокая степень брачной изоляции, что способствует закреплению одних аллелей и элиминацию других. Последствия «эффекта» – неравномерное распределение наследственных заболеваний человеческих популяций на земле.

Случайные изменения частот аллелей, подобные тем, которые обусловлены «эффектом родоначальника», возникают и в случае, если в популяции в процессе эволюции происходит резкое сокращение численности.

Дрейф генов приводит:

1) к изменению генетической структуры популяций: усилению гомозиготности генофонда;

2) к уменьшению генетической изменчивости популяций;

3) к дивергенции популяций.

Изоляция – это ограничение свободы скрещивания. Она способствует дивергенции – разделению популяций на отдельные группы и изменению частот генотипов. Изоляции популяций приводят к родственным скрещиваниям, инбридингу и дрейфу генов. Это, в свою очередь, приводит к проявлению рецессивных патологических генов в гомозиготном состоянии, что способствует смертности.

Миграция или поток генов – это перемещение особей из одной популяции в другую и скрещивание иммигрантов с представителями местной популяции. Поток генов не изменяет частот аллелей у вида в целом, однако в локальных популяциях они могут измениться, если исходные частоты аллелей в них различны. Достаточно даже незначительной миграции, такой как одна особь на тысячу за поколение, для предотвращения дифференциации популяций умеренной величины.

Естественный отбор выполняет в популяциях функцию стабилизации генофонда, а также поддержания наследственного разнообразия. Основное назначение действия естественного отбора – сохранение особей с полезными и гибель с вредными признаками, а также дифференциальное размножение (вклад особи в генофонд популяции при избирательном размножении).

Действие отбора обеспечивает способность организма вносить вклад в генетический состав будущего поколения. Это осуществляется двумя путями:

1) отбором на выживаемость;

2) использованием генетических факторов, влияющих на размножение.

Изменение в генофондах популяций всегда происходит под влиянием сложного комплекса эволюционных факторов. Важное значение имеет соотношение отбора и давлений мутаций. Если данный аллель поддерживается отбором, тогда носители этого аллеля, как более приспособленные, характеризуются преимущественным размножением. В результате отбор вытесняет все другие аллели.

Существование в популяции неблагоприятных аллелей в составе гетерозиготных генотипов называют *генетическим грузом*. Некоторые рецессивные аллели, вредоносные в гомозиготном состоянии, могут сохраняться в гетерозиготных генотипах и при некоторых условиях среды доставлять селективное преимущество; примером служит аллель серповидноклеточности в местах распространения малярии. Любое повышение частоты рецессивных аллелей в популяции в результате вредных мутаций увеличивает ее генетический груз.

В популяциях самооплодотворяющихся организмов происходит процесс гомозиготизации, и уравнение Харди-Вайнберга не работает. Популяция будет разделяться на чистые линии с разными генотипами. Отбор в чистых линиях неэффективен. Однако полной гомозиготизации таких популяций не происходит, так как этому препятствует мутационный процесс.

В опытах по исследованию естественных популяций дрозофил Четвериков доказал, что природные популяции насыщены мутациями. Вновь возникшая мутация, чтобы стать достоянием популяции должна сохраняться и размножаться, т.е. оказаться в составе генотипов целого ряда организмов. По мере увеличения концентрации мутаций в популяции они переходят в гомозиготное состояние.

В 1903 году датский генетик В. Йогансен показал, что соотношение генотипов ряду поколений от исходной гетерозиготной особи можно рассчитать по формуле:

$(2^{n+1} – 2)/2$AA : 2 Aa : $(2^{n+1} – 2)/2$aa, где n – порядковый номер поколения. Исходя из этого, можно определить долю гетерозигот в n-поколении генов по формуле $1/2^n$.

Контрольные вопросы

1. Что такое наследственность и изменчивость? Как происходило развитие представлений о природе наследственности?
2. Какой значение для генетики имели работы Г.Менделя?
3. Какие ученые внесли существенный вклад в развитие представлений о наследственности и изменчивости?
4. В чем отличие в организации наследственного материала у прокариот и у эукариот?
5. Что такое экзоны и интроны?
6. По каким признакам можно отличить модификационную изменчивость?
7. Какие виды наследственной изменчивости выделяются и каково их значение для организма и вида?
8. Чем характеризуется генофонд популяции и каково значение мутационного процесса и естественного отбора?

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Отличительные особенности вирусов

Впервые существование вируса доказал в 1892 году Д.И. Ивановский. Он изучал возбудитель мозаичной болезни табака, который не мог быть обнаружен в тканях больных растений с помощью микроскопа и не культивировался на искусственных питательных средах. Используя метод фильтрации через бактериологические фильтры, Ивановский открыл вирусы – новую форму жизни, имеющую размеры примерно от 20 до 300 нм. Метод фильтрации считался основным для идентификации вирусов до 30–40-х годов XX века. С его помощью были открыты вирусы: табачной мозаики, ящура, желтой лихорадки, оспы и трахомы, полиомиелита, кори, герпеса.

Слово «вирус» в древнеримском языке служило для обозначения понятия «отрава, яд». Наука, изучающая вирусы, называется вирусологией.

Так как размеры вирусов меньше полудлины световой волны, их нельзя увидеть в световой микроскоп. Вирусы способны размножаться только внутри живой клетки, поэтому являются облигатными паразитами. Они состоят из генетического материала, который может быть представлен ДНК или РНК, составляющей сердцевину вируса и белковой оболочки – *капсида*. Некоторые вирусы имеют дополнительную липопротеиновую оболочку.

Оболочка вирусов построена из повторяющихся субъединиц – *капсомеров*. Из капсомеров образуются структуры с высокой степенью симметрии, способные кристаллизоваться. Выделяют три типа симметрии, характерные для вирусов. Вирусы со спиральной симметрией характеризуются цилиндрической формой, так как капсомеры укладываются по спирали. Лучшей иллюстрацией такого типа симметрии может служить вирус табачной мозаики (рис. 19).

Кубический тип симметрии обусловлен тем, что капсомеры образуют структуру в виде икосаэдра, в котором 20 треугольных граней, 12 вершин и 30 ребер. У некоторых вирусов на вершинах капсида могут располагаться антенны или выступы (рис. 20).

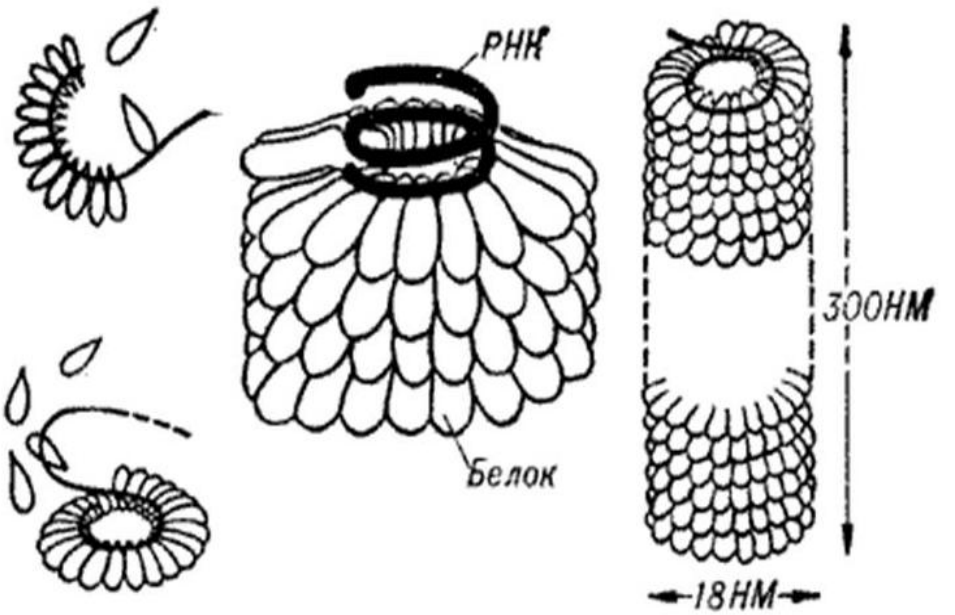


Рисунок 19 – Структура вируса табачной мозаики, палочковидный вирус со спиральной симметрией

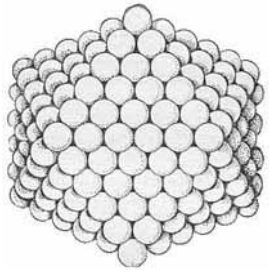


Рисунок 20 – Строение вируса с кубической симметрией

Смешанный тип симметрии характерен для бактериофагов – вирусов, поражающих бактериальные клетки. В составе их капсида имеется икосаэдрическая головка и цилиндрический хвост (рис. 21)

Генетический материал у вирусов значительно варьирует по числу генов от трех-четырех (парвовирус) до 150 (вирус оспы). Большинство вирусов животных имеют гаплоидный геном, за исключением ретровирусов, которые имеют диплоидный геном, представленный двумя идентичными молекулами РНК. У вирусов с фрагментарным геномом (вирусы гриппа, реовирусы) каждый фрагмент обычно представляет собой один ген.



Рисунок 21 – Строение бактериофага

Так же, как и геном эукариотической клетки, ДНК-геном ряда вирусов животных имеет мозаичную структуру, при которой смысловые последовательности чередуются с неинформативными последовательностями.

Основной особенностью вирусного генома является то, что наследственная информация у вирусов может быть записана как на ДНК, так и на РНК. Геном ДНК-содержащих вирусов двунитевой, исключение составляют парвовирусы, имеющие однонитевую ДНК. У вирусов, принадлежащих к родам Poxvirus и Hepadnavirus, геном представлен двумя цепочками ДНК разной длины. Геном большинства РНК-содержащих вирусов однонитевой. Однако реовирусы и ретровирусы обладают двунитевыми геномами, а иногда и сегментированными.

Вирусные РНК в зависимости от выполняемых функций подразделяются на две группы. К первой группе относятся РНК, способные непосредственно транслировать генетическую информацию на рибосомы чувствительной клетки, т.е выполнять функции иРНК и мРНК. Их называют плюс-нити РНК и обозначают как +РНК (позитивный геном).

У другой группы вирусов РНК не способна транслировать генетическую информацию непосредственно на рибосомы и функционировать как иРНК. Такие РНК служат матрицей для образования иРНК, т.е. при репликации первоначально синтезируется матрица (+РНК) для синтеза –РНК. Такой тип РНК определяют как минус-нить и обозначают –РНК (негативный геном).

У вирусов этой группы репликация РНК отличается от транскрипции по длине образующихся молекул: при репликации длина РНК соответствует материнской нити, а при транскрипции образуются укороченные молекулы иРНК. Молекулы +РНК проявляют инфекционность, а –РНК не проявляют инфекционные свойства и для воспроизведения должны транскрибироваться в +РНК.

Исключение составляют ретровирусы, которые содержат однонитевую +РНК, служащую матрицей для вирусной РНК-зависимой ДНК-полимеразы (обратной транскриптазы). При помощи этого фермента информация переписывается с РНК на ДНК, в результате чего образуется ДНК-провирус, интегрирующий в клеточный геном.

Жизненный цикл большинства вирусов состоит из трех стадий. Первая связана с проникновением вируса в клетку. Затем следует репликация и синтез вирусных белков с использованием структур клетки и, наконец, выход вирусного потомства из клетки. Так как вирусы, покидая клетку, разрушают ее плазматическую мембрану, клетка после этого погибает либо продолжает жить, но функции ее существенно нарушаются. Липопротеиновая оболочка, имеющаяся у многих вирусов животных, образуется из плазматической мембраны, когда вирусные частицы покидают клетку-хозяина.

Отличительные особенности прокариот

Все прокариоты – это организмы, не имеющие оформленного ядра, объединены в надцарство Прокариоты, царство Дробянки. В нем выделяют три подцарства: архебактерии, эубактерии (настоящие бактерии) и цианобактерии (сине-зеленые водоросли).

Прокариоты – одноклеточные и колониальные организмы, среди цианобактерий встречаются и многоклеточные (нитчатые) организмы. Генетическая информация прокариот представлена голой (без белков) кольцевой молекулой ДНК, называемой *нуклеоидом*. Все бактерии имеют гаплоидный набор. Также имеются внехромосомные генетические элементы – *плазмиды*, представляющие собой небольшие кольцевые ДНК, не связанные с белками и не прикрепленные к мембране, содержащие небольшое число генов. Количество плазмид может быть

различным. Плазмида, способная объединяться с хромосомой, называется *эписомой*.

Бактерии – самые древние и примитивные организмы на Земле. В цитоплазме их клеток кроме ДНК имеются рибосомы и структуры, образованные плазматической мембраной – мезосомы. Других мембранных органоидов нет. У многих бактерий имеются *жгутики* и *пили* (фимбрии). Жгутики не ограничены мембраной, это микротрубочки, состоящие из сферических субъединиц белка *флагеллина*.

Несмотря на простоту строения, они обладают высокой степенью приспособленности к самым разнообразным условиям среды. Это возможно благодаря способности к быстрой смене поколений. Например, бактерии размножаются простым бинарным делением, а при резкой смене условий существования среди них быстро появляются мутантные формы, способные существовать в новых условиях. Кроме того, бактерии способны образовывать споры – клетки с толстой защитной оболочкой, поэтому спорообразование считается способом переживания неблагоприятных условий, а не способом размножения, как у грибов и растений.

Клетки бактерий имеют микроскопические размеры – от 1 до 10 мкм, поэтому они были открыты только после изобретения микроскопа в XVII веке Антонием Левенгуком. Форма бактериальной клетки может быть самой разнообразной. Шаровидные бактерии по расположению клеток после деления подразделяют на несколько форм: *монококки* – одиночные; *диплококки* – образуют пары; *тетракокки* – образуют тетрады; *стрептококки* – делятся в одной плоскости, образуют цепочки; *стафилококки* – делятся в разных плоскостях, образуют скопления, напоминающие грозди винограда; *сарцины* образуют пакеты по восемь особей.

Вытянутые, палочковидные бактерии называются бациллами. Извитые, в виде запятой – вибрионы, имеющие до шести витков – *спириллы*, *спирохеты* – длинные и тонкие извитые формы с числом витков от шести до 15. Помимо основных, в природе встречаются и другие, весьма разнообразные, формы бактериальных клеток.

Бактерии широко распространены в природе и представлены видами, значительно отличающимися по способу питания.

Они делятся на гетеротрофов и автотрофов. Гетеротрофы могут быть *сапротрофами*, то есть питаться мертвым органическом веществом, как гнилостные бактерии; *паразитами*, то есть потреблять органическое вещество живых организмов и *симбионтами*, живущими и питающимися совместно с другими организмами (кишечная палочка, клубеньковые бактерии). А*втотрофы* способны синтезировать органические вещества из неорганических. Среди них различают: *фотоавтотрофов,* синтезирующих органические вещества за счет энергии света, и *хемоавтотрофов*, синтезирующих органические вещества за счет химической энергии окисления неорганических веществ: серы, сероводорода, аммиака. К ним относятся, например, нитрифицирующие бактерии, железобактерии, водородные бактерии.

Отличительные особенности грибов

Поскольку царство грибов было выделено, как самостоятельная систематическая единица только в XX веке, подходы к систематике этой группы живых организмов отличаются значительным разнообразием. Так, согласно классическому подходу, сложившемуся в XIX веке, царство грибов включает в себя один отдел и шесть классов: хитридиомицеты, оомицеты, зигомицеты, аскомицеты, базидиомицеты и несовершенные грибы. В настоящее время установлено, что хитридиомицеты и оомицеты не являются в полном смысле грибами. В связи с чем их рассматривают в царстве протист, в котором они образуют особый отдел протист грибоподобных. В современной систематике в царстве грибов выделяется несколько отделов и порядка 20 классов. Рассмотрим особенности грибов и грибоподобных организмов.

Грибоподобные протисты отличаются от настоящих грибов тем, что в их циклах развития имеются жгутиковые стадии. У хитридиомицетов одножгутиковые, у оомицетов двужгутиковые. При этом жгутики неравноценные. У оомицетов один жгутик бичевидный, другой перистый.

Представители рассматриваемых организмов являются возбудителями болезней растений. Например, наиболее распространенным хитридиомицетом является ольпидиум капустный, вызывающий заболевание рассады, называемой черной ножкой. Если рассада посеяна слишком густо и находится в теплом

помещении, ольпидиум поражает подсемядольное колено, которое чернеет и рассада гибнет. Представителем оомицетов является фитофтора картофельная, которая поражает картофель и томаты, паразитизм проявляется в грубой форме, т.е. ферменты гриба вначале убивают клетки, а потом гифы всасывают их содержимое. Фитофтора наносит колоссальный ущерб картофелеводству и овощеводству. Снизить заболеваемость можно, лишь применяя различные фунгициды (препараты для борьбы с паразитными грибами), специально предназначенными для борьбы с фитофторами – это профит, фундазол и др.

*Класс зигомицеты о*бъединяет в себе наиболее примитивные грибы, вегетативное тело которых, или мицелий, представляет собой одну большую разросшуюся клетку – мицелий несептированный. В цикле развития жгутиковые стадии отсутствуют. Размножение происходит с помощью спор, образующихся в особых споровидных вместилищах, спорангиях. Их образованию может предшествовать половой процесс, осуществляемый путем обособления кончиков гиф и их слиянием.

Мукоровые – плесневые грибы, типичные представители класса зигомицетов. Они развиваются на навозе, пищевых продуктах и других органических материалах, содержащих простые сахара и органические кислоты. Практического значения они не имеют.

Класс аскомицеты или сумчатые грибы характеризуется наличием особых структур, связанных со спороношением, называемых сумками или асками, образованию которых предшествует половой процесс. Класс подразделяется на два подкласса: голосумчатые – не имеющие плодового тела и плодосумчатые, которые имею плодовые тела. К первым относятся дрожжевые грибы, живущие преимущественно в нектаре и сокоистечениях растений. Среди них есть паразиты древесных пород, в частности представители рода тафрина, вызывающие образование уродливых побегов или «ведьминых метел». Плодосумчатые грибы могут иметь как мелкие микроскопические плодовые тела, так и макроскопические, как сморчки. Некоторые представители плодосумчатых являются опасными из-за содержания ядовитых веществ. Например, спорынья, паразитирующая на злаковых растениях, образует склероции, поедание которых с зерном или с мукой приводит к отравлениям животных и

человека. В средние века симптомы отравления спорыньей получили название «антонов огонь». Наиболее опасным заболеванием для растений, вызываемом представителем этого класса грибов, является мучнистая роса. Особенно сильно от неё страдают сеянцы дуба, которые во влажные годы нередко погибают из-за поражения болезнью.

Класс базидиомицеты отличается от аскомицетов тем, что спороношение здесь происходит не за счет сумок, а за счет базидий, образованию которых предшествует половой процесс. Базидия отличается от аска тем, что она образуется экзогенно, в результате слияния ядер в гифах, формирующих гимениальный слой, а в сумках споры образуются эндогенно.

Класс подразделяется на два подкласса: гомобазидиомицеты, у которых базидия одноклеточна, и фрагмобазидиомицеты, у которых базидия разделена на клетки. К первой группе относятся шляпочные и трутовые грибы. Ко второй группе относятся грибы-паразиты растений, например ржавчина и головня.

Несовершенные грибы представляют собой искусственную группу организмов, в которую вошли виды аско-и-базидиомицеты, утратившие половой процесс и способность образовывать базидии и сумки. Они размножаются исключительно бесполым путем с помощью спор, называемых конидиями. Важнейшими представителями являются плесневые грибы рода пеницилл и аспиргилл. Грибы рода пеницилл – важнейшие продуценты биологических веществ антибиотиков, которые губительны для болезнетворных растений и относительно безвредных для организма человека и животных. В настоящее время создана индустрия производства антибиотиков, основанная на использовании метаболизма плесневых грибов. Представители рода аспергилл имеют широкую экологическую амплитуду. Они развиваются на самых разнообразных биологических материалах, включая обои, виды пластмасс, чем наносят огромный вред. Кроме того, их споры могут вызывать аллергические реакции у животных и человека.

Споровые растения

К *споровым* растениям относятся наземные зеленые растения, у которых отсутствуют цветки и семена, а размножение

осуществляется при помощи спор. Происхождение и эволюция споровых связаны с адаптацией автотрофных организмов к условиям суши. Суша как среда обитания принципиально отличается от морской среды. Основными отличиями является постоянный дефицит увлажнения, а также совершенно иные гравитационные условия, которые в десятки и сотни раз увеличивают механические нагрузки на органы растений. Таким образом, суша оказывается более сложной средой обитания, приспособление к которой требует более высокой организации по сравнению с водорослями, тело которых состоит из однотипных клеток, поэтому их объединяют в группу низших растений.

Появление первых растений на суше предопределило их анатомо-морфологическую структуру. Дефицит влаги определил формирование покровных тканей. Высокие механические нагрузки привели к образованию механических тканей. Обособление корневой системы как органа водного и минерального питания и специализация наземной части органа воздушного питания или фотосинтеза определило появление проводящих тканей.

Для высших споровых растений характерно чередование поколений, *гаметофита* для которого характерен гаплоидный набор хромосом (*n*), и *спорофита* (*2n*) с диплоидным набором хромосом. В цикле развития споровых оба поколения всегда присутствуют, однако выражены они по-разному. Например, у мхов в цикле развития доминирует гаметофит, а спорофит занимает подчиненное положение. Такое чередование поколений является эволюционным тупиком. В связи с чем мхи оказались слепой ветвью эволюции. У хвощей, плаунов, папоротников в цикле развития доминирует спорофит, а гаметофит занимает подчиненное положение. У семенных же растений он в итоге подвергается полной редукции и существует лишь в виде рудиментарных структур. Таким образом, основное направление эволюции оказалось связано с развитием спорофита и редукцией гаметофита.

Первыми наземными растениями были псилофиты, обитатели морских мелководей. Именно они являются прямыми предками современных споровых, а соответственно, и семенных растений. Мхи произошли независимо от псилофитов, представляя как бы боковую, не нашедшую продолжения ветвь эволюции. Все споровые растения относятся к царству растений и

выделяется в рамках таких таксонов, как отделы моховидные, хвощевидные, плауновидные, папоротниковидные.

Отдел моховидные представляет собой древнейшую группу растений, населяющую нашу планету сотни млн. лет. В пластах каменного угля, образовавшихся в очень давние периоды геологической истории, обнаруживают не только остатки вымерших представителей отдела, в них находят также остатки видов, живущих и в настоящее время на нашей планете. Отдел моховидные подразделяются на три класса: печоночные мхи, имеющие плоское слоевище, листостебельные мхи, имеющие более сложное строение, сходное с другими высшими растениями. Группа листостебельных мхов подразделяется на два класса: зеленые и белые (сфагновые) мхи.

Общей особенностью мхов является то, что их вегетативная форма представляет собой гаплоидное поколение или гаметофит, который состоит из стебля, примитивных листьев (или филлодиев) и корневидных выростов (или ризоидов), выполняющих только якорную функцию, обеспечивая закрепление в субстрате. Анатомическая структура стебля или листа очень примитивна, хотя зачатки покровных механических тканей здесь представлены. Размножение мхов включает в себя элементы полового и бесполого размножения. Побеги мхов обычно раздельнополые. На верхушках мужских особей развиваются мужские половые органы (или антеридии), в которых происходит формирование сперматозоидов, имеющих жгутики и способность передвигаться в водной среде. На верхушках женских растений образуются женские половые органы – архегонии, внутри которых формируются яйцеклетки.

Во время росы или дождя зрелые сперматозоиды выходят из антеридиев, плывут по каплям воды и проникают в яйцеклетки. Из образующейся зиготы развиваются спорофиты, они не являются самостоятельным поколением и представляют собой необлиственный стебелек, несущий на верхушке, так называемую, коробочку, внутри которой находится археспориальная ткань. В результате деления клеток путем мейоза получаются гаплоидные споры, которые рассеиваются ветром и дают начало новому поколению гаметофитов, т.е. растениям мхов.

Прорастание споры происходит в виде зеленой нити протонемы, напоминающие внешне зеленую нитчатую водоросль, в

местах ветвления которой образуются почки, дающие начало новым растениям. Мхам свойственно также вегетативное размножение. В связи с чем они обычно формируют дернины, площадь которой может быть очень большой. Не смотря на мелкие размеры, мхи играют большую роль в растительном покрове земли, они очень теневыносливы, нередко доминируют в напочвенном покрове хвойных лесов, на основе чего выделяют их типы. Например, сосняки зеленомошные, под пологом которых доминируют мхи из родов плевроций и дикранум. Сосняки долгомошно-сфагновые, в которых доминируют мхи из родов кукушкин лен и сфагнум.

Сфагновые мхи имеют большое значение в природе и хозяйстве человека. Поселяясь на поверхности водоемов и переувлажненной почве, они формируют сфагновые моховые болота, в условиях которых эти растения создают особую среду обитания. Сфагновые мхи содержат большое количество карбоновых кислот, препятствующих развитию большинства микроорганизмов, поэтому при отмирании основания стеблей из мхов формируется торф, особая органогенная порода, представляющая большое практическое значение. Бурый или моховой торф имеет огромное значение в овощеводстве защищенного грунта и грибоводстве. Он является основой для составления различных грунтовых композиций, для выращивания растений и материалом для покровной земли при выращивании шампиньонов. Такой широкий спектр использования торфа связан с его уникальной гигроскопичностью, т.е. способностью удерживать влагу. В прошлом торф широко использовался как топливо, что было крайне не рационально. В связи с этим огромные площади торфянников оказались выработаны. Более того, в 60-е годы XX века массовый характер приняла компания по осушению болот и превращению торфянников в сельскохозяйственные угодья. В настоящее время отношение экологов к сфагновым болотам коренным образом изменилось. Если болото раньше считалось злом, то в настоящее время стало очевидно их положительное значение. Нередко их образно называют почками нашей планеты. Располагаясь на водораздельных пространствах и занимая пониженные их части, болото способствует концентрации поверхностной влаги, выпадающей с дождями, и пополнению запасов грунтовых вод. Осушение болот, как правило, ведет к

падению уровня грунтовых вод, пересыханию родников и малых рек.

Отделы хвощевидные, плауновидные, папоротниковидные. Общей особенностью представителей этих отделов является доминирование в цикле развития диплоидного поколения и наличие гаплоидного поколения гаметофита, отдельно живущего и занимающего подчиненное положение. Спорофит этих растений обычно имеет сложное строение, для него свойственны все типы тканей, характерные для высших растений, а также вегетативные органы: корень, стебель и лист. В строении спорофитов представителей рассматриваемых растений имеются особенности. Например, для хвощевидных характерны побеги членистого строения, что определяет характерный облик хвощей. Плауны характеризуются наличием густо расположенных узких ланцетных, иногда игольчатых листьев. Для папоротниковидных характерно наиболее сложное строение с крупными сложнорассеченными листьями, называемыми *вайями*. Среди них есть как травянистые виды, так и деревья.

Размножение этих растений осуществляется при помощи спор, которые образуются в результате редукционного деления на материнских растениях в спорангиях, которые могут быть собраны в особые структуры – колоски или находятся на нижней стороне листьев, как у большинства папоротников. После выпадения из спорангиев споры прорастают, давая начало гаметофиту или заростку. У папоротника он имеет форму сердцевидной пластинки, у плауновидных – форму лишенной хлорофилла луковицы, питающейся за счет симбиоза с грибами. На них образуются антеридии и архегонии, внутри которых появляются половые клетки или гаметы, в результате слияния которых образуются зиготы, дающие начало новым поколениям. Рассматриваемые отделы растений в далеком прошлом – в каменноугольном периоде – доминировали во флоре Земли. Их остатки дошли до наших дней в виде запасов каменного угля, в пластах которого нередко находят отпечатки их листьев. Современные представители рассматриваемых групп, в подавляющем большинстве, редкие, исчезающие растения. Однако есть и активно эволюционирующие. К ним относится большинство хвощей, некоторые виды папоротников, среди которых следует отметить папоротник орляк, нередко образующий напочвенный покров под

пологом леса. Кроме того, молодые побеги папоротника представляют собой дорогостоящее пищевое сырье, входящее во многие рецепты японской и корейской кухни.

Семенные растения

Семенные растения представлены двумя отделами: голосеменными и покрытосеменными растениями.

Голосеменные представляют собой древнейшую группу высших семенных растений. В отличие от папоротниковидных, споровое размножение у них утрачено, а гаметофит не является самостоятельным организмом и развивается на спорофите. Семена голосеменных и покрытосеменных не имеют принципиальных отличий и представляют собой в итоге зародыш или эмбрион растения с запасом питательных веществ –эндоспермом, защищённый семенной кожурой. Голосеменные не имеют цветков, подобно покрытосемянным. Органом размножения у них является стробил или шишка, образование гомологичное побегу или цветку.

Некоторыми зарубежными учеными в настоящее время шишка рассматривается как особая примитивная форма цветка. Шишка представляет собой видоизмененный побег, который включает в себя ось и чешуи. Для большинства голосеменных характерна однодомность, но встречается двудомность или многодомность. В первом случае на одном растении развиваются мужские и женские шишки, во втором – либо мужские, либо женские. В третьем – встречаются особи с мужскими или с женскими шишками и растения, несущие те и другие типы шишек. Мужские шишки развиваются на верхушках побегов, в основании годичных побегов. В пазушных чешуях мужских шишек развиваются пыльники и пыльца. В пазухах женских шишек образуются семязачатки.

Все современные голосеменные опыляются ветром, поэтому имеют легкую пыльцу, снабженную воздушными пузырями. В отличие от покрытосеменных, голосеменные не имеют двойного оплодотворения. У них функционирует один спермий, оплодотворяющий только одну яйцеклетку, эндосперм развивается из соответствующих клеток зародышевого мешка. У большинства клеток семя покрыто только семенной кожурой, которая формируется из покровной семяпочки. У представителей

тиса, можжевельника, кедра, формируются сочные шишкоягоды, однако сравнение с ягодами покрытосемянных оказывается лишь внешним. Они имеют совершенно иное происхождение и развиваются из мясистых чешуй шишек. Количество семядолей у зародышей голосемянных может быть различно 2, 3, 4, 5, 7 и может варьировать в пределах одного вида.

Современные голосемянные подразделяются на ряд классов, среди которых наиболее значимы классы саговники и хвойные. Саговники характеризуются тем, что подобно папоротникам имеют подвижные жгутиковые сперматозоиды, однако в отличие от папоротников они размножаются не спорами, а семенами. Саговники представляют собой древнейшую, в основном вымершую в настоящее время, группу растений. Ее представители декоративны, поэтому широко используются в цветоводстве. Растущие в экваториальном поясе Индонезии саговники имеет богатую крахмалом сердцевину стебля, из которой изготавливается крупа саго.

Класс хвойные включает в себя порядка 560 видов, большинство из которых, не смотря на древнее происхождение, активно эволюционируют, играют большую роль в растительном покрове Земли, особенно в условиях растительного пояса северного полушария. Важнейшей отличительной особенностью хвойных растений является видоизменение листа в хвоинку, которая меньше испаряет воду, чем лист папоротника. Класс подразделяется на ряд семейств, среди которых наиболее значимыми являются семейства сосновые и кипарисовые. Семейство сосновые, в свою очередь, разделяется на подсемейства пихтовые, сосновые и лиственничные. Так, важнейшими представителями подсемейства пихтовые являются ель и пихта. Растения двудомны, реже многодомны. Оплодотворение происходит сразу после опыления. И семена созревают уже осенью, хотя выпадают они из шишек в течение зимы. Семена имеют характерные крыловидные выросты, позволяющие легко скользить по насту. Представители семейства рода ель имеют ценную смолистую древесину, широко используемую в строительстве и производстве. Древесина пихты не содержит смолы, поэтому она мягче и не устойчива к гниению. Древесина ели, и особенно пихты, содержит мало лигнина, в связи с чем она является лучшим сырьем для целлюлозно-бумажного производства. Ель

представлена несколькими видами на территории России – елью сибирской и европейской. Оба вида являются важнейшими объектами лесоразведения.

Представители подсемейства сосновые, отличается от пихтовых значительно более длинной хвоей, расположенной на укороченных побегах по 2–5 штук. Вторым важным отличием является то, что у сосен оплодотворение происходит не сразу после опыления, а лишь в конце лета. Шишки созревают на следующий год после опыления. Важнейшим представителем является род сосна, в котором выделяется две группы видов: пятихвойные или мягкодревесные сосны или двухвойные твердодревесные. Важнейшим представителем первой группы является сосна кедровая сибирская. Обычно она встречается в составе темнохвойных лесов совместно с елью и пихтой. Важной особенностью биологии этого растения является наличие крупных шишек и семян, лишенных крыловидного выроста. Крупные семена кедровой сосны разносятся различными животными (белками), которые делают запасы и теряют их. Из потерь этих запасов вырастают новые кедры. Типичным представителем двухвойных является сосна обыкновенная. Этот вид, имеющий самую ценную древесину, культивируется в лесном хозяйстве.

Подсемейство лиственничные, характеризуются тем, что хвоя здесь собрана в пучки или мутовки по 30 и более штук. Важнейшим представителем семейства является род лиственница, в отличие от других хвойных она сбрасывает хвою на зиму.

Семейство кипарисовые объединяет в себе несколько родов, общей особенностью которых являются мелкопильчатые и чешуйчатые листья, шишки с небольшим количеством семян нередко имеют мясистые чешуи. Важнейшие представители: можжевельник, туя западная и кипарис. Эти растения имеют декоративное и лекарственное значение.

Отдел п*окрытосеменные* представляет собой вершину эволюции растений. Их отличительными признаками является наличие органа семенного размножения – цветка, двойного оплодотворения, а также наличие плодов развивающихся из стенок завязи и редко дополняемых цветоложем. Покрытосеменные представляют собой достаточно молодую группу растений доминирующую сейчас во флоре Земли.

К настоящему времени учеными создано большое количество классификационных схем и систем. Первая наиболее значимая система была создана крупным шведским систематиком К. Линнеем, который делил цветковые растения на классы в соответствии с количеством тычинок. Такой подход впоследствии получил название искусственного. В дальнейшем системы совершенствовались, при этом признаки сходства ученые толковали как признаки родства. Поэтому такие системы стали называть филогенетическими. Наиболее значимыми из них были системы Гроссгейма и Тахтаджана, согласно которым выделяется два класса покрытосеменных растений – двудольные и однодольные.

К классу *двудольные* относятся растения, семена которых содержат две семядоли. К *однодольным* относятся растения, у которых зародыш имеет только одну семядолю. Это формальный, но четко определенный признак. Это искусственно взятый признак, но, в связи с его четкой выраженностью, он может быть положен в основу классификации. Кроме того, с ним сопряжен еще ряд морфологических признаков, которые позволяют четко отличать двудольные растения от однодольных. Двудольные растения характеризуются корневой системой стержневого или смешанного типа, их листья имеют сетчатое жилкование. В анатомическом плане для двудольных характерно наличие боковых меристем и камбия и связанное с их деятельностью вторичное утолщение стебля или корня. В строении цветка также имеются особенности, например, число частей цветка обычно кратно пяти, реже четырем. Двудольные объединяют большое число семейств растений. Кратко рассмотрим особенности некоторых из них.

Семейство *лютиковые* характеризуется мелкосемянностью цветков, потому рассматривается как примитивная группа. Центральным родом семейства является лютик, имеющий пятичленные цветки с двойным околоцветником и большое количество тычинок и пестиков. Однако кроме типичного строения лютики могут иметь и другие варианты строения цветка. Например, у купальницы венчик имеет более 10 лепестков, у представителей рода ветрениц околоцветник простой, у василисника околоцветник редуцирован. Однако общей особенностью являются простые сухие коробочковидные плоды – листовки. В большинстве

это травянистые растения с мочковатой корневой системой или системой смешанного типа. Листья разнообразны от цельных до пальчато-рассечённых и сложных. Лютиковые играют большую роль в составе лугового разнотравия, особенно в местах повышенного увлажнения. Как кормовые растения они не используются, т.к. не поедаются животными из-за содержащихся в них ядовитых веществ или алкалоидов. Древовидным представителем лютиковых является полукустарниковая лиана клематис или ломонос.

Близким к лютиковым является семейство пионовых, представители которых отличаются размером цветков и представляют собой кустарники, многолетние травы, небольшие деревья. В последнее время используют интродуцированный древесный пион.

Семейство *розановые* отличается большим количеством видов, представленных деревьями, кустарниками и травами. Центральным видом семейств является род роза. Цветки актиноморфные с двойным околоцветником, чашечка из пяти чашелистиков, венчик из пяти лепестков. Андроцей – из большого количества тычинок, гинецей из одного или множества пестиков. Плоды розановых весьма разнообразны: это яблоки, костянки, многоорешки, многосемянки и др.

Подсемейство *спирейные* или таволговые имеют сухие, коробочковидные плоды. Среди представителей семейства имеются многолетние травы, например лобазник, и кустарники представители рода спирея, которые широко используются в декоративном садоводстве.

Подсемейство *розовые* объединяет в себе растения, для которых характерны плоды многоорешки. Орешки могут быть собраны в группу, как у шиповника, и располагаться на мясистом цветоложе. Могут образовывать плод – сложную многокостянку, как у малины.

Подсемейство *сливовые* отличается от других подсемейств простым гинецеем, представленным одним пестиком, и плодом типа костянка. Представители рода – важнейшие растения, относящиеся к родам слива, абрикос, персик, вишня.

Общей особенностью подсемейства *яблоневые* является плод яблоко. Это сочный многосемянный плод, формирующийся из стенок завязи и разросшегося цветоложе или

гипокотиля. Большинство яблоневых деревьев лесостепного типа. Важнейшие представители родов яблоня, груша, айва, рябина, боярышник. Яблоневые важнейшие плодовые растения, составляющие основу садоводства умеренного пояса. Главным представителем является яблоня домашняя, представленная огромным количеством сортов и диких форм.

Семейство *бобовые* характеризуется наличием сухого коробочковидного плода – боба, цветками пятичленного типа, часто с мотыльковыми венчиками. Боб может быть многосемянной, как у гороха и односемянной, как у клевера. Семена бобовых крупные, без эндосперма, содержащие большое количество белка. Листья у подавляющего большинства представителей тройчатые или пальчато-сложные. Корневые системы с характерными клубеньками. Способность к такому симбиозу свойственна всем бобовым. Эта уникальная способность, позволяющая всем этим растениям при помощи живущих в клубеньках микроорганизмов усваивать атмосферный азот. В связи с этим как семена, так и вегетативные органы этих растений богаты белками, что делает их важнейшими пищевыми и кормовыми растениями.

По хозяйственному значению бобовые делятся на зернобобовые культуры и кормовые бобовые травы. Среди зернобобовых культур в умеренном поясе большое значение имеют горох, фасоль, к югу к ним присоединяются соя и нут. Представители таких родов, как нут и соя, а также некоторые сорта фасоли используются как кормовое зерно. Зеленые бобы, фасоли и некоторые виды гороха используются как зеленые овощи. Среди бобовых есть масличные растения, это арахис и соя. Они дают растительное масло, а жмых является важнейшим компонентом кормов. Представителями бобовых являются однолетние травы, такие как вика, и многолетние травы, как клевер, люцерна и др. При использовании бобовых растений в качестве кормов необходимо помнить, что вегетативные органы этих растений содержат алколоиды, которые в большом количестве могут приводить к отравлению животных. Именно эти вещества ограничивают использование таких высокопродуктивных трав, как козлятник, люпин и др. Среди бобовых кроме травянистых растений есть деревья и кустарники. Важнейшими представителями, используемыми в озеленении лесополос, является карагана или акация

желтая, аморфа и белая акация. Последняя представляет собой крупное дерево до 30 м высотой, обладающее высокой засухоустойчивостью, поэтому широко используется для озеленения и лесомелиорации в южных регионах России.

Семейство *мятликовые* или злаки представляют собой обширную группу однодольных и многолетних трав. Однако есть и древесные растения, в частности представители рода бамбук. Злаки – ветроопыляемые растения. В связи с чем их цветки приспособлены к анемофилии. Они практически лишены околоцветника, обычно он представлен цветочными чешуями. Являются обоеполыми, т.е. содержат андроцей из трех тычинок и гинецей из одного пестика с характерными перистыми рыльцами. Плоды сухие, ореховидные, типа зерновки.

Вегетативные органы злаков также устроены достаточно своеобразно. Их стебли не ветвятся, т.к. всегда заканчиваются на верхушке соцветиями типа метелки или сложного колоса. Линейный рост стеблей происходит за счет вставочных меристем, расположенных в местах прикрепления листьев, называемых узлами. Стебли внутри обычно полые, такой тип называется соломина. Листья злаков линейные с параллельным жилкованием. Нижняя часть листа, так называемое влагалище как бы охватывает междоузлие, но края их не срастаются. В месте перехода в листовой пластине во влагалище имеется пленчатый вырост, называемый язычком, кроме того в нижней части листа еще имеются выросты, называемые ушками. Их строение имеет у каждого вида индивидуальные особенности. Это имеет большое значение при определении видов злаков. Корневые системы мочковатые. Важнейшей частью этих растений является узел кущения, расположенный на границе надземной и подземной частей. Он представляет собой участок образовательной ткани, определяющий процесс кущения злаков. Мятликовые имеют большое значение в природе и хозяйстве человека. В разреженных лесах они обычно образуют вместе с двудольными растениями разнотравный травяной покров. Они доминируют в травяном покрове лугов и степей. Их зеленая масса богата сахарами и клетчаткой. Это делает большинство травянистых злаков ценными кормовыми растениями. Некоторые из них культивируются. В частности, кострец, ежа сборная, райграс, суданская трава и др. Представители этого семейства являются

важнейшими пищевыми растениями или зерновыми культурами, на которых базируется все современное сельское хозяйство. Такое значение злаков определяется тем, что зерновка содержит все питательные вещества в сбалансированном количестве. Главной зерновой культурой, занимающей самые большие посевные площади, является пшеница, за ней следуют рис и кукуруза. В умеренных широтах широко возделывается рожь, овес и ячмень, используемый преимущественно на фураж. Для засушливых районов планеты характерны просо и сорго.

Семейство *осоковые* представлено травами, внешне похожими на злаки. В первую очередь тем, что имеют такие же линейные листья с параллельным жилкованием. Однако имеются и отличия. Края листовых влагалищ у осоковых срастаются, языки и ушки отсутствуют. Стебель имеет трехгранную форму и внутри заполнен основой паренхимой. Осоковые – однодомные, реже двудомные растения. Мужские цветки собраны в колоски в верхней части цветоноса, женские в нижней части цветоноса. Тычинок три, пестик один. Плод – трехгранный орешек. Корневые системы мочковатые, кущение сходно со злаками. Важной особенностью большинства осоковых является жестколистность, связанная с наличием в клетках края листовых пластин, которые придают клеткам режущие свойства. Осоковые, несмотря на высокую питательность, плохо поедаются скотом и дают низкокачественное сено. Представители этого семейства широко распространены в лесных сообществах лесостепной зоны. Осока волосистая является одним из доминирующих видов в напочвенном покрове широколиственных и сосново-широколиственных лесов. Большинство видов осок влаголюбивы и доминируют на влажных местах обитания, на сырых лугах и болотах.

Отличительные особенности животных

На Земле нет такого места, где бы ни обитали те или другие представители царства животные. Они приспособились жить, как на суше, так в воде и воздухе, а некоторые виды паразитируют на других живых организмах. Животные отличаются своим образом жизни и строением. Во-первых, все животные являются гетеротрофными организмами, т.е. питаются готовыми органическими веществами. Во-вторых, животные, как правило,

способны передвигаться и активно захватывают пищу. Большинство представителей этого царства растут преимущественно в молодом возрасте, а не всю жизнь, как грибы и растения.

Одна из самых замечательных особенностей животных – их специализированные ткани: нервные, соединительные, мышечные и эпителиальные. Более продвинутые организмы проявляют еще более специфические уровни дифференцировки; например, различные органы нашего тела состоят из высокоспециализированных клеток. Таких как клетки печени, поджелудочной железы и десятков других разновидностей. Исключениями в мире животных являются губки, которые технически являются животными, но практически не имеют дифференцированных клеток.

Большинство животных размножаются половым способом, что обеспечивает генетическое разнообразие популяции за счет комбинации ДНК обоих родителей и имеет важное эволюционное значение. Однако у менее развитых животных существует и бесполое размножение.

Освоение животными различных сред жизни позволило им сформировать в процессе эволюции специальные органы передвижения. Уже у одноклеточных протист появляются жгутики и реснички. Рыбы имеют плавники, птицы – крылья, звери – конечности. Однако некоторые животные, такие как губки и кораллы, практически неподвижны, но их личинки способны передвигаться до того, как укореняются на морском дне.

Если у одноклеточных реакции на воздействия окружающей среды осуществляются на уровне таксисов, то уже у кишечнополостных появляются специализированные нервные клетки, а у морских звезд и червей – элементарная нервная система. У самых продвинутых животных – полностью развитый мозг. Это, возможно, одна из ключевых особенностей, которая действительно отличает животных от остальной части живой природы. Развитие нервной системы обусловило совершенствование органов чувств и усложнение поведения животных, приведя, в конечном счете, к появлению мышления.

Животные могут иметь самые разные размеры – от микроскопических, например как зоопланктон, до гигантских, например синий кит. Наша планета стала домом для огромного количества представителей фауны. Тем не менее, точно оценить

численность животных достаточно сложно. Это связано с тем, что не всем группам животных уделялось достаточно внимания. К примеру, самой изученной группой являются птицы, в то время как нематоды считаются плохо изученными. Размер особей и среда обитания также влияют на возможности детального изучения.

Согласно оценкам исследователей, в мире насчитывается от 3 до 30 млн. видов животных, при этом около 97% составляют беспозвоночные животные (самой большой группой беспозвоночных выступают насекомые), и только 3% приходится на позвоночных, к которым относятся млекопитающие, земноводные, пресмыкающиеся, рыбы и птицы.

Историческое развитие животного мира

Около четырех млрд. лет назад на мелководной поверхности Земли от биополимеров появляются *протобионты*, от которых, предположительно, возникли прокариоты, а затем жгутиконосцы. Последние вели хищный образ жизни и, вероятно, являются предками всех животных. Дальнейшее развитие жизни животных легко прослеживается по окаменелым отпечаткам**,** встречающимся в различных слоях земной коры. В докембрийских отложениях, в основном, обнаруживаются примитивные существа без скелета и без твердых опорных структур. Изредка обнаруживаются следы многоклеточных организмов.

В самом начале палеозоя появились скелетные животные. После чего началось их стремительное развитие. Окаменелые останки скелетных животных встречаются во множестве в осадочных породах. Эту взрывообразную эволюцию живых организмов ученые связывают с началом дыхательного процесса. Факты свидетельствуют о том, что 620 млн. лет назад концентрация кислорода в атмосфере Земли достигла «точки Пастера», т.е. 1% от современного количества, и животные начали приспосабливаться к дыханию.

Биологи считают, что внутренний скелет и раковины могли появиться только тогда, когда организмы получили достаточное количество энергии. Таким источником энергии является экзотермический процесс окисления органических веществ. В результате дыхания выделяется в 14 раз больше энергии по сравнению с реакцией брожения. Благодаря этой энергии, в начале

палеозоя происходило бурное развитие и формообразование живых организмов. Фауна палеозоя была очень разнообразной. В ней были все основные разделы беспозвоночных, т.е. происходил высокий уровень дифференциации животных. Типичным представителем фауны палеозоя являются трилобиты (трехдольные). Тело трилобита состоит из головы, туловища и хвоста. Около 60% всех видов животного царства принадлежало к этой группе. Трилобиты во множестве обитали в ордовикских морях, пошли на убыль в силурском периоде, стали редкими в девоне, полностью вымерли к концу пермского периода. Гигантом палеозойских беспозвоночных был ракоскорпион – промежуточный вид между трилобитами и скорпионами.

В девоне начинают развиваться наземные членистоногие: многоножки и скорпионы (400 млн лет назад) и пауки. Из карбона (345-280) известны стрекозы с размахом крыльев около 57 см. В кембрийских (570-490) морях жили археоциаты, которые в начале палеозойской эры играли ту же роль, что и кораллы в позднейшие времена. Они вели прикрепленный образ жизни в теплых и мелких водах. От них остались значительные скопления извести**.** В начале палеозоя появились *брахиоподы* – морские животные, похожие на моллюсков. Они составили около 30% видов кембрийской фауны. Останки брахиоподов дали значительную часть подводным рифам и барьерам.

Важными элементами палеозойской фауны являются иглокожие (морские звезды и морские ежи). С кембрия известны основные классы моллюсков: брюхоногие, панцирные и головоногие. Морскими колониальными организмами палеозоя являются кишечнополостные**.** Из числа кишечнополостных наиболее замечательны кораллы. В конце палеозоя развиваются одноклеточные организмы – фораминиферы (несущие отверстие). Они имели раковины с особенным отверстием. Из погибших фораминиферов образовались значительные части рифов морского дна**.**

Первые позвоночные животные – бесчелюстные рыбообразные (остракодермы) появились в ордовикском периоде (490 - 435). Сведения об остракодермах были найдены в ордовикских породах Эстонии. От остракодермов в силуре появились рыбы. Другая линия от остракодермов – это плакодермы, которые в

девонском периоде стали настоящими гигантами с длиной до 11 м, наводящие ужас на обитателей девонских морей.

В девонском периоде (400-345) появляются предки нынешних акул – хрящевые рыбы. Параллельно идет эволюция различных групп костных рыб. Костные рыбы к концу девона оказались доминирующей группой. Они распались на три ветви: лучеперые, двоякодышащие и кистеперые рыбы**.** *Лучеперые* рыбы составили 90% всех существующих рыб. Они процветают и поныне. Парные плавники этих рыб поддерживались длинными костными лучами, откуда и их название. Двоякодышащие рыбы своё название получили за то, что они помимо жабр, обладают легкими для дыхания воздухом. *Кистеперые* рыбы получили свое название за кистеобразное ответвление внутреннего скелета парных плавников. Кистеперые рыбы имеют огромное эволюционное значение. Именно они дали начало всем наземным позвоночным, включая человека**.**

Кистеперые рыбы обитали не только в морях, но и в пресноводных бассейнах, и достигли апогея своего развития в конце девона. В настоящее время осталась единственным реликтовым видом рыба под названием латимерия**,** которая встречается в глубоких водах вблизи Мадагаскара**.** Такое название данная рыба носит в связи с тем, что до ее нахождения ученые считали, что все кистеперые рыбы вымерли, однако в 1938 году рыбаки Южной Африки поймали настоящую реликтовую рыбу. Сотрудница музея по имени Латимерия обратила внимание ученых на необычный экземпляр улова. Ученые выяснили, что необычная рыба относится к кистеперым. Этот вид кистеперых рыб был назван в честь сотрудницы музея латимерией.

Освоение суши организмами, как среды обитания началось во второй половине ордовикского периода (490-435). По мере заселения суши растениями, появились условия для освоения суши животными. Вероятно, на сушу из водоёмов проникли различные группы червей, затем от них появились почвенные обитатели и членистоногие. На земле начали жить многоножки, наземные насекомые и паукообразные. Жизнь на суше требовала совершенствования аппарата передвижения, развития органов дыхания, приспособления к безводной среде, а также совершенствования органов выделения экскрементов. Освоение суши животными в основном началось в начале силурского периода

(435-400). Наземные беспозвоночные в карбоне были дополнены растительноядными брюхоногими моллюсками, дышащими воздухом. Вслед за беспозвоночными к освоению суши приступили позвоночные. Освоение суши позвоночными могло проходить только в условиях влажного и теплого климата.

В теплых и богатых растительной пищей водоёмах девона существовала богатая фауна, состоящая из беспозвоночных животных и рыб. Кистеперые рыбы были хищниками. Такой образ жизни требовал развития мощной мускулатуры тела, конечностей и челюстного аппарата. Мощная мускулатура позволяла им выбираться на мелководье, пролезать по мелким протокам из одного водоёма в другой. Им удалось освоить сушу с её бурно развивающейся флорой и фауной. Затем от них появились наиболее древние земноводные *ихтиостеги*. Их останки были найдены в девонских осадочных породах, в Гренландии. Ихтиостеги имели длину более 80 см, хорошо развитые пятипалые конечности, с помощью которых они ползали по суше. Значительную часть жизни ихтиостеги проводили в водоёмах, поэтому их назвали четвероногими рыбами. Между кистеперыми рыбами и их потомками – земноводными в девоне существовала острая конкуренция. Экологическая ниша земноводных была между водой и сушей – это были мелкие прибрежные участки водоёмов, заболоченные районы и области с избыточной влажностью на суше.

В карбоне происходит расцвет древних *амфибий – стегоцефалов* (покрытоголовых). Их голова была защищена сплошным костным панцирем. Наиболее известными из группы стегоцефалов являются лабиринтодонты. Их название связано со строением зубов, унаследованных от кистеперых рыб. В Перми появились крупные крокодилообразные стегоцефалы.

В конце пермского периода возникли бесхвостые земноводные, такие как лягушки и жабы. От лабиринтодонтов, в конце карбона, появились *антракозавры.* Антракозавров и их потомков называют ящероземноводными. Их общие признаки – это кладка икры в водоёмах.

В карбоне происходят изменения климата. Климат становится засушливым и континентальным. Засухи становятся более продолжительными. Всё это стимулировало возникновение новой группы животных – *пресмыкающихся* (рептилий), ведущих свое происхождение от потомков лабиринтодонтов. Рептилии

потеряли связь с водной средой. Они приобрели способность к *внутреннему оплодотворению*. Их яйца содержат большое количество питательного вещества – желтка, они покрыты твердой скорлупой и откладываются на суше.

Настоящие рептилии появились в середине карбона. Их бурное развитие происходило в Перми. Наибольшее распространение получили *пеликозавры*. Они происходили от потомков ящероземноводных**.** От пеликозавров в мезозое произошли млекопитающие**.**

Таким образом, в палеозойской эре жизнь на Земле изменилась до неузнаваемости. Живые организмы вышли из воды и приспособились жить в самых засушливых местах.

Среди животных мезозоя видное место занимают головоногие. К головоногим относятся современные кальмары и осьминоги**,** а также аммониты с раковиной, закрученной **«**в бараний рог» («Рога Амона», Амон – божество древних египтян, которое изображалось в виде головы барана с закрученными рогами). Аммониты появились в силуре (435-400)**,** пережили расцвет в девоне (400-345)**,** а наивысшего многообразия достигли в триасовом периоде (230-190). Они широко распространились в триасовом морском бассейне Центральной Европы. Их отложения известны под названием «раковинного известняка» (Германия).

К концу триаса большинство аммонитов вымерло, но некоторые представители аммонитов сохранились в море Тетис**.** Причем у некоторых родов аммонитов диаметр раковины достигал 2,5 м. В конце мелового периода все аммониты вымерли. До наших дней, сохранились головоногие без наружной раковины – осьминоги, каракатицы и кальмары.

К концу триаса, лабиринтодонты – «панцеревые» земноводные исчезают с лица Земли. Но они дали начало современным земноводным: тритонам, саламандрам и лягушкам. Они появились в юрский период и процветают в наши дни.

В мезозое пресмыкающиеся стали «господствующим кланом». По строению тела они были близки к лабиринтодонтам. Древнейшими и примитивными пресмыкающимися были *котилозавры*. Они появились в середине карбона и являлись растительноядными и плотоядными. К концу триаса их потомки дали начало всему многообразию мира пресмыкающихся. С конца карбона наибольшего распространение получили *пеликозавры*.

Они дали начало наиболее прогрессивной форме – отряду *терапсид,* которые были всеядными зверообразными ящерами длиной до 6 м. К отряду терапсид относятся хищные териодонты (зверозубые**)**, очень похожие на примитивных млекопитающих. В конце триаса от териодонтов появляются первые млекопитающие. В триасовом периоде появились черепахи, ихтиозавры **(**рыбоящеры**)** и хищные плезиозавры.

Динозавры появились ещё в триасе и заняли господствующее положение в юре и меле. Они делятся на две группы – *ящеротазовые и птицетазовые***.** В юрском периоде, среди динозавров были настоящие чудовища длиной до 30 м и весом до 50 тонн. Например, бронтозавр, диплодок и брахиозавр.

В меловом периоде эволюционный прогресс динозавров продолжался. В Европе более известны двуногие игуанодонты**,** в Африке четвероногие рогатые динозавры, похожие на носорогов. Все эти динозавры были растительноядными, как и утконосые динозавры, передвигавшиеся на двух ногах.

Параллельно прогрессировали и хищные динозавры, длина которых превышала 15 м, оказавшиеся величайшими наземными хищниками за всю историю Земли. В юрском периоде появляются и летающие ящеры – птерозавры (птерос – летать), которые произошли от текодонтов. Летающие ящеры вымерли к концу мела. В меловых морях появились гигантские хищные ящеры – мозазавры длиной до 10 м. К концу мела появляются первые змеи от ящериц, ведущие роющий образ жизни. К концу мела происходит массовое вымирание мезозойских пресмыкающихся, в том числе динозавров, ихтиозавров, птерозавров и мозазавров.

Первые птицы появились в юрском периоде. В 1860 г. вблизи баварского Зеленхофена (Германия) были найдены останки археоптерикса (первоптицы) в сланцах юрского периода. В строении археоптерикса сочетаются признаки пресмыкающихся (зубы, небольшой мозг, брюшные ребра, длинный хвост из 20 позвонков) и птиц (тело покрыто перьями, частично пневматизированнные кости). Археоптерикс не мог свободно летать, а только мог переходить с дерева на дерево. При передвижении на деревьях он использовал пальцы крыла. В меловом периоде эволюция птиц шла быстрыми темпами. Были распространены ихтиорнис и гесперорнис**,** обладавшие озубленной челюстью.

Первые млекопитающие появились в конце триасового периода из звероподобных пресмыкающихся териодонтов**,** относящихся к отряду терапсид. Длина териодонтов была от 10 см до 3 м. Являясь хищными животными, они начали переходить к теплокровности. Имели характерные особенности млекопитающих**.** Они были растительноядными и плотоядными. Известны с конца перми до середины юры.

От териодонтов появляются *цинодонты*, которые являются соединительным звеном между териодонтами и млекопитающими. Они сыграли важную роль в эволюции наземных позвоночных в триасе. Имели длину от 10 см до 4 м и стали предками примитивных млекопитающих – *монотремат***,** которые являются предками всех ветвей млекопитающих. Монотремы имели волосяной покров и примитивную теплокровность**.** Были активными хищниками и всеядными животными.

В конце мела из-за горообразования меняется климатическая обстановка. Почти все мезозойские животные и растения вымирают. На развалинах старого мира возникает новый мир – мир кайнозойской эры. В этот период, полностью исчезли аммониты, динозавры, мезозойские рептилии, удалось выжить черепахам, крокодилам, змеям и ящерицам. В палеогеновом периоде (67-25) стремительно развивались костные рыбы, саламандры, лягушки, змеи, ящерицы, черепахи и крокодилы. Птицы достигли больших успехов в развитии. Эволюция птиц способствовала расселению покрытосемянных растений и насекомых. Кайнозойская эра является эпохой бурного развития млекопитающих**.**

Первые приматы появились в начале кайнозойской эры около 70 млн. лет назад**.** Приматы дали начало эволюционной линии обезьян, которые разделились на широконосых и узконосых. Узконосые обезьяны в основном живут в Африке, а широконосые в Южной Америке. От узконосых обезьян около 40 млн. лет назад появляется ряд линий, приведших к появлению человекообразных обезьян, и отдельная линия приведших к появлению людей (Homo), т.е. гуманоидов**.** Таким образом, в ходе эволюции органического мира появился человек и человеческое общество.

Контрольные вопросы

1. Каковы особенности строения и жизнедеятельности вирусов? Почему вирусы размножаются только внутри клетки?
2. Каковы отличительные особенности прокариот? Как бактерии размножаются и как переносят неблагоприятные условия среды?
3. Чем отличаются от других живых организмов грибы?
4. На чем основана систематика грибов?
5. Каковы особенности споровых растений?
6. Что такое спорофит и гаметофит? Какое значение они имеют для растений?
7. Как возникли семенные растения? В чем заключаются их эволюционные преимущества?
8. Каковы отличительные особенности царства животные?
9. Перечислите представителей царства животные, господствующих на Земле в процессе эволюции органического мира.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Гипотезы происхождения жизни

Начнем с наиболее древних и поэтичных версий происхождения жизни. Любые космологические *мифы* о происхождении мира всегда венчаются антропогоническими – о происхождении человека. И в этих фантазиях можно лишь позавидовать воображению древних авторов. Версии звучали самые разные и почти всегда красивые. Растения, рыбы и звери вылавливались с морского дна громадным вороном, люди выползали червями из тела первопредка Паньгу, лепились из глины и пепла, рождались от браков богов и чудовищ. Все это удивительно поэтично, но к науке, конечно, не имеет никакого отношения.

В XIX веке возникла гипотеза *креационизма,* которая объединяла сторонников различных версий появления мира и жизни, предложенных авторами Торы, Библии и других священных книг монотеистических религий. Однако по сути ничего нового в сравнении с этими книгами креационисты не предложили, раз за разом, пытаясь опровергнуть строгие и основательные находки науки – а на самом деле, раз за разом, теряя одну позицию за другой.

Не более научными, нежели истории о первопредках, можно назвать и взгляды, носящие громкое имя *Теории стационарного состояния*. По мнению ее сторонников, никакая жизнь вовсе никогда не возникала – как не рождалась и Земля, не появлялся и космос: они просто были всегда, всегда и пребудут. Все это не более обосновано, нежели черви Паньгу: чтобы всерьез принять такую «теорию», придется забыть о бесчисленных находках палеонтологии, геологии и астрономии. А по сути, отказаться от всего грандиозного здания современной науки – но тогда, наверное, стоит отказаться и от всего того, что полагается его жителям, включая компьютеры и безболезненное лечение зубов.

Нельзя не упомянуть *и гипотезу вечного возвращения*, которая основывается на идее многократного возникновения жизни и перекликается с представлениями индийской и западной философии, связанной с трудами Иммануила Канта, Фридриха Ницше и Мирчи Элиаде. Поэтическая картина вечного странствия каждой живой души по бесконечному множеству

миров и их обитателей, ее перерождения то в ничтожное насекомое, то в возвышенного поэта, а то и в существо, неизвестное нам, демона или бога. По мнению Ницше, вечность вечна, а значит, любое событие в ней может и должно повториться вновь. То есть жизнь могла возникать многократно и разными путями.

Спонтанное происхождение высокоразвитой живой материи из неживой, как зарождение личинок мух в гниющем мясе – можно связать еще с Аристотелем, который обобщил мысли множества предшественников и сформировал целостную доктрину о *самозарождении*. Как и прочие элементы философии Аристотеля, самозарождение было доминирующей доктриной в Средневековой Европе и пользовалось определенной поддержкой вплоть до экспериментов Луи Пастера, который окончательно показал, что для появления даже личинок мух нужны мухи-родители.

Панспермия – это гипотеза о занесении жизни на Землю с других космических тел имеет массу авторитетных защитников. На этой позиции стоял и великий немецкий ученый Герман Гельмгольц и шведский химик Сванте Аррениус, российский мыслитель Владимир Вернадский и британский лорд-физик Кальвин. Однако после открытия космической радиации и ее губительного действия на все живое панспермия, казалось, умерла. Но, чем глубже ученые погружаются в вопрос, тем больше всплывает нюансов. Так, теперь на основе многочисленных экспериментов на космических аппаратах – мы с куда большей серьезностью относимся к способностям живых организмов переносить радиацию и холод, отсутствие воды и прочие «прелести» пребывания в открытом космосе. Находки всевозможных органических соединений на астероидах и кометах, в далеких газопылевых скоплениях и протопланетных облаках многочисленны и не вызывают сомнений. А вот заявления об обнаружении в них следов чего-то подозрительно напоминающего микробов остаются недоказанными.

Легко заметить, что при всей своей увлекательности теория панспермии лишь переносит вопрос о возникновении жизни в другое место и другое время. Что бы ни занесло первые организмы на Землю – случайный ли метеорит или хитрый план высокоразвитых инопланетян, они должны были где-то и как-то родиться. Пусть не здесь и гораздо дальше в прошлом – но

жизнь должна была вырасти из безжизненной материи. Вопрос «Как?» остается.

Гипотеза *первичного бульона* тесно связана с экспериментами, поставленными в 50-х годах XX века Стэнли Миллером и Гарольдом Юри. В лаборатории ученые смоделировали условия, которые могли существовать у поверхности молодой Земли – смесь метана, угарного газа и молекулярного водорода, многочисленные электрические разряды и ультрафиолет. Вскоре более 10% углерода из метана перешло в форму тех или иных органических молекул. В опытах Миллера-Юри было получено больше 20 аминокислот, сахара, липиды и предшественники нуклеиновых кислот. Современные вариации этих классических экспериментов используют куда более сложные постановки, которые точнее соответствуют условиям ранней Земли. Имитируются воздействия вулканов с их выбросами сероводорода и двуокиси серы, присутствие азота и т.д. Так ученым удается получать огромное и разнообразное количество органики – потенциальных кирпичиков потенциальной жизни.

Главной проблемой этих опытов остается получение рацематов, т.е смесей изомеров, в том числе и не обладающих оптической активностью. Тогда как вся известная нам жизнь, за единичными исключениями, включает лишь L-изомеры. Впрочем, к этой проблеме мы еще вернемся. Здесь же стоит добавить, что недавно – в 2015 году – кембриджский профессор Джон Сазерленд со своей командой показал возможность образования всех базовых «молекул жизни», компонентов ДНК, РНК и белков из весьма нехитрого набора исходных компонентов. Главные герои этой смеси – циановодород и сероводород, не столь уж редко встречающиеся в космосе. К ним остается добавить некоторые минеральные вещества и металлы, в достаточном количестве имеющиеся на Земле, такие как фосфаты, соли меди и железа. Ученые построили детальную схему реакций, которые вполне могли создать насыщенный «первичный бульон» для того, чтобы в нем появились полимеры и в игру вступила полноценная химическая эволюция.

Гипотезу абиогенного происхождения жизни из «органического бульона», которую проверили эксперименты Миллера и Юри, выдвинул в 1924 году советский биохимик Александр Опарин. И хотя в «темные годы» расцвета лысенковщины

ученый принял сторону противников научной генетики, заслуги его велики. В знак признания роли академика имя его носит главная награда, вручаемая Международным научным обществом изучения возникновения жизни (ISSOL) – Медаль Опарина. Премия присуждается каждые шесть лет, и в разное время ее удостаивались и Стэнли Миллер, и великий исследователь хромосом, Нобелевский лауреат Джек Шостак. Признавая громадный вклад и Гарольда Юри, в промежутках между вручениями Медали Опарина ISSOL (тоже каждые шесть лет) присуждает Медаль Юри. Получилась уникальная, настоящая эволюционная премия – с изменчивым названием.

Теория *химической эволюции* пытается описать превращение сравнительно простых органических веществ в довольно сложные химические системы, предшественницы собственно жизни, под влиянием внешних факторов, механизмов селекции и самоорганизации. Базовой концепцией этого подхода служит «водно-углеродный шовинизм», представляющий эти два компонента (воду и углерод – NS) в качестве абсолютно необходимых и ключевых для появления и развития жизни, будь то на Земле или где-то за ее пределами. А главной проблемой остаются условия, при которых «водно-углеродный шовинизм» может развиться в весьма изощренные химические комплексы, способные, прежде всего, к саморепликации.

По одной из гипотез, первичная организация молекул могла происходить в микропорах глинистых минералов, которые выполняли структурную роль. Эту идею несколько лет назад выдвинул шотландский химик Александер Кейрнс-Смит. На внутренней поверхности минералов, как на матрице, могли оседать и полимеризоваться сложные биомолекулы. Израильские ученые показали, что такие условия позволяют выращивать достаточно длинные белковые цепочки. Здесь же могли скапливаться нужные количества солей металлов, играющих важную роль катализаторов химических реакций. Глиняные стенки могли выполнять функции клеточных мембран, выделяя пространство, в котором протекают все более сложные химические реакции, из внешнего хаоса.

Матрицами для роста полимерных молекул могли служить поверхности кристаллических минералов: пространственная структура их кристаллической решетки способна вести отбор

лишь оптических изомеров одного типа – например, L-аминокислот, – решая проблему, о которой мы говорили выше. Энергию для первичного «обмена веществ» могли поставлять неорганические реакции – такие как восстановление минерала пирита (FeS_2) водородом (до сульфида железа и сероводорода). В этом случае для появления сложных биомолекул не требуется ни молний, ни ультрафиолета, как в экспериментах Миллера-Юри. А значит, мы можем избавиться от вредных аспектов их действия. Молодая Земля не была защищена от вредных, и даже смертельно опасных, компонентов солнечного излучения. Даже современные, испытанные эволюцией организмы были бы неспособны выдержать этого жесткого ультрафиолета. Кроме того, само Солнце было значительно моложе и не давало достаточно тепла планете. Из этого возникла гипотеза о том, что в эпоху, когда творилось чудо зарождения жизни, вся Земля могла быть покрыта толстым – в сотни метров слоем льда. Скрываясь под этим ледяным щитом, жизнь могла чувствовать себя вполне в безопасности и от ультрафиолета, и от частых метеоритных ударов, грозивших погубить ее еще в зародыше. Относительно прохладная среда могла также стабилизировать структуру первых макромолекул.

В самом деле, ультрафиолетовое излучение на молодой Земле, атмосфера которой еще не содержала кислорода и не имела такой замечательной штуки, как озоновый слой, должно было быть убийственным для любой зарождающейся жизни. Из этого выросло предположение о том, что хрупкие предки живых организмов были вынуждены существовать где-то, скрываясь от непрерывного потока стерилизующих все и вся лучей. Например, глубоко под водой – конечно, там, где имеется достаточно минеральных веществ, перемешивания, тепла и энергии для химических реакций. И такие места нашлись.

Ближе к концу XX века стало ясно, что океанское дно никак не может быть пристанищем средневековых монстров: условия здесь слишком тяжелые, температура невелика, излучения нет, а редкая органика способна разве что оседать с поверхности. Фактически это обширнейшие полупустыни – за некоторыми примечательными исключениями: тут же, глубоко под водой, поблизости от выходов геотермальных источников, жизнь буквально бьет ключом. Насыщенная сульфидами черная вода

горяча, активно перемешивается и содержит массу минералов. Черные курильщики океана – весьма богатые и самобытные экосистемы: питающиеся на них бактерии используют железосерные реакции, о которых мы уже говорили. Они являются основой для вполне цветущей жизни, включая массу уникальных червей и креветок. Возможно, они и были основой зарождения жизни на планете: по крайней мере, теоретически такие системы несут в себе все необходимое для этого.

Вопрос о том, с чего жизнь началась, с информации и нуклеиновых кислот или с функций и белков, остается одним из самых сложных. А одним из известных решений этой парадоксальной задачи является *гипотеза «мира РНК»*, появившаяся еще в конце 60-х и окончательно оформившаяся в конце 80-х годов XX века.

РНК – макромолекулы, в хранении и передаче информации не столь эффективные, как ДНК, а в выполнении ферментативных функций – не столь впечатляющие, как белки. Зато молекулы РНК способны и на то, и на другое, и до сих пор они служат передаточным звеном в информационном обмене клетки, и катализируют целый ряд реакций в ней. Белки неспособны реплицироваться без информации ДНК, а ДНК неспособна на это без белковых «умений». РНК же может быть полностью автономной: она способна катализировать собственное «размножение» – и для начала этого достаточно.

Исследования в рамках гипотезы «мира РНК» показали, что эти макромолекулы способны и к полноценной химической эволюции. Взять хотя бы наглядный пример, продемонстрированный калифорнийскими биофизиками во главе с Лесли Оргелом: если в раствор способной к саморепликации РНК добавить бромистый этидий, служащий для этой системы ядом, блокирующим синтез РНК, то понемногу, со сменой поколений макромолекул, в смеси появляются РНК, устойчивые даже к очень высоким концентрациям токсина. Примерно так, эволюционируя, первые молекулы РНК могли найти способ синтезировать первые инструменты-белки, а затем в комплексе с ними «открыть» для себя и двойную спираль ДНК, идеальный носитель наследственной информации.

Однако простой репликации для возникновения жизни недостаточно. Любая жизнь – это клетка, отграниченная

полупроницаемой мембраной, пространственно изолированный участок среды, разделяющий процессы обмена, облегчающий течение одних реакций и позволяющий исключать другие. Иначе говоря, «протоклетки» должны были появляться уже на самых ранних этапах существования жизни на Земле. Первую гипотезу об их происхождении высказал хорошо знакомый нам Александр Опарин. В его представлении «протомембранами» могли служить капельки гидрофобных липидов, а коацерватные капли, плавающие в воде, и были протоклетками, которые могли поглощать друг друга и делиться.

В целом идеи ученого принимаются и современной наукой, занимался этой темой и Джек Шостак, получивший за свои работы Медаль Опарина. Вместе с Катаржиной Адамалой он сумел создать своего рода модель протоклетки, аналог мембраны которой состоял не из современных липидов, а из еще более простых органических молекул, жирных кислот, которые вполне могли накапливаться в местах возникновения первых протоорганизмов. Шостаку и Адамале удалось даже «оживить» свои структуры, добавив в среду ионы магния (стимулирующие работу РНК-полимераз) и лимонную кислоту (стабилизирующую структуру жировых мембран). В итоге у них получилась совершенно простая, но в чем-то живая система; во всяком случае, это была нормальная протоклетка, которая содержала защищенную мембраной среду для размножения РНК. С этого момента можно закрыть последнюю главу предыстории жизни – и начать первые главы ее истории.

Еще в конце XIX века немецко-английский естествоиспытатель Андреас Шимпер заметил, что хлоропласты – органеллы растительной клетки, ответственные за фотосинтез, реплицируются отдельно от самой клетки. Вскоре появилась гипотеза о том, что хлоропласты – это симбионты, клетки фотосинтезирующих бактерий, когда-то проглоченные хозяином и оставшиеся жить здесь навсегда. Эта идея и легла в основу *гипотезы эндосимбиоза*, которая в 20-е годы XX века была расширена, объяснив подобным образом и появление в клетке митохондрий – органелл, которые потребляют кислород и поставляют энергию всем нашим клеткам. К сегодняшнему дню эта гипотеза приобрела статус полновесной, многократно доказанной теории. Достаточно сказать, что у митохондрий и пластид обнаружился

собственный геном, более или менее независимые от клетки механизмы деления и собственные системы синтеза белка.

В природе обнаружены и другие эндосимбионты, не имеющие за плечами миллиардов лет совместной эволюции и находящиеся на менее глубоком уровне интеграции в клетке. Например, у некоторых амеб нет собственных митохондрий, зато есть включенные внутрь и выполняющие их роль бактерии. Есть гипотезы и об эндосимбиотическом происхождении других органелл – включая жгутики и реснички, и даже клеточное ядро. Согласно мнению некоторых исследователей, все мы, эукариоты, стали результатом симбиоза бактерий с археями. Эти версии пока не находят строгого подтверждения, однако ясно одно: едва возникнув, жизнь стала поглощать соседей и взаимодействовать с ними, рождая новую жизнь.

Эволюционное учение

Эволюционное учение – это наука о причинах, движущих силах, механизмах и общих закономерностях исторического развития живого мира. Эволюцией в биологии называют непрерывное направленное развитие живого мира, сопровождающееся изменением строения и уровней организации разных групп организмов, позволяющее им более эффективно приспосабливаться и существовать в самых различных условиях обитания. Эволюционное учение является теоретической базой биологии, так как оно объясняет основные особенности, закономерности и пути развития органического мира, позволяет понять причину единства и огромного многообразия органического мира, выяснять исторические связи между разными формами жизни и предвидеть их развитие в будущем. Эволюционное учение обобщает данные многих биологических наук, позволяет понять механизмы и направления изменчивости живой материи и использовать эти знания в практике селекционных работ.

Эволюционное учение сложилось как результат длительной борьбы двух принципиально противоположных систем взглядов на жизнь и ее происхождение – идей Божественного сотворения мира и представлений о самозарождении и саморазвитии жизни. На основе этих воззрений в науке сложились два направления: креационизм, развивающий идеи сотворения мира Богом или Высшим разумом, второе – эволюционизм,

допускающий возможность самозарождения и саморазвития органического мира. Существовали также представления о вечности жизни в природе. Уже в древности эти идеи активно обсуждались, и в их развитие внесли большой вклад такие выдающиеся мыслители своего времени, как Фалес Милетский, Анаксимандр, Анаксимен, Гераклит, Эмпедокл, Демокрит, Платон, Аристотель и многие другие. В Средние века господствовали в основном идеи креационизма и неизменности мира. Наиболее крупными учеными додарвиновского периода развития биологии были К. Линней и Ж.Б. Ламарк. Карл Линней (1707-1778) – выдающийся шведский ученый. Именно он сделал попытку обобщить имевшиеся в то время данные о многообразии органического мира и создать его научную классификацию, изложив свои взгляды по этим вопросам в «Системе природы» (1735). Как уже упоминалось выше он является создателем систематики и номенклатуры – наук о принципах классификации живых организмов. Основной таксономической категорией у растений и животных К. Линней считал вид, определяя его как множество сходных особей, воспроизводящих себе подобных. Виды он объединял в роды. В своей системе он выделял пять таксономических категорий разного уровня: класс, отряд, род, вид, разновидность.

Для названия видов К. Линней использовал бинарную номенклатуру, то есть двойное наименование – с указанием названий рода и вида (например, мухомор красный, олень благородный и т.п., где первое слово название рода, а второе – вида). Описания видов и их названия он сделал на латинском языке, принятом тогда в науке. Это намного облегчило взаимное понимание между учеными разных стран, так как в разных языках один и тот же вид может называться совершенно по-разному. Поэтому до сих пор научные названия растений, грибов или любых других организмов принято писать на латинском языке, понятном специалистам разных стран. Всего К. Линней составил описания около десяти тысяч видов растений и животных, объединив их в 30 классов (24 класса растений и шесть классов животных).

Однако система К. Линнея основывалась на сходстве только внешних признаков, поэтому к классу червей он относил кишечнополостных, губок, моллюсков, иглокожих и даже круглоротых, которые сейчас относятся к совершенно разным типам

животных. Растения он разделял на классы по наличию или отсутствию цветка, форме цветка и по числу тычинок и пестиков в нем. Но вместе с тем он совершенно правильно отнес человека к отряду приматов. Это было революционным шагом для того времени. Не случайно труд К. Линнея долгое время был запрещен Ватиканом. К. Линней считал виды неизменными, существующими в том состоянии, как их создал Бог. Но он отмечал, что разновидности могут со временем изменяться. Большой заслугой К. Линнея является то, что его систематика фактически отражала результаты эволюции – многообразие организмов, а таксономические категории впервые определили иерархию и соподчиненность разных групп организмов от видов до классов.

Очень крупной фигурой в биологии является Жан-Батист Ламарк (1744-1829) – французский ученый, создавший *первое целостное эволюционное учение,* основы которого он изложил в своем труде «Философия зоологии» (1809). В нем он впервые доказал, что всем видам присуща изменчивость. Основными причинами изменчивости Ж.Б. Ламарк считал влияние внешней среды и стремление живых организмов к совершенству, заложенное в них Богом. Таким образом, по Ламарку, процесс эволюции как бы намечен самим Творцом. Главным механизмом изменчивости видов Ламарк считал упражнение или неупражнение органов. Под влиянием меняющихся условий среды обитания животным приходится менять свои привычки и способы добывания пищи. Например, у жирафа, которому приходится тянуться вверх за листьями деревьев, со временем вытянулась шея (упражнение органа), а у крота, обитающего под землей, произошла потеря зрения (неупражнение органа). Ламарк дал более подробную по сравнению с Линнеем классификацию животных, распределив их по 14 классам. Он отделил позвоночных животных от беспозвоночных. Выделенные им 14 классов животных были разделены по степени усложнения строения на шесть градаций (ступеней усложнения). Так, к первой градации он отнес инфузорий и полипов, ко второй – лучистых животных и червей, к третьей – насекомых и паукообразных, к четвертой – ракообразных, кольчатых червей, усоногих и моллюсков, к пятой – рыб и рептилий и к шестой – птиц, млекопитающих и человека. Он совершенно справедливо отмечал происхождение высших форм животных от низших и считал, что человек произошел от

обезьян. Заслугой Ламарка является также введение в науку терминов «биология» и «биосфера», которые получили впоследствии широкое распространение.

К середине XIX века наука созрела для создания эволюционного учения в биологии. Причин этому было много. Назовем только некоторые из них. Завершение эпохи Великих географических открытий (XV-XVIII вв.) показало человечеству все многообразие мира. Ранее, во времена Древнего мира, античности, раннего и среднего Средневековья, люди жили в своих городах и селениях, и круг их путешествий ограничивался лишь небольшим набором сопредельных регионов. Это создавало иллюзию об однообразии и стабильности окружающего мира. Эпоха кругосветных путешествий обнаружила полную несостоятельность этих представлений. Появились многочисленные описания новых земель, их природы и населяющих их племен, растений и животных, которые разрушали привычные воззрения об однородности и неизменности мира.

Активная колонизация вновь открытых земель европейцами потребовала составления подробных описаний природы, климата и ресурсов этих районов, что существенно расширяло знания людей о природе Земли. В этой работе принимали участие уже не одиночки-путешественники, а большие массы людей, что способствовало быстрому распространению новых знаний среди широких слоев населения стран Европы. Развитие капитализма в странах Западной Европы ускорило прогресс в технике и научных изысканиях, необходимых для развития промышленности. А интенсивное развитие науки, в свою очередь, ускорило процесс создания эволюционного учения. В это время активно развиваются многие науки о природе, свидетельствующие о ее целостности и определенном развитии: геология, показавшая единство строения минералов и горных пород в разных регионах Земли; палеонтология, накопившая большое количество окаменелостей давно вымерших растений и животных, что свидетельствовало о древности жизни и смены одних ее форм другими. Кроме того, были обнаружены ископаемые организмы, составляющие явно переходные звенья между ныне существующими и вымершими формами. Эти факты требовали своего объяснения. Успехи сравнительной анатомии выявили общность строения многих групп растений и животных и показывали

существование переходных форм между отдельными группами организмов. Цитология выявила общий характер клеточного строения растений и животных. Эмбриология нашла сходство развития зародышей у разных групп животных. Значительные успехи были достигнуты в области селекции растений и животных, свидетельствующие о возможности искусственного изменения их форм и продуктивности. Все это вместе взятое и подготовило базу и условия разработки эволюционного учения.

Основы современной теории эволюции были созданы выдающимся английским ученым-энциклопедистом Чарлзом Дарвином (1809-1882). Независимо от него в это же время работал и пришел к очень близким выводам его соотечественник зоолог Альфред Уоллес (1823-1913). Научные интересы Ч. Дарвина как натуралиста были чрезвычайно разнообразны: он занимался ботаникой, зоологией, геологией, палеонтологией, теологией, интересовался вопросами селекции и т.п. Большую роль в жизни Ч. Дарвина и формировании его научных идей сыграло кругосветное путешествие в составе экспедиции на корабле «Бигл» в 1831-1836 гг. Там он смог досконально изучить специфику фауны Галапагосских островов, Южной Америки и ряда других районов мира. Уже в этот период у Ч. Дарвина начинают формироваться основные эволюционные идеи, и он приближается к открытию принципа дивергенции – расхождения признаков у потомков общего предка как механизма формо- и видообразования. Большую роль в формировании эволюционистских идей Ч. Дарвина сыграло его участие в палеонтологических раскопках в Уругвае, где он познакомился с некоторыми вымершими формами гигантских ленивцев, броненосцев и ряда беспозвоночных. Вернувшись из экспедиции, Ч. Дарвин пишет ряд монографий и выступает с докладами, принесшими ему признание научной общественности и широкую известность. Анализируя темпы размножения и реальную численность популяций в природе, Ч. Дарвин задался вопросом о причинах вымирания одних форм и выживания других. Для решения этой проблемы он привлекает идеи Томаса Мальтуса (1766-1834) о борьбе за существование в человеческом обществе, изложенные последним в труде «Опыт в законе народонаселения». Так у Ч. Дарвина родились собственные идеи о роли борьбы за существование в процессах

выживания видов в природе и значении естественного отбора как важнейшего фактора, определяющего направление эволюции.

Основными механизмами борьбы за существование Ч. Дарвин считал внутри- и межвидовую конкуренцию, а избирательная гибель рассматривалась им как основа естественного отбора. Эти процессы могут ускоряться при пространственной изоляции популяций. Ч. Дарвин совершенно правильно отмечал, что эволюционируют не отдельные особи, а виды и внутривидовые популяции, то есть эволюционный процесс происходит на надорганизменном уровне. Особую роль в эволюции Ч. Дарвин отводил наследственной изменчивости организмов в популяциях и половому воспроизводству организмов как одному из главных факторов естественного отбора. Процесс видообразования он считал постепенным и проводил определенные параллели между естественным и искусственным отбором, приводящим к формированию подвидов, видов и пород или сортов животных и растений.

Ч. Дарвин неоднократно подчеркивал важное значение палеонтологии, биогеографии и эмбриологии в доказательствах эволюции. Эти труды были оценены высшей наградой Королевского научного общества. Квинтэссенцией этих сочинений стал труд «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых рас (форм, пород) в борьбе за жизнь», изданный Ч. Дарвином в 1859 г. и не потерявший своего значения и в наше время.

Очень похожие взгляды на эволюцию живого мира и ее механизмы представил и А. Уоллес. Даже многие термины в трудах обоих ученых совпали. А. Уоллес обратился к Ч. Дарвину, как известному эволюционисту, с просьбой просмотреть и прокомментировать его труд. Доклады обоих ученых на эту тему были опубликованы в одном томе Трудов Линнеевского общества, и сам А. Уоллес, и научная общественность единодушно признали приоретет Ч. Дарвина в этих вопросах. Само эволюционное учение долгое время носило имя его основателя – дарвинизм. Важнейшей заслугой Ч. Дарвина и А. Уоллеса стало то, что они определили главный фактор эволюции – естественный отбор, и тем самым обнаружили причины протекания эволюции живого мира.

Основной эволюционной единицей по теории Ч. Дарвина является является *вид*. Само представление о виде было сформулировано еще в античные времена Аристотелем, который рассматривал вид как совокупность сходных особей. Примерно этих же представлений о виде придерживался и К. Линней, рассматривая его как самостоятельную, дискретную и неизменную биологическую и систематическую структуру. В настоящее время вид рассматривается как реально существующая в природе группа особей. Остальные систематические категории являются в известной мере производными вида, выделяемыми учеными на основании тех или иных признаков (роды, семейства и т.п.). В современной биологии видом называют совокупность популяций особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических признаков, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих определенную территорию (ареал). Вид – это основная структурная и таксономическая единица в системе живой природы и качественный этап эволюции организмов. Каждый вид характеризуется многими признаками, которые носят название критериев вида.

Одной из самых значимых вех в истории развития эволюционного учения можно назвать появление в 1926 году труда известного биолога С.С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики». Именно в данной работе были заложены фундаментальные основы популяционной генетики. Основной вклад С.С. Четверикова состоит в доказательстве связи генетики и теории эволюции. В своей работе он показал, что популяция является особым уровнем организации живого мира, на котором проявляются элементарные эволюционные явления. Также Четвериков доказал, что в природе непрерывно происходят мутационные явления, которые накапливаются в популяциях и являются скрытым резервом наследственной изменчивости.

В ходе исследований ученого было установлено, что борьба за существование наглядно проявляется в живой природе, при этом ареной для нее выступают экосистемы, а *основной единицей эволюции являются популяции*.

Таким образом, благодаря усилиям С.С. Четверикова и других ученых в 20-30-е гг. XX века был заложен комплексный генетико-экологический подход к изучению теории эволюции, что позволило преодолеть кризисную ситуацию в эволюционной науке и создать основу для формирования *синтетической теории эволюции,* или современного дарвинизма. В 1942 г. для новой комплексной теории было предложено название «синтетическая теория эволюции», авторство которого принадлежит английскому ученому Дж. Хаксли, предложившему его в своей книге «Эволюция. Современный синтез». Это название крайне удачно характеризует новое учение.

Современная теория эволюции является синтезом результатов, полученных в ходе исследований в разных областях биологических наук. Термин «синтетическая» указывает на коллективное научное творчество, ведь над созданием теории трудились более полусотни ученых из восьми стран. Среди них российские исследователи С.С. Четвериков, Н.И. Вавилов, Н.П. Дубинин, Н.В. Тимофеев-Ресовский, И.И. Шмальгаузен, ученые из США С. Райт, Ф.Г. Добржанский (советский генетик, эмигрировавший в молодости в США), Э. Майр, британцы Р. Фишер, Дж. Б. Холдейн и многие другие.

Перечислим основные положения синтетической теории эволюции:

1. Элементарным эволюционным материалом являются *мутации*, при этом они носят ненаправленный и случайный характер;

2. Основная движущая сила эволюции – *естественный отбор*, который является следствием борьбы за существование и главным направляющим творческим фактором эволюции;

3. Наименьшая единица эволюции – *популяция*;

4. Эволюция имеет *дивергентные свойства*, т.е. отдельно взятый таксон (например, вид) может являться предком нескольких таксонов, при этом каждый рассматриваемый таксон будет иметь лишь один предковый вид;

5. Эволюция происходит *постепенно и длительно*.

6. Элементарным эволюционным процессом является *изменение генофонда популяции*, при этом элементарными эволюционными факторами (предпосылками) могут быть мутации, естественный отбор, дрейф генов, популяционные волны, изоляции

и миграции – все они способствуют постепенному изменению генофонда;

7. Для живой природы характерны *микроэволюции* (изменение в рамках популяции, вида) и *макроэволюции* (появление новых и изменение старых систематических групп).

Основные типы эволюционного процесса

Дивергенцией Ч. Дарвин называл расхождение признаков в процессе эволюции, приводящее к появлению новых форм или таксонов организмов, происходящих от общего предка. Дивергенция приводит также к преобразованию одних органов тела в другие в связи с выполнением новых функций. Например, после выхода позвоночных животных на сушу их передние конечности претерпели значительные изменения в зависимости от освоения тех или иных типов местообитаний и образа жизни (бегательные у ящериц, волков, кошек, оленей или других, роющие у кротов, крылья у птиц, крылообразные у летучих мышей, хватательные у обезьян, рука у человека, ласты при вторичном освоении водной среды ихтиозаврами, моржами или китообразными и т.д.). Такие органы, имеющие общее происхождение, но выполняющие разные функции, получили название гомологичных. Гомологичными органами являются листья растений, усики гороха, колючки кактусов, шипы барбариса и др.

Конвергенцией называется независимое возникновение сходных признаков у организмов, имеющих различное происхождение (не родственных друг другу), или у органов, имеющих различное происхождение, но выполняющих сходные функции. Чаще всего конвергенция возникает при заселении сходных типов местообитаний. Например, конвергентное сходство отмечается у крыльев бабочек и рукокрылых, роющих конечностей кротов и медведок, жабр рыб и ракообразных, толчковых ног зайцеобразных и саранчовых и т.п. Но иногда конвергентное сходство возникает под влиянием сходства выполняемых функций, например, удивительная похожесть строения глаз млекопитающих и головоногих моллюсков. Но в любом случае эти органы формируются из разных частей эмбрионов этих животных.

Параллелизм – это тип эволюции, при котором конвергентное сходство возникает на основе гомологичных органов. Гомологичные органы или морфологические формы, имевшие когда-

то общее происхождение, но потом изменившиеся и переставшие быть похожими друг на друга, в новых условиях снова приобретают черты большого сходства. Это вторичное сходство бывших родственных форм. Например, рыбообразная обтекаемая форма вторично возникает при переходе животных от наземного образа жизни к водному. Вспомните похожесть строения акул (первичноводные животные) и ихтиозавров, и китообразных (вторично-водные). У кошачьих саблезубость возникала в разное время у разных видов. Причина параллелизма – одинаковое направление естественного отбора и определенная генетическая близость между такими группами организмов.

Филетическая эволюция, или филогенез, – это такой тип эволюционного процесса, при котором происходит постепенное преобразование одних таксонов в другие без образования боковых ветвей. При этом образуется непрерывный ряд популяций (таксонов), в котором каждый таксон является потомком предыдущего и предком последующего, не имея сестринских таксонов. Этот тип был описан американским исследователем Дж. Симпсоном в 1944 г. Изучая закономерности эволюции растений, выдающийся российский (советский) генетик Н.И. Вавилов открыл интересные явления, названные им законом гомологических рядов. Этот закон непосредственно вытекает из анализа соотношений и взаимосвязей между разными типами эволюционного процесса и показывает большое сходство эволюционных изменений у родственных групп организмов. Причиной этого является сходство мутаций гомологичных генов в генофондах родственных видов. Поэтому, зная спектр изменчивости одного вида (или рода), можно с большой вероятностью предсказать многообразие форм другого вида (или рода). При этом целые семейства растений могут характеризоваться определенным циклом изменчивости, обнаруживаемой у всех его родов и видов. Так, зная формы изменчивости ячменя, Н.И. Вавилов очень точно предсказал и впоследствии обнаружил сходные формы у пшеницы.

Подводя итог изложению процессов микро- и макроэволюции, можно привести несколько общих правил, которым эти процессы подчиняются. 1. Непрерывность и неограниченность эволюции – эволюция возникла с момента образования жизни и будет непрерывно продолжаться, пока существует жизнь. 2.

Направленность эволюционных процессов определяется естественным отбором. 3. Правило происхождения специализированных групп от неспециализированных: только неспециализированные, широко приспособленные группы могут дать толчок эволюции и вызвать образование специализированных групп. 4. Правило прогрессирующей специализации групп: если группа организмов стала на путь специализации, то последняя только углубляется и обратного возврата не происходит (правило Депере). 5. Правило необратимости эволюции: все эволюционные процессы необратимы, и все новые эволюционные процессы происходят на новой генетической основе (правило Долло). Например, после выхода на сушу ряд животных вернулся к водному образу жизни, сохранив свои эволюционные приобретения. В частности, и ихтиозавры, и китообразные являются вторично-водными животными, но они не превратились в рыб, а остались пресмыкающимися или млекопитающими, сохранив все особенности своих классов. 6. Правило адаптивной радиации: эволюционное развитие происходит в разных направлениях, способствуя заселению разных сред обитания.

Изучение микро- и макроэволюционных процессов позволяет установить филогенетические (то есть родственные) связи между разными группами живых организмов и определить время появления этих форм. *Филогенезом* называют процесс исторического развития группы или конкретного вида. Филогенезом можно также назвать длительный непрерывный ряд множества онтогенезов, отражающий основные эволюционные перестройки. Изучение филогенеза позволяет установить родственные связи между разными таксонами и выяснить механизмы и время эволюционной перестройки определенных групп живых организмов. Выделяют следующие основные формы филогенеза: 1) *монофилию* – происхождение разных видов от одного общего предка; 2) *парафилию* – одновременное образование видов путем синхронной дивергенции предковой формы на два или большее число новых видов; 3) *полифилию* – происхождение группы видов организмов от разных предков путем гибридизации и/или конвергенции.

Можно выделить ниже следующие механизмы и способы филогенетических изменений. 1. Усиление (интенсификация) функций тела или его органа, например увеличение объема

мозга или легких, приведшие к интенсификации их активности. 2. Уменьшение числа функций. Примером может быть преобразование пятипалой конечности у парно- и непарнокопытных животных. 3. Расширение числа функций. Например, у кактусов стебель помимо основных своих функций выполняет функцию запасания воды. 4. Смена функций. Например, преобразование ходильных конечностей в ласты у вторично-водных млекопитающих (моржей и др.). 5. Замена одного органа другим (субституция). Например, у позвоночных животных хорда заменяется на костный позвоночник. 6. Полимеризация органов и структур (то есть повышение числа однородных структур). Например, эволюция одноклеточных организмов в колониальные и далее в многоклеточные формы. 7. Олигомеризация органов и структур. Это противоположный полимеризации процесс. Например, образование прочного таза путем сращивания нескольких костей.

Эволюция человека

Антропология – наука о происхождении и эволюции человека. Термин «антропология» происходит от греч. antropos – человек и logos – учение. *Антропогенез* – эволюционный процесс формирования человека. Современная антропология рассматривает антропогенез как продолжение биогенеза. Основными вопросами антропологии являются вопросы о месте и времени появления человека, основных этапах его эволюции, движущих силах и факторах, соотношении антропогенеза и социогенеза.

Первоначальные представления о происхождении человека и общества отражены уже в древних мифологиях: чудесное рождение различных поколений богов, а затем и людей составляет канву мифологических текстов. Позже появились различные версии религиозно-креационистского взгляда на происхождение человека. Так, например, в христианстве считается, что первый человек, Адам, был создан Богом из праха, а первая женщина, Ева, – из ребра Адама. Независимо от конкретной версии (христианство, иудаизм, ислам и т.д.) сущность религиозного ответа на вопрос о происхождении человека остается единой: человек есть творение Бога, а конкретные процессы, сопровождавшие и составлявшие творческий божественный акт, – тайна.

Уже в античной философии появляется идея естественного происхождения человека. В учениях греческих философов

Анаксимандра (VII-VI вв. до н. э.), Эмпедокла (V в. до н. э.), Анаксагора (V в. до н. э.), Демокрита (V в. до н. э.), римского поэта и философа Тита Лукреция Кара (I в. до н. э.) возникновение человека объясняется без апелляции к сверхъестественным силам и сущностям.

Однако античные представления о происхождении человека носили натурфилософский, умозрительный, а порой и просто фантастический характер, будучи не столько результатом обобщения объективных данных, сколько порождением изощренного воображения древних философов.

Начало научной антропологии относят к середине XVIII в. Так, К. Линней в своей классификации видов растений и животных не просто отнес человека к животному миру, но и поместил его рядом с человекообразными обезьянами. Следующий этап становления научной антропологии связан с идеями Ж. Ламарка, который предположил, что человек произошел от древней человекообразной обезьяны, в силу перемены климатических условий перешедшей к наземному образу жизни и прямохождению. Прямохождение способствовало изменению строения позвоночника, мускулатуры, кисти, челюстей, головного мозга и т.д. Ж. Ламарк предложил целый спектр верных и интересных идей, но не нашел им убедительных эмпирических подтверждений. Однако это не вина или упущение Ж. Ламарка – в конце XVIII – начале XIX в. таких данных просто не было.

До середины XIX в. в антропологии ведущие позиции попрежнему занимала креационистская концепция. Систематическое опровержение креационизма началось в середине XIX в. В 40-50-е гг. французский археолог Б. Де Перт, основываясь на находках грубо обработанных каменных орудий, доказывал, что человек появился значительно раньше, чем предполагают библейские тексты. В 1871 г. Ч. Дарвин в работе «Происхождение человека и половой отбор» выдвинул идею животного происхождения человека от обезьяноподобного предка и утверждал, что современные человекообразные обезьяны представляют собой боковые ветви антропогенеза. К этому времени уже были найдены фрагменты скелетов древних предков человека, которые послужили эмпирическим материалом, подтверждающим гипотезу Ч. Дарвина. В 1848 г. на скале Гибралтар в Испании был найден череп, в 1856 г. фрагменты черепа обнаружены в

Неандертале во Франции, а в 1866 г. также во Франции в Ла Нолетте найдена челюсть. Особенности этих костных остатков свидетельствовали о существовании древних людей, строение которых имело сходные признаки, как с современным человеком, так и с человекообразными обезьянами.

Данные сравнительной анатомии, физиологии, паразитологии, эмбриологии, психологии уже в XIX в. позволили сделать вывод об очевидном сходстве телесного строения, строения зубов человека и человекообразных обезьян. Кроме того, Ч. Дарвин обратил внимание на то, что человек и высшие обезьяны имеют одинаковые группы крови и болеют одинаковыми инфекционными заболеваниями (позже, уже в XX в., были получены данные о родстве белковых структур и ДНК человека и высших приматов). Все эти факты позволили Ч. Дарвину сделать вывод о существовании общего для человека и человекообразных обезьян предка – обезьяноподобного существа, которое жило в эпоху неогена. Ч. Дарвин и его последователи, Т. Хаксли и Э. Геккель, стали основоположниками *симиалъной теории происхождения человека* (от лат. simia – обезьяна). На данный момент симиальная гипотеза является общепринятой.

В антропологии существует также *тарзиальная гипотеза происхождения человека* от древнего долгопята, предложенная английским антропологом Ф.В. Джонсом. Эта концепция не имеет значительного числа сторонников, сразу же после выдвижения в 1916 г. она была подвергнута критике и фактически опровергнута. Во второй половине XX в. биохимические и молекулярные исследования еще раз подтвердили, что по составу белков долгопяты очень далеки от человека, тогда как человекообразные обезьяны обнаруживают значительное сходство.

Современные палеонтологические находки, а также данные молекулярной биологии позволяют установить, что у человека и современных шимпанзе 91% сходных генов, у человека и гиббона – 76%, у человека и макаки-резус – 66%. В генетическом смысле шимпанзе считается наиболее близкой к человеку современной человекообразной обезьяной. С другой стороны, исследование морфологических признаков свидетельствует, что больше всего сходства у человека и гориллы – 385, далее идут шимпанзе – 369, орангутанг – 359 и гиббон – 117. Считается, что линия гиббона отделилась от линии гоминид, ведущей к

человеку, 18–22 млн. лет назад, линия орангутанга – 13–16 млн. лет назад, гориллы – 8–10 млн. лет назад, а шимпанзе 5–8 млн. лет назад. Современные человекообразные обезьяны – гиббон, горилла, орангутанг и шимпанзе – представляют собой боковые ветви антропогенеза и также произошли от обезьяноподобных существ эпохи неогена. Человекообразные обезьяны более сходны с человеком, чем с низшими обезьянами, однако, поскольку предки у низших и высших обезьян были общие, между ними все же обнаруживается сходство, тогда как при сравнении низших обезьян с человеком сходство отсутствует.

Тот вид обезьян, от которого произошел человек, обладал большим по сравнению с другими видами объемом головного мозга, более короткими передними конечностями и более длинными задними. По-видимому, этот вид обезьян передвигался как по земле, так и по деревьям (брахиация). Однако передвижение по земле преобладало над брахиацией. Считается, что предки человека питались как растительной, так и животной пищей. Древние человекообразные обезьяны жили небольшими стадами, которые достаточно быстро передвигались по открытым пространствам африканской саванны. Способность к быстрому освоению окружающей среды, цепкие конечности, способные к манипуляциям с различными предметами, привели к развитию нервной системы и достаточно большого и дифференцированного головного мозга. Эти биологические предпосылки впоследствии стали важнейшими факторами возникновения сознания и языка.

Прародиной человечества считается Восточная Африка. Именно в ее экваториальной части сложились наиболее подходящие условия для возникновения человека: теплый и влажный климат, разнообразный ландшафт, многообразный растительный и животный мир и т.п. Кроме того, в Восточной Африке на поверхность Земли выходят урановые породы, что создает повышенный радиационный фон. По-видимому, воздействие радиации могло стать причиной, вызвавшей мутации в популяции древних обезьян, что со временем, под действием естественного отбора привело к появлению человека. Ранние гоминиды населяли влажные тропические леса, а затем вышли из них на открытые пространства. Значительное похолодание, которое привело к исчезновению тропических лесов, предоставило эволюционное преимущество именно прямоходящим саванным обезьянам.

Некоторые антропологи предлагают концепцию происхождения человека от прибрежных обезьян, обитавших по берегам рек и пресных водоемов в полусаванной гористой местности, однако эта точка зрения не является общепринятой.

Существует две гипотезы происхождения человеческих рас: *моногенетическая* (моногенизм) и *полигенетическая* (полигенизм). Согласно *моногенетической гипотезе,* человеческие расы произошли от единого предка и начали формироваться на этапе Homo sapiens, т.е. человека разумного. *Полигенетическая гипотеза,* напротив, утверждает, что человеческие расы произошли от разных, никак не связанных друг с другом видов древних обезьян, живших на разных материках. Следствием полигенетической гипотезы является утверждение, что современное человечество представляет собой несколько различных видов. Гипотеза полигенеза не подтверждается эмпирически, да и теоретически выглядит не слишком убедительно. Главным аргументом против является тот факт, что различные человеческие расы смешиваются друг с другом и оставляют здоровое, жизнеспособное потомство. Но общеизвестно, что при скрещивании животных разных видов здоровое потомство, в свою очередь способное к размножению, не рождается. Другим аргументом против является отсутствие принципиальных различий в строении головного мозга, скелета, свойствах крови и т.д. между представителями разных человеческих рас. Различия в цвете кожи, разрезе глаз, структуре волос и т.п. не являются существенными. Таким образом, моногенетическая гипотеза имеет значительные преимущества перед полигенетической.

Существует и компромиссная теория, согласно которой современный человек появился в одном месте – в Африке, но его скрещивание с более древними формами гоминид привело к возникновению нескольких рас. Следует отметить, что компромиссная теория происхождения рас имеет ничтожное число сторонников.

Как уже говорилось, антропогенез рассматривается как продолжение биогенеза, поэтому антропология изучает абиотические, биотические и социальные факторы возникновения и эволюции человека Абиотические предпосылки антропогенеза – геологические процессы, географические и физико-химические факторы и т. п., мутации, волны численности, изоляция,

естественный отбор и другие факторы определяют процессы микро- и макроэволюции, в результате которых формируются новые виды животных и в конце концов возникают древние антропоидные обезьяны, от которых предположительно 2–3 млн. лет назад произошли люди.

Основные предпосылки, обеспечившие переход от обезьяны к человеку: прямохождение, развитие руки и развитие мозга – называются *гоминидной триадой.* Предполагается, что способность к двуногому передвижению сформировалась у некоторых древних обезьян еще 23–27 млн. лет назад. По мнению Ч. Дарвина, прямохождение стало следствием вынужденного изменения характера питания. Очередное похолодание привело к исчезновению пышных тропических лесов и вынудило древних обезьян искать новые способы добывания пищи. Некоторые виды ископаемых приматов, верхние конечности которых были несколько короче, а нижние длиннее, чем у других видов, стали спускаться с деревьев на землю и проводить здесь значительную часть времени. Различие функций передних и задних конечностей древних обезьян определилось еще в период древесного образа жизни, переход к наземному образу жизни и прямохождение дополнительно способствовали углублению функциональной дифференциации: стопы все более выполняли опорную функцию, а кисти – хватательную.

Освобождение передних конечностей способствовало тому, что древние обезьяны стали использовать различные подручные предметы (палки, камни, кости и т.п.) в целях самозащиты или добывания пищи. Разнообразные и все усложняющиеся манипуляции с предметами развивали и трансформировали кисть, большой палец постепенно удлинялся и все больше противопоставлялся другим пальцам руки. Повышение чувствительности кисти в свою очередь позволяло древним предкам человека совершать все более и более сложные манипуляции с предметами.

Следствием развития кисти и усложнения действий, производимых с ее помощью, стало увеличение объема и усложнение структуры головного мозга. Изменение мозга, с одной стороны, способствовало совершенствованию тела древних гоминид, а с другой – стало материальной основой усложнения и развития психики.

Прямохождение также сыграло немаловажную роль в развитии психики, поскольку двуногое передвижение требовало совершенно иной координации движений, чем брахиация. Изменение положения головы при двуногом передвижении способствовало расширению поля зрения и возрастанию роли зрительной информации в процессе ориентации, что также стало следствием развитие и усложнение психики.

Уже Ч. Дарвин, объясняя, каким образом происходило превращение древней человекообразной обезьяны в человека, обращал внимание не только на биологические, но и на социальные факторы. Например, Ч. Дарвин говорил о важной роли, которую сыграл стадный образ жизни в эволюции человека. «У строго общественных животных, – писал он, – естественный отбор действует иногда на отдельные особи путем сохранения тех изменений, которые выгодны для сообщества». Ч. Дарвин обратил внимание на то влияние, которое общественный образ жизни оказывает на формирование моральных норм, позволявших выжить первобытному стаду. «Очевидно, – писал английский ученый, – что племя, заключающее в себе большее число членов, которые наделены высокоразвитым чувством патриотизма, верности... и участия к другим, членов, которые всегда готовы помогать друг другу и жертвовать собой для общей пользы, должно одерживать верх над большинством других племен, а это и будет естественный отбор».

Тем не менее Ч. Дарвин строил сугубо биологическую теорию и не говорил о ведущей роли социальных факторов в антропогенезе. На важность социальных детерминаций впервые обратил внимание Ф. Энгельс. В своей работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека», написанной в 70-е гг. XIX в., он изложил основные идеи трудовой теории антропогенеза. По мнению Ф. Энгельса, главное отличие человека от животных – это способность к труду. Труд, язык и мышление – главные факторы эволюции человека. Труд связан с умением создавать орудия труда из подручных естественных предметов природы.

Ни одно животное не способно использовать одни предметы для изготовления других, но при этом многие животные, а не только высшие приматы используют природные средства для добывания пищи, самообороны и т.п. Возникновение трудовой

деятельности связано с переходом от случайных манипуляций с камнями, палками и костями к изготовлению необходимых для повседневной жизнедеятельности предметов.

Трудовая деятельность, по мнению Ф. Энгельса, предопределила возникновение социальных отношений, сознания и языка. Переход от использования предметов природы к систематическому изготовлению орудий труда стал тем качественным скачком, который обусловил возникновение социального мира (общества) из мира биологического. Результаты труда – разнообразные предметы, созданные человеком, стали основой механизма социально-культурного наследования.

Основные этапы антропогенеза

Палеонтологические находки свидетельствуют, что высшие обезьяны – предки человека – появились еще в эпоху олигоцена. Около 30 млн. лет назад жили древние приматы, которые дали начало вымершей ветви древесных антропоморфных обезьян – *дриопитекам,* линия которых отделилась от общего ствола антропоморфных обезьян примерно 23–20 млн. лет назад. Дриопитеки, или древесные обезьяны, – самая дальняя точка антропогенеза. Палеонтологические находки XX в. позволили восстановить облик ископаемых приматов эпохи неогена. Остатки скелета дриопитека обнаружены в 1856 г. во Франции, т.е. они были известны уже современникам Ч. Дарвина.

Еще одним видом антропоморфных обезьян эпохи неогена были *рамапитеки,* остатки которых были обнаружены в 1930-е гг. в Индии. Некоторые антропологи считают, что первые рамапитеки произошли непосредственно от дриопитеков и представляют собой следующий этап антропогенеза. Рамапитеки жили 14–6 млн. лет назад и занимали огромную территорию от Африки до Индии. Одни исследователи считают рамапитека четырехногим, другие – двуногим существом. Очевидно, что рамапитеки могли легко перемещаться на большие расстояния и уже использовали передние конечности для удержания предметов. Рамапитеки – обезьяны эпохи неогена, наиболее похожие на человека, поэтому их считают более близкими к человеку существами, чем дриопитеки. В конце неогена существовало около 20 родов и около 30 видов антропоморфных обезьян, и только один вид стал предковой формой человека, остальные

постепенно вымерли. Более всего на роль предка человека подходит кениапитек, живший примерно 14–l2 млн. лет назад в Африке, остатки его скелета обнаружены в 1962 г. в Кении.

Ближайшим предшественником человека считается *австралопитек* – прямоходящее млекопитающее, которое жило 9,0–2,5 млн. лет назад. Термин «австралопитек» образован от латинского australis – южный и греческого pithekos – обезьяна. В 1920-е гг. в Южной, а затем в Юго-Восточной и Восточной Африке и передней Азии были найдены скелетные остатки австралопитековых. Австралопитек – наземное, прямоходящее стадное существо, которое имело небольшое тело: в среднем 110–130 см, весом около 20 кг. Австралопитеки обладали массивными челюстями, покатым лбом и ярко выраженными надбровными дугами. Объем мозга достигал от 300 до 600 $см^3$. Мозг австралопитеков был достаточно сложно организован по сравнению с мозгом других антропоидных обезьян, живших в то же время. Строение тазовых костей и положение головы свидетельствовали о том, что прямохождение уже стало нормой. Австралопитек даже умел бегать на двух ногах, чего не может сделать ни одна современная человекообразная обезьяна, использующая для бега помощь передних конечностей. Австралопитеки жили на открытых местностях – в степях и саваннах, питались растительной и животной пищей, занимались охотой, использовали подручные природные предметы – палки, камни, кости и т.п. в качестве средств защиты, нападения и обработки туш убитых животных. Австралопитеки еще не умели изготавливать орудия труда. Тем не менее, сложные манипуляции с предметами увеличивали подвижность передних конечностей, что способствовало развитию мозга и психики. Австралопитеки жили стаями, совместно оборонялись и охотились. Развитый мозг и стадный образ жизни давали им некоторые эволюционные преимущества, которые позволяли частично компенсировать биологические недостатки. Так, австралопитек медленно бегал, у него не было зубов и когтей для защиты, кроме того, он был малоплодовит.

Существовало множество видов австралопитековых: бойсовский (зинджантроп), африканский, массивный (парантроп), человек умелый (Homo habilis) и др. Они занимали обширную территорию и представляли собой эволюционно перспективную

группу древних антропоморфных обезьян. Окончательно все австралопитековые вымерли примерно 1 млн. лет назад. Одной из загадок антропогенеза является длительное параллельное существование в одной экологической нише разных подвидов австралопитековых. Эта загадка еще ждет своего разрешения.

Некоторые антропологи выдвигают предположение, что австралопитеки не были предковой формой человека, что это особая ветвь гоминид, которая не получила дальнейшего развития. На роль предка человека предлагается близкое к австралопитековым существо с более развитым головным мозгом, произошедшее от прибрежных обезьян. На этом же основании утверждается, что отнесение человека умелого (Homo habilis) к австралопитековым ошибочно: человек умелый действительно является предком современного человека, однако он представляет собой один из подвидов прибрежных обезьян.

Самой древней формой ископаемого человеческого существа является *Homo habilis* – человек умелый, остатки скелета которого были найдены в 1960 г. в Восточной Африке антропологами Луис и Мэри Лики. По месту обнаружения находки – Олдувайское ущелье (Танзания) – этот человек был назван Олдувайским человеком. Человек умелый – двуногое прямоходящее существо, ростом около 140–150 см и с объемом головного мозга от 500 до 700 $см^3$ (в среднем на 100 $см^3$ больше, чем у австралопитека). Кисть человека умелого достаточно хорошо развита, фаланги пальцев сплющены, как у современного человека. Кроме этого, хабилисы имели такое же, как у человека, строение зубов. Олдувайский человек жил 2–3 млн. лет назад, именно этим периодом датируется возникновение человека.

Хабилисы вели оседлый образ жизни, о чем говорят остатки «фундаментов» жилищ. Олдувайские жилища – самые древние из ныне известных. На одной из стоянок человека умелого был обнаружен «круг», сложенный из небольших (от 10 до 30 см) обломков лавы, диаметр этого образования составлял 4–6 м с востока на запад и 4 м с севера на юг. Судя по всему, круг представлял собой фундамент жилища, камнями закреплялись ветви, на которые затем крепились шкуры, служившие «стенами» хижины.

Хабилисы занимались охотой и умели изготавливать грубые и примитивные, но уже достаточно разнообразные орудия

труда (около 20 видов). Многочисленные находки каменных орудий, разбитых костей животных и камней в районе обитания Олдувайского человека свидетельствуют об этом. Исходным материалом для примитивных орудий служила галька, которую Олдувайский человек оббивал с одной стороны, создавая режущий край. По-видимому, большинство таких «орудий» использовалось только один раз, о чем свидетельствуют огромные россыпи оббитых галек в местах обитания человека умелого. Ни одна современная высшая обезьяна не может этого сделать. Умение изготавливать орудия труда говорит о том, что Олдувайский человек уже вышел за пределы животного мира. Но с другой стороны, галечные орудия лишены повторяющейся, устойчивой формы, на протяжении 2 млн. лет они не претерпели никаких изменений. Это свидетельствует об отсутствии у Олдувайского человека даже намека на социокультурную преемственность опыта.

Олдувайский человек охотился на мелких и крупных животных, занимался рыболовством, собирал птичьи яйца и ягоды. Некоторые антропологи предполагают, что человек умелый, а еще ранее австралопитек, питались падалью, однако эта гипотеза требует дополнительной проверки и не является общепринятой. Способы охоты Олдувайского человека были достаточно разнообразны: загоны в болота и ямы, облавы. Пойманную жертву добивали камнями и массивными ветками. Известно, что хабилисы не поедали добычу сразу, ее делили между всеми членами первобытного стада либо прямо на месте охоты, либо доставляли добычу к местам стоянок. Хабилисы ели сырое мясо. Множество расколотых крупных костей, которые найдены на стоянках Олдувайского человека, свидетельствует о том, что хабилисы употребляли в пищу костный мозг. Использование засадной и загонной охоты для добывания пищи говорит о высокой степени кооперации, которая существовала в первобытных стадах хабилисов. Распределение ролей во время охоты, необходимость дележа добычи способствовали дальнейшему развитию социальных отношений и формированию сознания человека умелого.

Homo habilis занимает промежуточное положение между австраплопитеками, с одной стороны, и *архантропами* (питекантропом и синатропом) – с другой. *Питекантроп* – Homo

(pithecanthropus) erectus, *синантроп* – Homo (pithecanthropus) pekinensis, а также Гейдельбергский человек, найденный в Европе, представляют собой различные географические варианты *Homo erectus* – человека прямоходящего. Иногда Гейдельбергского человека выделяют в отдельный вид.

Термин «питекантроп» происходит от греческих слов pithekos – обезьяна и antropos – человек. Впервые остатки скелетов питекантропов были найдены на острове Ява в 1891 г. голландским исследователем Э. Дюбуа. Позже аналогичные находки были сделаны в Германии, Венгрии, Алжире, Эфиопии, Южной Африке. Объем мозга питекантропа – от 800 до 900 $см^3$, левое полушарие чуть больше, чем правое. Рост питекантропа достигал 165–170 см. Питекантроп жил примерно 2 млн. – 650 тыс. лет назад. Питекантропы питались растительной и животной пищей, занимались собирательством и охотой.

Термин «синантроп» происходит от позднелатинского слова Sina – Китай и греческого antropos – человек. Впервые скелетные остатки синантропов были найдены в 1920-е гг. в Китае. Синантроп жил 2 млн. – 360 тыс. лет назад. Объем головного мозга «китайского человека» достигал 1000–1250 $см^3$. У синантропа обнаруживается несколько больше человеческих черт, чем у других разновидностей Homo erectus, обнаруженных в различных районах Земли.

Homo erectus занимался коллективной охотой и умел использовать огонь. На стоянках древних людей обнаружен внушительный слой пепла. Предполагается, что использование огня началось примерно 750 тыс. лет назад, однако это был естественный огонь, горение которого поддерживалось на протяжении длительного времени. Поначалу архантропы применяли огонь для согревания и отпугивания хищников, но не для приготовления пищи. Архантропы питались сырым или случайно обожженным мясом. Умение искусственно добывать огонь и его систематическое использование появились только 120–100 тыс. лет назад в эпоху палеантропов.

Архантропы использовали более сложные и совершенные орудия, чем хабилисы. Важно, что на этом этапе орудия труда приобретают стандартную форму, которая сохраняется и воспроизводится на протяжении длительного времени. По-видимому, у архантропов появляются первые, еще примитивные

формы надбиологической трансляции социального опыта, навык изготовления предметов передается от поколения к поколению в процессе обучения. Каждое последующее поколение как бы заново осваивает опыт предшествующего, который более не передается биологическим путем. По-видимому, именно на стадии Homo erectus возникает речь, с помощью которой и осуществляется надбиологическая трансляция социального опыта. Исследования показывают, что в лобных и височных долях головного мозга архантропов развиты именно те области, которые отвечают за понимание звуковых сигналов. Однако у архантропов еще недостаточно развита гортань, чтобы можно было говорить о членораздельной речи.

Одна из загадок антропогенеза – достаточно быстрое генетическое превращение архантропов в палеантропов, эпоха которых начинается 250 тыс. лет назад. *Палеантроп,* или *неандерталец* – представитель подвида Homo sapiens neandertalensis (человек разумный неандертальский). Остатки скелета палеантропа были обнаружены в 1856 г. в Германии в долине Неандерталь в устье реки Дюссель. Именно по месту обнаружения этот древний человек был назван неандертальцем. Любопытно, что первый череп взрослого палеантропа женского пола был найден еще в 1848 г. на скале Гибралтар в Испании, однако на него обратили внимание только после обнаружения костных остатков в долине Неандерталь и появления теории антропогенеза Ч. Дарвина. Затем фрагменты скелетов палеантропов были найдены также в Азии и Африке. Судя по географии находок, палеантропы не проникли только в Америку и Австралию, но в Европе, Азии и Африке они жили повсеместно. Рост неандертальцев достигал 160 см, при этом они имели коренастое, крепкое, даже могучее телосложение. Объем мозга неандертальца составлял 1350–1418 $см^3$. В 1908 г. были даже найдены остатки скелета мужчины-неандертальца, объем головного мозга которого достигал 1600 $см^3$. Эта находка позволила сделать вывод о том, что размеры мозга некоторых палеантропов не уступали размерам мозга современного человека. Однако структурно мозг палеантропов сохранял определенное сходство с мозгом человекообразных обезьян: лобные и височные доли были развиты значительно меньше, чем у современного человека.

Неандертальцы умели добывать огонь, занимались охотой, собирательством и вели оседлый образ жизни. Жилищем служили пещеры. Умение искусственно добывать огонь дало возможность обрести относительную независимость от климатических условий и освоить новые территории. Освоение новых земель в свою очередь позволяло повысить эффективность охоты и рыболовства и значительно разнообразить пищевой рацион, основу которого составляло мясо. Неандертальцы охотились на крупных животных – медведей и мамонтов. Палеантропы уже умели готовить пищу, поджаривая мясо на плоских камнях, под которыми предварительно разводился огонь. Шкуры убитых животных неандертальцы умело обрабатывали и использовали в качестве одежды. У неандертальцев помимо естественно-биологического разделения труда по полу и возрасту возникает более дифференцированное и сложное социальное разделение труда. Они изготавливали около 60 видов орудий труда, использовали разные типы остроконечников, скобел, зубчатых орудий и т.п. Орудия труда носили специализированный характер и применялись для конкретных, ограниченных целей. Изготовление сложных и разнообразных орудий требовало от неандертальцев умения заранее учитывать назначение создаваемого предмета, организовывать свои действия, координировать их с действиями сородичей и т.п., т.е. ставить цели и последовательно их достигать. Очевидно, эта способность соответствует достаточно сложной и развитой психике. У неандертальцев впервые обнаружено захоронение трупов, что дает основание предположить существование верований, связанных с культом предков. В это же время возникает первобытное искусство, о чем свидетельствует наскальная живопись. Кроме того, палеантропы изготавливали и носили разнообразные украшения. Все эти обстоятельства позволяют сделать вывод, что у палеантропов существовало достаточно развитое образное мышление, которое и реализовалось в примитивных формах искусства и верований.

По мнению некоторых антропологов, неандертальцы не были нашими прямыми предками. Такой вывод был сделан на основе анализа ДНК ребенка-неандертальца, который жил примерно 29 тыс. лет назад. Расхождение ДНК неандертальца и современного человека составляет 7%. Напомним, что расхождение ДНК человека и шимпанзе – 9%. Существует точка зрения,

согласно которой у неандертальца и современного человека был общий предок, который жил не менее 500 тыс. лет назад, однако затем линия неандертальца и линия, ведущая к современному человеку, разошлись. Предполагается, что неандертальцы довольно длительное время сосуществовали с предками человека и даже могли с ними скрещиваться. Вопрос о том, являются ли неандертальцы нашими прямыми предками, пока остается открытым.

Последний этап биологической эволюции человека – *неантроп,* или Homo sapiens sapiens. Неантропы появились по разным оценкам, от 150 до 100 тыс. лет назад. На протяжении некоторого времени неантропы и палеантропы сосуществовали друг с другом. Окончательно палеантропы вымерли около 27 тыс. лет назад, будучи вытеснены менее агрессивными и физически более субтильными неантропами. В том, что последние – прямые предки современных людей, сомнений нет. Остатки неантропа европеоидного типа были найдены в 1868 г. в пещере Кро-Маньон во Франции, по месту находки этот человек был назван *кроманьонцем.* Объем головного мозга кроманьонца составляет около 1400 $см^3$, рост от 170 до 180 см, вес около 68 кг. Позже в Южной Франции и Северной Италии были найдены остатки неантропов, у которых различаются негроидные черты. По-видимому, формирование человеческих рас началось именно на этапе Homo sapiens sapiens, и представители всех современных рас являются потомками одного вида.

Кроманьонцы вели оседлый образ жизни, занимались охотой и рыбной ловлей. Жилища строили из деревьев, костей мамонтов и даже каменных плит. Кроманьонцы охотились на мамонтов и оленей, для охоты использовались копья с острыми наконечниками. Для рыбной ловли применялись гарпуны, которые, так же как и наконечники, привязывались к копьям. Кроманьонцы шили себе одежду из шкур животных с помощью костяных игл, нитями служили тонкие полоски кожи или кишки животных. Одежда украшалась бусами и ракушками, а орудия охоты и рыбной ловли – различными узорами. Искусство кроманьонцев представлено наскальной живописью. Кроманьонцы хоронили умерших, что свидетельствует о наличии религиозных верований.

После возникновения кроманьонца человек биологически не изменился. На сегодняшний день отсутствуют данные, которые свидетельствовали бы о трансформации головного мозга. На протяжении последних 30–40 тыс. лет мозг человека не изменился структурно, а его объем в среднем составляет от 1300 до 1400 $см^3$. Безусловно, действие естественного отбора продолжается, однако теперь отбор осуществляется на уровне зародышевых клеток, которые при наличии каких-либо серьезных генетических отклонений погибают на ранних стадиях развития. При этом ученые констатируют рост числа людей с врожденными генетическими отклонениями, которые возникают вследствие изменения состояния биосферы и действия различных мутагенных факторов. Возможности современной науки позволяют вмешиваться непосредственно в генетический аппарат и лечить наследственные заболевания путем «пересадки» отдельных генов. Однако долгосрочные последствия такого вмешательства в человеческую природу трудно прогнозировать. Современная медицина борется не только с генетическими, но и с иными заболеваниями, что в биологическом плане означает отсутствие отбора по признаку сопротивляемости той или иной болезни. То есть болезнь преодолевается, но не путем выбраковывания неустойчивого к ней генетического материала, а искусственными медицинскими средствами. Понятно, что уровень развития науки и медицины – социальный фактор, но это весьма действенный фактор. Существующее ныне разнообразие культур, образов жизни, бешеный ритм изменений приводят к тому, что условия жизни людей в разных странах и регионах настолько отличаются друг от друга, что можно говорить о разных социокультурных реальностях. Действие биологических факторов также нельзя полностью исключать, однако это действие, во-первых, сглаживается социокультурными влияниями, а во-вторых, биологические изменения происходят настолько медленно, что наблюдать их в силу краткости своей культурной истории человечество просто не может.

Контрольные вопросы

1. Как происходило развитие эволюционных идей?
2. Каковы движущие силы эволюции по теории Ж.Б. Ламарка?

3. Какие предпосылки способствовали появлению дарвинизма?

4. Каковы основные положения теории Чарльза Дарвина и Альфреда Уоллеса?

5. В чем отличия синтетической теории эволюции?

6. Какие основные направления эволюционного процесса можно выделить?

7. Перечислите основные этапы эволюции человека.

8. Что можно сказать о движущих силах эволюции человека в древности и в настоящее время?

9. Какие существуют гипотезы возникновения человеческих рас?

10. Происходит ли эволюция человека в настоящее время?

11. В чем суть основных гипотез возникновения жизни? Какую из них можно считать наиболее вероятной?

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

Классификация экологических факторов

Каждый организм существует в тесной взаимосвязи с другими живыми организмами и с условиями неживой природы. Все что окружает организм и влияет на его рост, развитие, выживаемость и размножение принято называть средой обитания. Совокупность элементов среды, необходимых для жизни, и прямо или косвенно действующих на жизнь, называют экологическими факторами.

Существуют различные подходы в классификации экологических факторов, однако наиболее простым и общепринятым из них является разделение факторов на три группы: *абиотические, биотические и антропогенные*. К *абиотическим* факторам относят совокупность неорганических условий обитания живых организмов или факторов неживой природы. В свою очередь абиотические факторы также подразделяются на группы: климатические, почвенные и орографические. Иногда факторы подразделяют на физические (свет, температура, радиация, шум) и химические (солевой состав почвы или воды и т.п.).

Взаимодействие и взаимовлияние живых организмов друг на друга объединены в *биотические* факторы, т.е. факторы живой природы. Нередко их называют биотическими связями. К ним относят такие взаимоотношения, как конкуренция, хищничество, паразитизм и т.д.

Биотические факторы могут действовать как непосредственно (влияние численности хищника на численность жертвы), так и опосредовано (влияние через окружающую среду). Например, полынь выделяет в воздух эфирные масла, создавая тем самым неблагоприятные условия для роста других растений.

По мере исторического развития человека его влияние на окружающую среду постоянно усиливается, в связи с чем выделяют третью группу факторов, которые называются *антропогенными.* Как и природные факторы, они могут выражаться как физическим родом воздействия (распашка земель, строительство плотин и т.п.), так и химическими воздействиями к которым относится загрязнение окружающей среды.

Общие закономерности в действии экологических факторов

Несмотря на большое разнообразие экологических факторов в их действии имеются общие закономерности, в первую очередь к ним относятся реакция организмов на дозировку или силу воздействия факторов. Наиболее благоприятная величина воздействия фактора называется *оптимум*. Чем больше доза фактора отклоняется от оптимальной величины, как в сторону повышения, так и в сторону понижения, тем сильнее угнетается его жизнедеятельность (рис. 22).

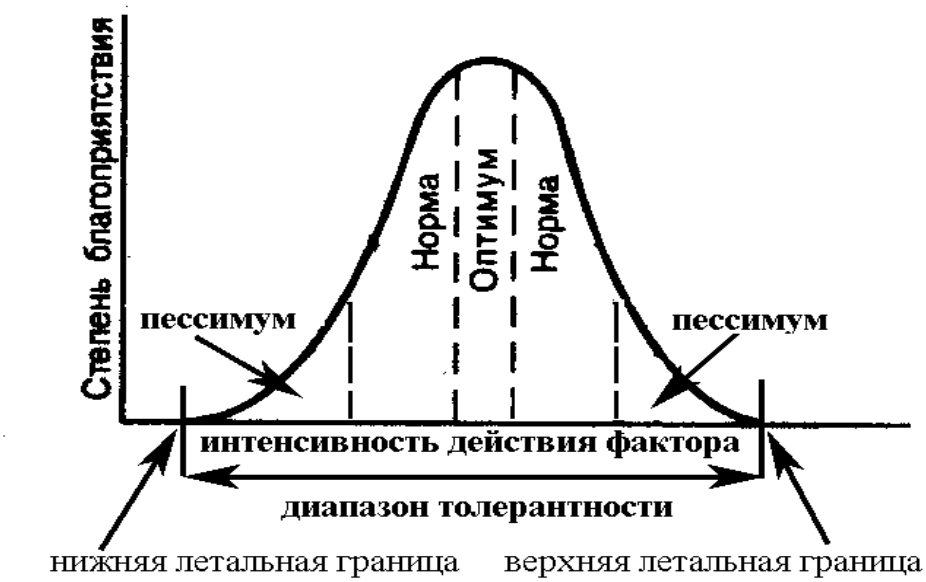


Рисунок 22 – Общие закономерности действия экологических факторов

Границы, за которыми существование организма невозможно, называются нижними и верхними *пределами выносливости*. Показатели фактора, лежащие ниже или выше оптимума до границы с пределом выносливости, называются зонами *пессимума*. Описанное состояние объясняется тем, что сложные биохимические превращения веществ, совокупность которых представляет собой явление жизни, могут происходить лишь в определенных условиях, т.е. в ограниченном качественном и количественном диапазоне факторов. Для каждого вида характерны свои пределы выносливости, которые определяются генотипом.

Выделяются узкоспециализированные виды, способные существовать лишь при незначительных отклонениях от оптимума с небольшим пределом выносливости. Их называют *стенобионтами*. Есть также широко приспособленные виды, выдерживающие значительные изменения фактора, с широким пределом выносливости. Они называются *эврибионтами* (рис. 23).

Степень приспособления вида к изменениям условий среды называется *экологической валентностью* или экологической пластичностью вида. Экологическая валентность может рассматриваться как в отношении реакции вида на один фактор, так и на комплекс факторов. Эври- и стенобионтность характеризуется приспособлением организмов к выживанию.

Виды, обитающие при незначительных колебаниях факторов, приобретают повышенную экологическую валентность и становятся эврибионтами. Виды длительное время развивающиеся в стабильных условиях снижают экологическую валентность и становятся стенобионтами. Они оказываются более уязвимыми, так как при смене условий обитания они быстро погибают.

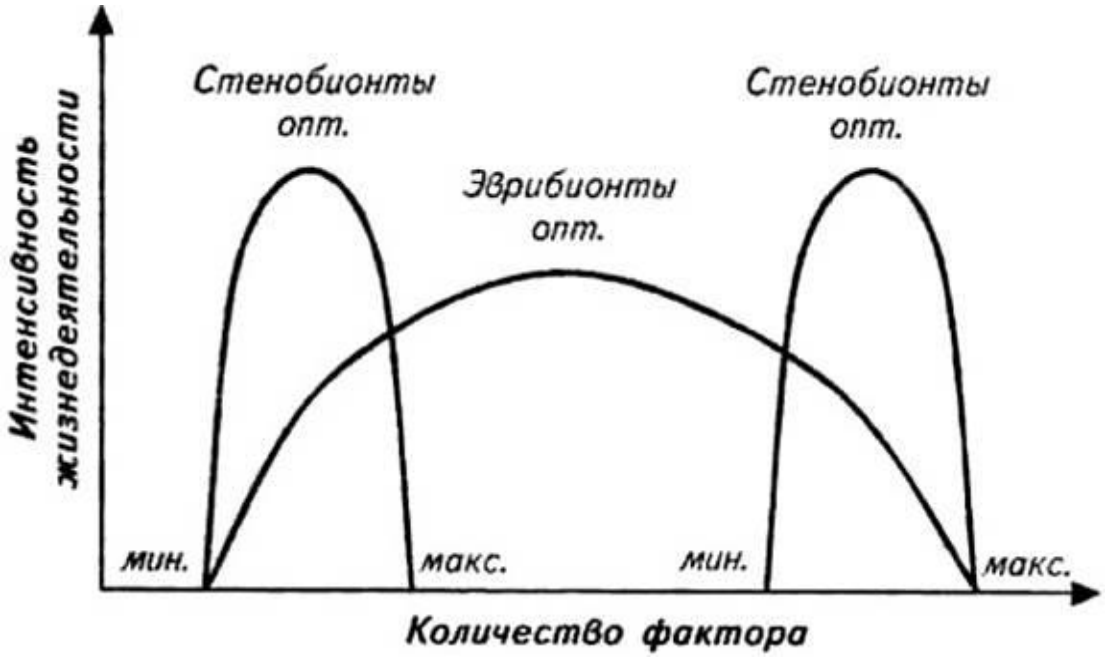


Рисунок 23 – Экологическая валентность вида

Одни и те же виды по отношению к одним факторам могут быть эврибионтами, а по отношению к другим стенобионтами. Например, ольха клейкая, будучи эвритермной, т.е.

выдерживающей широкий диапазон температур, оказывается стеногигробионтной, т.е. неустойчивой к значительным колебаниям влажности в сторону дефицита.

Рыбоядная птица скопа является типичным стенофагом, т.е. питается только рыбой. По отношению к другим факторам она выступает как эврибионт, что позволяет ей жить возле водоемов от тропиков до полярных широт. Таким образом, каждый вид обладает определенной суммой валентностей по отношению к факторам среды.

Все экологические факторы воздействуют на организм одновременно, взаимодействуя между собой. Например, при оптимальной температуре несколько возрастает выносливость к недостатку питания. При избытке углекислого газа в приземных слоях воздуха в лесу, подрост древесных растений переносит недостаток света, однако, такая взаимокомпенсация оказывается возможной только в зоне пессимума. Если хотя бы значение одного фактора выходит за пределы выносливости, существование организма становится невозможным.

Фактор, уровень которого оказывается близким к пределам выносливости, называется *ограничивающим* или *лимитирующим*. Ограничивающее действие фактора будет проявляться и в том случае, если показатели других факторов будут благоприятны. Впервые понятие о лимитирующих факторах в научный оборот было введено немецким ученым Ю. Либихом в 1840 году. Изучая влияние на рост растений различных химических элементов в почве, он сформулировал закон минимума: «Веществом, находящимся в минимуме, управляется урожай и определяется величина и устойчивость последнего во времени».

В качестве наглядной иллюстрации закона минимума Либиха часто изображают бочку, у которой образующие боковую поверхность дощечки – дранки имеют разную высоту. Длина самой короткой доски определяет уровень, до которого можно наполнить бочку водой. Таким образом, длина самой короткой доски оказывается лимитирующим фактором для количества воды, которую можно налить в бочку (рис. 24).

Например, ограничивающим фактором для распространения бука на восток и север являются низкие зимние температуры и поздние весенние заморозки. Распространение большинства древесных пород лесной зоны в степную лимитирует недостаток

влаги. Расселение водорослей в глубину лимитирует недостаток света и т.п.

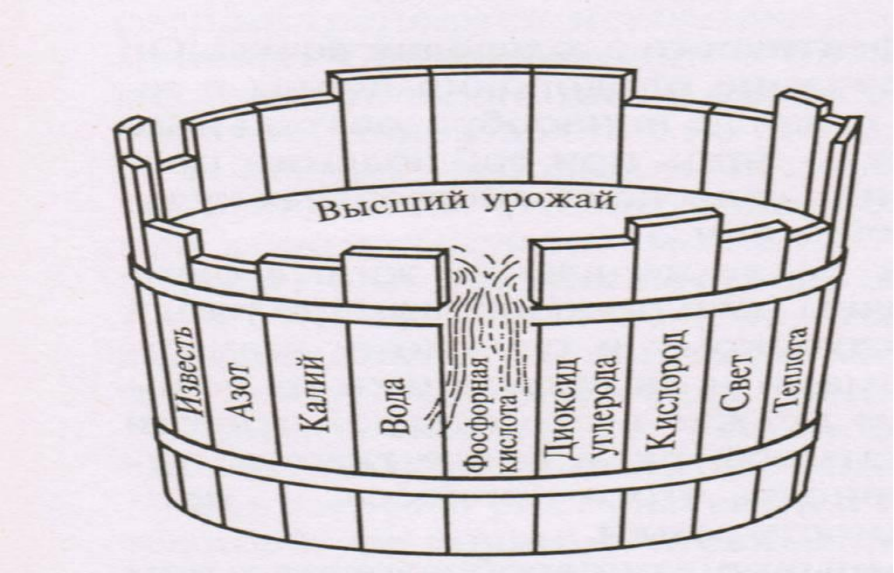


Рисунок 24 – Бочка Либиха (модель закона лимитирующего фактора)

Следует подчеркнуть, что лимитирующее значение фактора проявляется далеко не всегда на показателях близких к пределам выносливости. Значительно чаще граница ареала вида в природе лежит в зоне действия фактора, при которой ещё возможна нормальная жизнедеятельность. Основной причиной этого является то, что в природных условиях большинство лимитирующих факторов действует не непосредственно, а через снижение конкурентоспособности вида.

Биотические факторы среды или формы биотических связей

Живые организмы не существуют изолированно друг от друга. С одной стороны они оказывают сильное влияние при взаимном существовании, с другой стороны они могут быть связаны трофическими и пищевыми отношениями. Факторы взаимовлияния живых организмов друг на друга называются биотическими. Иногда их рассматривают не как факторы, а как формы связей.

Существует несколько способов классификации биотических факторов. Так, известный советский ученый-зоолог В.Н. Беклемишев (1890-1962) разделил биотические факторы на

четыре основные группы. Это *топические* факторы, связанные с изменением самой окружающей среды; *трофические*, характеризующие условия питания организмов; *фабрические*, характеризующие фабрические связи, при которых организмы одного вида используют организмы другого вида (либо их части или продукты жизнедеятельности) в качестве строительного материала; *форические*, связанные с перемещением организмов одного вида организмами другого вида. Как правило, действие рассматриваемых факторов проявляется в виде взаимодействий между организмами, находящимися в данной среде, и тем влиянием, которое они оказывают друг на друга.

Биотические отношения могут быть как внутривидовыми, так и межвидовыми. Последние характеризуются широким спектром взаимодействий, которые могут иметь разный характер: нейтральный, отрицательный и положительный. Такая классификация биотических факторов представлена в таблице 3. Остановимся на характеристике этих форм взаимодействия.

Конкуренция – является одним из наиболее распространенных в природе биотических факторов. Выделяют два вида конкуренции – внутривидовую и межвидовую. Внутривидовая конкуренция является наиболее распространенной. Это связано с тем, что живые организмы производят значительно большее число потомства, чем может быть обеспечено средствами жизни. В связи с этим, с момента появления на свет между появившимися организмами начинают проявляться жесткие конкурентные отношения, в процессе которых их большая часть гибнет. Внутривидовая конкуренция является общей биологической закономерностью и проявляется как в популяциях древесных и травянистых растений, так и в популяции животных. Так, внутривидовая конкуренция проявляется в процессе развития культур сосны. Согласно существующим нормативам, на 1 га высаживается 4000 штук сеянцев. По мере роста насаждения количество экземпляров на 1 га снижается. В молодняках оно составляет, в среднем, 2500–3000, в средневозрастных насаждения 850–1000 стволов, в спелых 300–600 стволов. Процесс изреживания может идти естественным путем за счет гибели ослабленных деревьев, а может регулироваться рубками ухода.

Таблица 3 – Классификация биотических взаимодействий популяций двух видов (по Ю. Одуму, 1986)

Тип взаимодействия	Виды*		Общий характер взаимодействия
	1	2	
1. Нейтрализм	0	0	Ни одна популяция не влияет
2. Конкуренция, непосредственное взаимодействие	-	-	Прямое взаимное подавление обоих видов
3. Конкуренция, из-за ресурсов	-	-	Непрямое подавление при дефиците внешнего ресурса
4. Аменсализм	-	0	Один вид подавляет другой, а сам не испытывает вредного воздействия
5. Паразитизм	+	-	Паразит использует хозяина
6. Хищничество	+	-	Хищник, убив, поедает жертву
7. Комменсализм	+	0	Комменсал, получает пользу от объединения, хозяину безразлично
8. Протокооперация	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов, но не обязательно
9. Мутуализм	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов и обязательно

**Примечание: «0» означает, что популяция не испытывает никакого влияния при взаимодействии видов; « + » – что она получает пользу от взаимодействия видов; «-» – что она испытывает отрицательное влияние такого взаимодействия.*

Межвидовая конкуренция возникает между разными видами. Например, между березой и елью. Когда ель вселяется под полог березняка, теневыносливая ель, подрастая и затеняя березу, постепенно вытесняет ее из занимаемых мест обитания.

Межвидовая конкуренция часто возникает при вселении чужеродных тому или иному региону видов. Например, в водоемах средней полосы европейской части России наблюдается жесткая конкуренция между местным видом золотым карасем и

вселенцем с Дальнего Востока карасем серебряным. В этой ситуации вселенец одерживает верх и вытесняет золотого карася.

У грибов и бактерий часто наблюдается антибиоз. Термин *антибиоз* (от др. греч. «anti» – против; «bios» – жизнь) был введен микробиологом Зельманом Ваксмэном в 1942 году для обозначения антагонистических взаимоотношений видов, когда один организм ограничивает возможности другого, что обуславливает невозможность их совместного сосуществования. Например, гриб пеницилл синтезирует антибиотики, подавляющие жизнедеятельность бактерий. Случай, когда негативное воздействие направлено лишь в одну сторону называется *аменсализм*, обоюдное негативное влияние организмов описывается термином «конкуренция».

Аменсализм (от гр. «а» – отрицательная частица и лат. «mensa» – стол, трапеза) – форма взаимоотношений между организмами, полезная или нейтральная для одного вида, но вредная для другого. Явление аменсализма впервые было обнаружено Б. Бабешом (1885) и переоткрыто А. Флеммингом (1929). Например, выделяемые микроорганизмами, грибами или высшими растениями вещества подавляют или задерживают развитие других видов, причём без извлечения пользы для себя и без обратного отрицательного воздействия со стороны подавляемого вида. Так, некоторые молочнокислые бактерии окисляют среду, в которой не могут развиваться гнилостные бактерии, нуждающиеся в щелочной или нейтральной среде. Таковы взаимоотношения между плесневыми грибами, продуцирующими антибиотики, и бактериями, жизнедеятельность которых при этом подавляется либо существенно ограничивается. Аменсализм распространен как в наземной, так и водной среде обитания. Так, сине-зеленые водоросли, вызывая цветение воды, создают условия, неприемлемые для жизни водной фауны. Такие «способности» проявляют и другие водоросли. Они выделяют пептиды, хинон, антибиотики и другие вещества, которые ядовиты для животных даже в малых дозах.

Частным случаем аменсализма является *аллелопатия* – влияние одного организма на другой, при котором во внешнюю среду выделяются продукты жизнедеятельности одного организма, отравляя ее и делая непригодной для жизни другого. Она распространена у растений, грибов и бактерий.

Термин *аллелопатия* был предложен в 1937 г. австрийским физиологом растений Г. Молишем (1856-1937) для обозначения химического антагонизма между различными видами растений. В качестве наиболее известного примера можно привести орех черный, под пологом которого погибают всходы сосны, картофеля, томатов и зерновых культур. Подобное торможение роста одних видов растений за счет выделения различных химических веществ другими видами встречается в природе довольно часто и было замечено человеком еще в древности. Так, во II веке н.э. Плиний писал, что «существует сильная антипатия между капустой и редькой, с одной стороны, и виноградной лозой – с другой».

Многочисленными исследованиями было установлено, что в окружающую среду растения могут выделять различные вещества, в том числе: эфирные масла, органические кислоты, алкалоиды, витамины, ферменты, гликозиды, нуклеотиды, фитонциды, а также ядовитые вещества, которые по своим свойствам подобны гербицидам.

Растения с высокой способностью к аллелопатии (пырей, ясень, лох) могут легко внедряться в состав уже сложившихся сообществ и вытесняют из них другие виды. Агрессивность некоторых сорняков возрастает за счет продуцирования веществ, исключающих или уменьшающих конкуренцию со стороны культурных растений или других сорняков. Эти вещества – *ингибиторы* попадают в почву непосредственно через корни или же вместе с отмершими, гниющими вегетативными частями сорняков. В отдельных случаях это влияние благоприятно, но в большинстве случаев оно угнетающее. Так, около ореха грецкого не могут развиваться другие виды растений. Это связано с выделением его корневой системой токсичных для них веществ. В результате такого влияния подавляемые растения ослабевают, снижается их устойчивость к фитопатогенным организмам, и они погибают.

У каждого растения создается своя алелопатичная сфера. Выделяя ингибиторы, растения создают особую химическую среду, в основном вредную для других видов растений, но для особей своего вида она бывает полезна. Например, для многих растений свойственно групповое прорастание семян, когда лучший рост наблюдается в загущенных посевах. Также ель, сосна,

кедр значительно лучше прорастают группами. У растений, имеющих соплодия, сама природа предусмотрела появление нескольких растений вместе и одновременно.

Летучие вещества (*фитонциды*), выделяемые высшими растениями, способны подавлять рост бактерий, грибов и простейших. Например, фитонциды полыни, борщевика, черемухи, сосны, миндаля и многих других растений губительно действуют на микроорганизмы. С другой стороны, **м**икроорганизмы почвы также синтезируют различные вещества, влияющие на растения. Это антибиотики, гиббереллины, маразмины (вещества, вызывающие старение и увядание растений), мальформин (приводит к нарушению ростовых процессов) и др. Все эти вещества смешиваются с выделениями высших растений и образуют специфическую биохимическую среду, характерную для каждого биоценоза. Такая смесь веществ в почве способствует росту определенной группы растений или растительных сообществ, служит своеобразным химическим барьером, который препятствует проникновению чужеродных видов растений, микроорганизмов, простейших одноклеточных животных.

Биологическая несовместимость микроорганизмов различных видов, включая подавление одних видов микроорганизмов другими, называют *антагонизмом* (от греч. antagonisma – спор, борьба). В одних случаях под влиянием антагонистов микробы перестают расти и размножаться, в других – их клетки растворяются, в-третьих – тормозятся или останавливаются биохимические процессы внутри клеток, например дыхание, синтез аминокислот. Наиболее резко антагонизм проявляется у актиномицетов, бактерий и грибов, наблюдается также среди водорослей и простейших. Механизм антагонизма различен и во многих случаях не ясен. Лучше изучен антагонизм, связанный с образованием антибиотиков или других продуктов обмена веществ. Чаще всего антагонисты действуют на конкурентов продуктами обмена веществ, в том числе антибиотиками, либо вытесняют их, вследствие более интенсивного размножения или преимущественно потребления пищи. Антагонистами могут быть представители всех групп микроорганизмов. Деятельность микробов-антагонистов – одна из причин очищения почвы от патогенных микроорганизмов.

Хищничество – это такая форма биотической связи, когда один вид существует за счет питания особями одного или нескольких других видов. Фактор наличия хищников на уровне особей носит характер антагонизма. На видовом уровне отношение хищник–жертва имеет положительный характер. Во- первых, хищники регулируют численность жертв, поддерживая ее на стабильном постоянном уровне, во-вторых, хищники уничтожают в первую очередь больных и старых животных, снижая тем самым пищевую конкуренцию внутри популяций жертв, а также оздоравливают ее, уничтожая носителей инфекций и вредных мутаций. Кроме того, хищники стимулируют активность особей жертв, способствуя тем самым их развитию и росту. Таким образом, хищничество является фактором саморегулирования численности популяций в экосистемах. Известно достаточно много примеров взаимосвязи между колебаниями численности хищников и жертвы (полярная сова и лемминги, заяц-беляк и рысь и др.). Так, в бореальных ландшафтах Канады установлена цикличность в системе «хищник – жертва»: после массовых размножений леммингов (1929, 1933, 1936, 1940 гг.) на следующий год фиксировалось увеличение численности популяции белой полярной совы.

Хищничеству, как правило, присущи активный поиск и энергичные (с большими затратами энергии) способы овладения сопротивляющейся и убегающей добычей. Это способствовало выработке разнообразных экологических адаптаций как у жертвы (шипы, иглы, инстинкты затаивания и т.п.), так и у хищников (скорость бега, развитие органов чувств и др.).

Хищничество проявляется на уровне пищевых цепей, поэтому выделяют хищников разных порядков. Например, в пресноводных экосистемах рацион судака состоит из более мелких хищников: ершей, плотвы, а также бычков, пескарей и других маленьких травоядных рыб. Среди морских хищных рыб выделяют большую белую акулу, которая употребляет в пищу других хищников: морских котиков, тюленей, каланов, морских черепах, тунцов, скумбрий, морских окуней. В некоторых случаях может нападать на людей.

Среди растений также выделяют группу хищников, которые питаются насекомыми, так как там, где они обитают, почва содержит мало биогенных элементов, и иногда недостаточно

света, чтобы жить только за счет фотосинтеза. К таким относятся венерины мухоловки, росянки, непентесы, саррацении.

В отличие от хищничества *паразитизм* в большинстве случаев характеризуется тем, что паразит питается за счет растения или животного хозяина, не убивая его. Паразитизм – очень широко распространенное явление. В мире животных паразитами являются обширные группы простейших, паразитических червей и членистоногих. Эндопаразиты, например, круглые и плоские черви (цепни, аскариды) живут в организме хозяина. Эктопаразиты, например, клещи и кровососущие насекомые живут обычно в окружающей хозяина среде и питаются периодически через кожные покровы.

В мире растений подавляющее большинство паразитов относится к царству грибов, вызывающих поражение отдельных частей растений: листьев, древесины, корней и т.п. К числу широко распространенных в лесных сообществах видов грибов, вызывающих поражение листьев относятся мучнистая роса дуба, ржавчина сосны. Особую группу видов, поражающих древесину, составляют трутовые грибы. Среди них есть виды, поражающие корневые системы (корневая губка), комлевые части ствола (трутовик Швейница) и сами стволы (сосновая губка).

Нередко паразиты, как из царства животных, так и из царства грибов, имеют сложные циклы развития, максимально эффективно обеспечивающие колонизацию организма хозяина. Благодаря питанию за счет хозяина, строение многих паразитов упрощается, они утрачивают органы активной жизни: органы зрения, передвижения, упрощается строение органов чувств. У ленточных червей, обитающих в кишечнике человека, т.е. в питательном растворе, отсутствует пищеварительная система, и питание осуществляется путем всасывания всей поверхностью тела.

Существует своеобразная форма паразитизма, при которой паразит использует для питания не ткани и соки организма хозяина, а пищу, предназначенную для его потомства. Некоторые мухи откладывают яйца в гнезда одиночных ос. Личинки этих мух питаются тканями парализованных гусениц, заготовленных осой для своего потомства. Такая форма паразитизма получила название *гнездового.* Гнездовой паразитизм свойствен и позвоночным животным. Кукушка обыкновенная откладывает свои

яйца в гнезда мелких воробьиных птиц. Птенцы кукушки развиваются быстрее, чем птенцы хозяина. Они выталкивают из гнезда чужие яйца или птенцов и получают всю пищу, приносимую приемными родителями.

Хищничество и паразитизм оказываются связаны между собой. Если прессинг хищников на популяции травоядных снижается, сразу возрастает численность паразитов. Таким образом, в экосистемах осуществляется саморегулирование численности.

Совместное существование особей разных видов может иметь взаимно полезный характер. Оно может носить характер сотрудничества и не быть жизненнонеобходимым для партнеров. Например, дятел и синица, которая кормится остатками пищи дятла, который, в свою очередь, разбивает сухостойные деревья, где содержатся личинки насекомых. Подобная связь может быть и более тесной. Когда оба организма получают преимущества от объединения, хотя их сосуществование не обязательно для их выживания. Например, крабы и кишечнополостные: краб «сажает» себе на спину кишечнополостное животное – актинию, которое маскирует и защищает его (так как имеет стрекательные клетки). В свою очередь актиния получает от краба кусочки пищи и использует его как транспортное средство

Наиболее простой тип положительных взаимодействий – *комменсализм* (см. табл. 3). В этом случае для комменсала эти отношения выгодны, а для другого участника отношений они нейтральны. Этот вид биотических отношений проявляется в разных формах: *квартиранство, нахлебничество, сотрапезничество.* Например, в случае *квартиранства* комменсалы – организмы, которые поселяются в жилищах других организмов, не причиняя им зла и не принося вреда. Для тех животных, у которых они «квартируют», комменсалы безразличны. В океанах и морях в каждой раковине – организмы, которые получают здесь укрытие, но не причиняют «владельцу» этой раковины никакого зла. В норах грызунов селятся различные насекомые, невзаимодействующие с ними непосредственно, но использующие их жилища. При *нахлебничестве* комменсалы – организмы, которые используют остатки пищи другого, часто более крупного хищника. Например, писец доедает остатки туши тюленя, убитого белым медведем, а мелкие кольчатые черви – остатки пищи

рака-отшельника. *Сотрапезничество* характеризуется использованием разными видами одного и того же ресурса, или его части. Например, почвенные бактерии, разлагающие разные компоненты растительного отпада, и растения, использующие полученные при разложении питательные вещества, или травоядные организмы, питающиеся разными частями одних и тех же растений.

Протокооперация – это следующий шаг к более тесной интеграции, когда оба организма получают преимущества от объединения, хотя их сосуществование не обязательно для их выживания.

Фактор взаимно полезного сожительства для некоторых видов может быть обязательным условием существования. Такое сожительство называется *симбиозом* или *мутуализмом.* Наиболее распространенным видом симбиоза в лесных сообществах умеренного пояса является микориза, обеспечивающая взаимное сожительство растений и грибов. Большинство лесообразующих пород умеренного пояса высокомикотрофны. Это значит, что для их нормального роста и развития обязательным условием оказывается симбиоз с определенными видами грибов, который устанавливается на физиологическом уровне. Гифы грибов оплетают корневые окончания, образуя своеобразный чехол – микоризу (от греческого «*микос*» – гриб и «*риза*» – одежда). Благодаря микоризе происходит резкое увеличение поглощающей способности корня. Кроме того, гриб поставляет дереву соединения азота из фосфора, которые извлекает из недоступных для растений форм. Дерево поставляет грибу подвижные сахара и физиологически активные вещества.

Примером взаимовыгодных отношений также может служить сотрудничество между клубеньковыми бактериями, фиксирующими азот, и бобовыми растениями. Другим примером симбиоза на физиологическом уровне являются лишайники, которые образованы гифами гриба и клетками водорослей, но существуют как единый организм, дополняя друг друга. Так, гифы гриба обеспечивают прикрепление к субстрату и всасывание воды и минеральных солей, а клетки водорослей отвечают за фотосинтез и обеспечение лишайника органическими веществами.

Видовой состав животных, населяющих экосистему, с одной стороны определяется растительным компонентом, но, в

свою очередь, существенно влияет на растительный покров. Например, воздействие травоядных животных на растительный покров. Этот фактор имеет довольно сложную структуру. В наибольшей степени он проявляется при наличии крупных травоядных: зубров, слонов и т.п. Эти животные не только выедают растительность, но и вытаптывают её, в результате чего поддерживают пастбищный ландшафт типа саванны. В подобных условиях древесная растительность существует в виде редколесий на фоне сообществ травянистых растений. Такой ландшафт в настоящее время сохранился лишь на небольших территориях Африки и Австралии.

В сравнительно недавнем прошлом 15–20 тысяч лет назад, подобные ландшафты простирались от юга России до ее северных рубежей. Здесь существовали тундростепи с древесными редколесьями, где паслись многочисленные стада мамонтов, бизонов и других травоядных. Их истребление человеком в верхнем плейстоцене привело к формированию сплошной лесной зоны.

Как показывают наблюдения, в степных заповедниках отсутствие травоядных меняет облик растительного покрова. Сообщества травянистых растений начинают сменяться сообществами древесных растений. В недавнем прошлом экологическую роль диких копытных в большинстве регионов России выполнял домашний скот. В настоящее время в связи с сокращением поголовья и изменением технологий содержания пастбищная нагрузка резко сократилась. Неиспользуемая биомасса травянистых растений после отмирания создает высокую пожарную опасность, т.е. фактор пастбищной нагрузки замещает пирогенный фактор.

Понятие о популяции. Статистические и динамические показатели популяции

Популяция – это способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, занимающая определенную ландшафтно-географическую территорию с определенными климатическими условиями, имеющая общий генофонд и определенную степень изоляции от других аналогичных совокупностей особей того же вида.

В состав одного вида организмов может входить несколько, иногда много популяций, всегда в большей или меньшей степени изолированных друг от друга. Если представителей разных популяций одного вида поместить в одинаковые условия, они сохранят свои различия. Но принадлежность к одному виду обеспечивает возможность получения плодовитого потомства от представителей разных популяций. Популяция – элементарная форма существования вида в природе. Популяция эволюционирует, т.е. накапливает новые наследуемые свойства, утрачивая ненужные, и является элементарной *эволюционной единицей*, о чем уже упоминалось в предыдущих разделах.

Известно, что важнейшими являются количественные характеристики популяции, которые позволяют решить большинство проблем качественного характера. Выделяют две группы количественных показателей – *статистические* и *динамические*.

Статистические показатели характеризуют состояние популяции на данный момент времени. К ним относятся: *численность, плотность* и *показатели структуры.*

Численность – это число особей (поголовье животных или количество растений) на определенной территории (например деревьев, в пределах некоторой пространственной единицы – ареала, бассейна реки, акватории моря, области, района и т.п.).

Плотность – число особей, приходящихся на единицу площади или объема. Например, количество особей, приходящееся на гектар или квадратный километр. Для гидробионтов – в частности для микроскопических водорослей это количество особей на литр, для более крупных организмов – на кубический метр воды.

Структура популяций имеет довольно сложный характер и определяется рядом подструктур. Выделяются следующие подструктуры:

половая – соотношение особей разного пола;

размерная – соотношение количества особей разных размеров;

генетическая – соотношение особей по характеру изменчивости и разнообразию генотипов, частотами вариации отдельных генов, а также разделение популяции на группы

генетически близких особей, между которыми происходит постоянный обмен генами;

возрастная – соотношение количества особей различного возраста (генераций) в популяции. В природе встречаются популяции, состоящие из особей одного возраста: популяция однолетних растений, лесные культуры, насаждения порослевого возобновления и т.п. – это так называемые популяции с *простой возрастной структурой*. В них затруднена способность к самовоспроизведению и понижена сопротивляемость к неблагоприятным факторам. Значительно большей жизнеспособностью обладают популяции, в которых все возраста представлены относительно равномерно. Такие популяции называются *полночленными* или *нормальными*, со *сложной возрастной структурой*. Подобными популяциями древесные растения представлены в девственных незатронутых рубками лесах, что придает им сложную горизонтальную мозаичную структуру. Последняя обеспечивает стабильную численность и самовоспроизводство. При отмирании старых деревьев образуются световые окна, в которых создаются благоприятные условия для развития подроста.

Важным показателем возрастной структуры является соотношение различных возрастных групп. Если в популяции преобладают стареющие особи, это свидетельствует о наличии факторов, нарушающих процесс воспроизводства. Такие популяции называются *регрессивными* или *вымирающими.* Популяции, представленные в основном молодыми особями, рассматриваются как *внедряющиеся* или *инвазионные*.

Плотность популяции определяется без учета неравномерности распределения особей на площади или в объеме, т.е. учитывается средняя плотность животных, деревьев и т.п. на единицу площади.

Каждая популяция занимает свою жизненно необходимую территорию. Территориальные границы *географической* популяции могут быть весьма подвижны. Достаточно надежно определяются границы у растений и немигрирующих животных (грызуны, моллюски), которые создают так называемые *локальные* популяции. У подвижных, мигрирующих видов границы трудно определить. Например, у видов птиц, которые легко мигрируют и расселяются на больших территориях.

Ограничивают возможность расселения как биотические, так и абиотические факторы среды. Из биотических таковыми являются, прежде всего, пресс хищников и конкурентов, нехватка пищевых ресурсов, а влияние абиотических определяется толерантностью популяции к комплексу факторов среды.

Важнейшим условием существования популяций является их толерантность к факторам среды. Толерантность у разных особей и к разным частям спектра факторов разная, поэтому толерантность популяции значительно шире, чем у отдельных особей.

Динамические показатели характеризуют процессы, протекающие в популяции за какой-то промежуток времени. Основными динамическими характеристиками популяций являются *рождаемость, смертность, прирост популяции* и *темпы роста***.**

Рождаемость, или скорость рождаемости, – это число особей, рождающихся в популяции за единицу времени. При рассмотрении экосистем пользуются другим динамическим показателем – *продукцией* – суммой прироста массы всех особей (независимо от того, сколько они прожили) из множества популяций сообщества организмов за определенный промежуток времени.

Смертность, или *скорость смертности,* – это число особей, погибших в популяции в единицу времени. Убыль или прибыль численности организмов в популяции зависит не только от рождаемости и смертности, но и от скорости их *иммиграции* и *эмиграции,* т.е. от количества особей, прибывших и убывших в популяции в единицу времени.

Прирост популяции – это разница между рождаемостью и смертностью.

Темпы роста – это средний прирост за единицу времени.

Пространственная структура популяции – это характер размещения и распределения особей популяции и их группировок на популяционной территории. Как было сказано выше, в популяции реализуется принцип территориальности: все особи и их группы обладают индивидуальным и групповым пространством, возникающим в результате активного физико-химического и поведенческого разобщения. Оно часто сочетается с агрегацией, группировкой особей, которая усиливает конкуренцию между индивидами, но способствует

выживанию группы в целом. Так, например, у животных образуются стаи, стада, колонии и другие объединения особей, благодаря чему достигаются различные защитные эффекты. Различают следующие типы пространственного распределения особей в популяциях: *равномерный* (регулярный), *диффузный* (случайный) и *агрегированны*й (групповой, мозаичный).

Равномерный тип распределения (рис. 25, а) в идеале характеризуется равным удалением каждой особи от всех соседних; величина расстояния между особями соответствует порогу, за которым начинается взаимное угнетение. Такое распределение обычно свойственно в лесах главным лесообразующим породам.

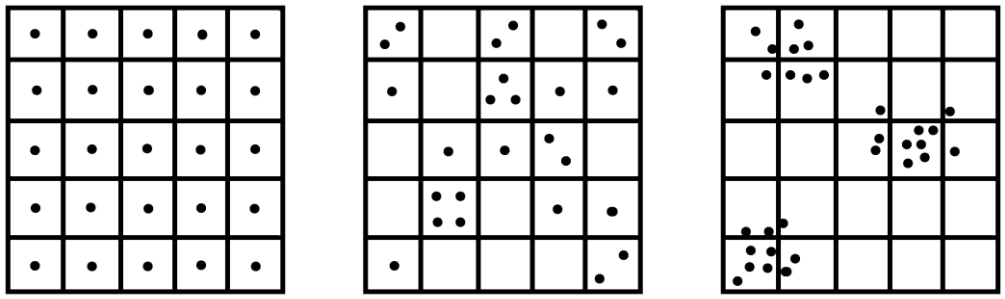


Рисунок 25 – Типы пространственного распределения особей в популяциях: а – равномерный, б – диффузный, в – агрегированный (по А.М. Гилярову, 1990)

Диффузный тип распределения (рис. 25, б) – при нем особи распределены в пространстве неравномерно, случайно. В этом случае расстояние между особями неодинаковы, что определяется, с одной стороны, вероятностными процессами, а с другой – определенной степенью неоднородностью среды. Таким образом распределяются породы-спутники главной лесообразующей породы. Например, в дубравах экземпляры липы и ясеня.

Агрегированный тип распределения (рис. 25, в) выражается в образовании группировок особей, между которыми остаются достаточно большие незаселенные территории. Это может быть связано с резкой неоднородностью среды. Например, распределение в сосновых лесах сфагновых мхов, локализующихся во влажных западинах.

По типу использования пространства все подвижные организмы (животные) делятся на две основные группы: *оседлые* и *кочевые (номадные).*

При оседлом образе жизни животные в течение всей или большей части жизни используют довольно ограниченный участок среды (индивидуальный участок). Такие животные отличаются инстинктом привязанности к своему участку, а в случае вынужденного переселения – стремятся вернуться на свою прежнюю территорию. Примером таких видов могут быть мышевидные грызуны, барсуки, сурки. При *кочевом* образе жизни у животных не прослеживается выраженной территориальности, они объединяются в группы, кочующие в поисках пищи, например, волки, сайгаки и т.п.

Этологическая структура популяции связана с *одиночным* или *одиночно-семейным* образом жизни животных организмов.

Одиночный образ жизни, при котором особи популяции независимы и обособлены друг от друга, характерен для многих видов, но лишь на определенной стадии жизненного цикла. Полностью одиночное существование организмов в природе не встречается, т.к. при этом было бы невозможным осуществление их основной жизненной функции – размножения. У видов с одиночным образом жизни часто образуются временные скопления особей – в местах зимовок, в период, предшествующий размножению и т.д. Дальнейшее усложнение отношений внутри популяции таких животных осуществляется по двум направлениям: усиление связи между половыми партнерами и возникновения контакта между родительским и дочерним поколениями.

При одиночно-семейном образе жизни усиливаются связи между родителями и их потомством. Простейший вид такой связи – это, например, у птиц – забота одного из родителей об отложенных яйцах: охрана кладки, инкубация, дополнительное аэрирование.

Противоположный оседлому образу жизни – *групповой образ жизни* (*колониальный или стадный*), при котором особи постоянно или периодически образуют плотные стада или стаи. При большом скоплении особей на ограниченной территории возрастает конкуренция между ними. Поэтому групповой образ жизни в большинстве случаев характерен для *кочующих*

животных (исключение колонии), поскольку подвижный образ жизни снижает уровень пищевой конкуренции.

Колонии – это групповое поселение оседлых животных. Они могут существовать длительно или возникать лишь на период размножения, как, например, у многих птиц: грачей, чаек, гагар, тупиков и т.д. По сложности взаимосвязей между особями колонии животных чрезвычайно разнообразны – от простых территориальных скоплений одиночных форм до объединений, где отдельные члены выполняют разные функции видовой жизни. Наиболее сложная организация колоний характерна для муравьев и пчел.

Стаи – это временное объединение животных, которые проявляют биологически полезную организованность действий. Стаи облегчают выполнение каких-либо функций в жизни вида: защиты от врагов, добычи пищи, миграции. Наиболее широко стайность распространена среди птиц и рыб, у млекопитающих характерна для представителей семейства собачьих. В стаях сильно развиты подражательные реакции и ориентация на соседа.

Стада – это более длительные и постоянные объединения животных по сравнению со стаями. Основу группового поведения животных в стадах составляют взаимоотношения доминирования – подчинения или иерархические взаимоотношения по рангу, основанных на индивидуальных различиях между особями (возраст, физическая сила, опыт и наследственные качества).

Существование в составе группы имеет свои выгоды. В группе животные легче обеспечивают себя кормом и затрачивают меньше энергии на добывание пищи. Известно, например, что эффективность питания многих рыб в стае выше, чем у одиночных особей. Групповые объединения способствуют созданию благоприятных микроклиматических условий. Различная густота произрастания растений создает определенную освещенность и влияет на режимы температуры и влажности. Животные пользуются образованным растительным сообществом микроклиматом, но могут создавать его и сами. В семьях общественных насекомых (пчелы) скопление многих особей обеспечивает поддержание почти постоянной температуры. В

муравейниках и термитниках влажность и температура всегда держатся на определенном оптимальном уровне.

Под *эффектом группы* понимают оптимизацию физиологических процессов, ведущую к повышению жизнеспособности особей при их совместном существовании. То есть обитание в составе группы способствует выживанию и повышает конкурентоспособность вида. При этом у особей происходит уменьшение интенсивности дыхания, увеличивается скорость роста и развития (работы С.С. Шварца и О.А. Пястоловой, 1976), повышается устойчивость даже к токсикантам. Групповой эффект четко проявляется в популяциях многих видов диких животных. Но его наблюдают и у сельскохозяйственных животных, особенно у пушных зверей, в частности соболят. Соболята, отнятые от матки и отсаженные в отдельные клетки по одному, часто заболевают (болезнь самопогрызание). Это можно предупредить, если их размещать в клетках не по одному, а парами или группами.

М. Штефан в своей кандидатской диссертации показывает, что у разных рыб групповой эффект выражен в разной степени. У колюшки и гольяна (стайный образ жизни) он выражен сильнее, чем у зеркального карпа и карася, а у камбалы и маслюка (одиночный образ жизни) его совсем нет. Гольян в группе потребляет кислорода на 16,2% меньше, чем когда он находится поодиночке (средние данные), а колюшка соответственно на 15,6% меньше.

У общественных видов животных основной системой регулирования взаимоотношений внутри сообщества является система иерархии. Первая встреча животных редко обходится без некоторой напряженности, без взаимного проявления агрессивности. Возникает драка или, по меньшей мере, особи решительными жестами, угрожающими звуками демонстрируют свое недружелюбие. Однако после того, как отношения выяснены, драки возникают редко. Вновь встречаясь, животные беспрекословно уступают более сильному сопернику дорогу, корм или другой предмет конкуренции. Порядок подчинения животных в группе называют иерархией. Подобная упорядоченность взаимоотношений в группе оказывается весьма функциональной, так как ведет к уменьшению энергетических и психических затрат, возникающих при постоянной конкуренции и выяснении

отношений. Животные, находящиеся на нижних ступенях иерархии, подвергающиеся агрессии со стороны других членов группы, психически чувствуют себя угнетенными, что вызывает и важные физиологические изменения в их организме, в частности возникновение повышенной стресс-реакции. Именно такие особи чаще всего становятся жертвами естественного отбора.

Экологическая структура популяции – это подразделение популяции на группы особей, по-разному взаимодействующие с факторами среды. Легко выявляются группировки по питанию, так как особи разного пола и возраста обладают различным пищевым предпочтением. Разные члены популяции отличаются друг от друга по ориентировочному поведению и по двигательной активности; у многих животных хорошо выражены различия в реакциях избегания опасности или оптимизационного поиска. Часто наблюдается распределение функций («разделение труда») при охоте на добычу, при уходе за потомством (иерархическая структура) и т.п. Наличие мигрирующих и немигрирующих групп особей накладывает отпечаток на ряд физиологических особенностей питания, полового поведения, групповой активности. Для всех популяций характерна и фенологическая дифференциация: разные сроки начала и окончания сезонных циклов развития и поведения (диапауза, спячка, половая активность, линька, цветение, плодоношение, листопад и т.п.); наличие сезонных рас у насекомых, растений, проходных рыб.

Общее представление об экосистемах и биогеоценозах

Системный подход в изучении природной среды включает анализ взаимодействия ее живых и неживых компонентов. Он был разработан в трудах русских ученых второй половины XIX – начала XX века.

В работе «Место и роль современного почвоведения» В.В. Докучаев (1846-1903) в 1898 году предсказывает рождение новой, по его словам интереснейшей дисциплины «о многосложных и многообразных соотношениях и взаимодействиях, о рамках и законах, управляющих вековыми изменениями их, которые существуют между так называемой живой и мертвой природой».

Взгляды Докучаева нашли свое развитие в работах отечественных лесоводов, в первую очередь в фундаментальном труде Г.Ф. Морозова (1867-1920) «Учение о лесе», которое было опубликовано в 1924 году. Однако наиболее целостно это научное направление рассматривается академиком В.Н. Сукачевым (1880-1965) и его школой. В 1948 году В.Н. Сукачев вводит в научный оборот такое понятие, как «*биогеоценоз*», и дает его емкое определение: «*Биогеоценоз* – совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы), имеющая свою особую специфику взаимодействий слагающих ее компонентов и определяемый тип обмена веществом и энергией между собой и другими явлениями природы, и представляющий собой внутреннее противоречивое единство, находящееся в постоянном движении и развитии».

Биогеоценотическое направление в изучении сообществ организмов активно развивается отечественными и зарубежными учеными. Однако начиная с 1935 года, благодаря работам английского морского эколога А. Тенсли (1871-1955), в науку вводится еще одно понятие, характеризующее комплексы живых организмов и условий окружающей среды, которое получило название «*экосистема*».

Экосистема – это совокупность различных видов растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих между собой и окружающей средой, таким образом, что вся эта совокупность, может существовать неопределенно долгое время.

Экосистемный подход в экологии активно развивается зарубежными экологами, особенно американской школой. В настоящее время в связи с большим количеством зарубежной литературы по экологической тематике, экосистемный подход стал широко внедряться в отечественную науку, в первую очередь в учебные руководства.

Сопоставляя понятия «биогеоценоз» и «экосистема», многие ученые, в частности крупный американский эколог Ю. Одум, отождествляют эти понятия. В своем ставшем классическом труде «Основы экологии» (1975), этот автор пишет «термин экосистема используют авторы, пишущие на английском языке, тогда как в литературе на германских и славянских

языках пользуется предпочтением термин биогеоценоз. Некоторые авторы пытаются найти различия между этими терминами, однако с точки зрения данной книги их можно рассматривать как синонимы».

Термин «экосистема» имеет то большое преимущество, что это короткое слово, которое может быть усвоено любым языком. С точки зрения изложения учебного материала концепция Ю. Одума вполне приемлема, так как всякий биогеоценоз является экосистемой и все свойства, присущие экосистеме, присущи и биогеоценозу. Однако следует знать, что не всякая экосистема является биогеоценозом. Если понятие «экосистема» характеризует лишь функциональное единство сообществ организмов и их взаимодействия с компонентами неживой природы, размеры которых не ограничены, то биогеоценоз – это пространственная категория, всегда имеющая четкие границы, совпадающие с его растительными компонентами. Таким образом, если с позиций изложения учебного материала более удобным является экосистемный подход, как более общий и универсальный, то с точки зрения изучения конкретного сообщества организмов, особенно в условиях суши актуальным остается биогеоценотическое направление. С точки зрения практики научных исследований оно оказывается более отработанным, так как включает в себя широко опробованные методики и легко стыкуется с данными смежных наук геоботаники и ландшафтоведения.

Подводя итог сказанному, следует подчеркнуть, что понятие «экосистема» и понятие «биогеоценоз» не являются взаимоисключающими. Они как бы дополняют друг друга. В ходе дальнейшего развития науки, вероятно, будет выработано какое-то новое еще более емкое и универсальное понятие, которое в себе объединит оба описанных направления. Однако в дальнейшем мы будем придерживаться при изложении материала, термина «экосистема» как более распространенного и общепринятого в учебной литературе.

Принципы организации и функционирования экосистем

Экосистема представляет собой особую форму или уровень организации живой материи, который называется

экосистемным, т.е. экосистема – это реально существующий компонент природной среды. Экосистемы представляют собой структурные компоненты биосферы.

Для функционирования экосистем, как и других живых систем, необходима энергия. Основным и единственным ее источником оказывается солнечный свет, который в процессе фотосинтеза усваивается зелеными растениями. Зеленые растения в экосистемах создают первичное органическое вещество и называются первичными *продуцентами*. Именно они направляют в экосистему материально-энергетический поток органических веществ, в химических связях которых заключена энергия солнечного света.

В экосистеме происходит трансформация веществ и энергии при переходе с одного трофического уровня на другой. Потребление органических веществ, синтезируемых растениями, идет в двух направлениях, в которых имеют место так называемые *пищевые цепи.*

Первое направление – пастбищные пищевые цепи, для которых характерно потребление вещества растений растительноядными животными. Второе направление – детритные пищевые цепи. В них основу питания живых организмов составляет органическое вещество отмерших частей растений. В пастбищных пищевых цепях выделяют следующие звенья: 1-е – первичные продуценты, 2-е звено составляют первичные консументы – растительноядные животные (копытные, грызуны, листогрызущие насекомые), 3-й уровень составляют вторичные консументы (хищники, питающиеся травоядными), 4-й уровень выделяют как уровень хищников, питающихся организмами 3-го трофического уровня.

Биомасса при переходе с одного трофического уровня на другой уменьшается в среднем в 10 раз. В связи с этим диаграмма, отображающая ее, обычно имеет форму пирамиды (рис. 26). Уменьшение биомассы, при переходе с одного трофического уровня на другой, называется правилом 10%.

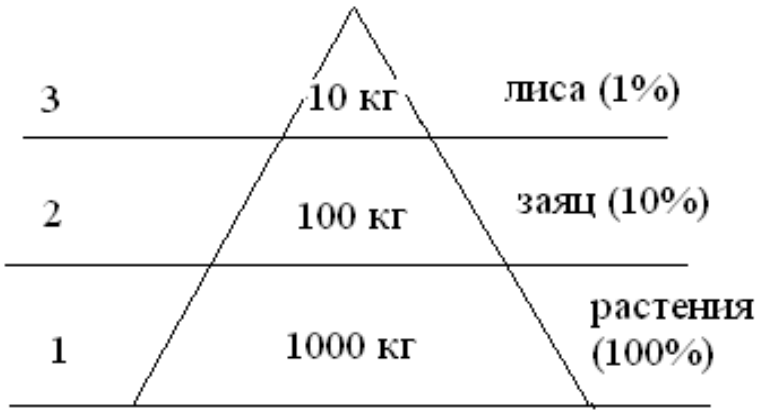


Рисунок 26 – Схема экологической пирамиды биомасс

В разных экосистемах соотношение организмов разных трофических уровней неодинаково. Наиболее ярко оно проявляется в условиях степей и саванн. В лесных сообществах, для которых характерно накопление больших объемов органических веществ, в стволах древесных растений, биомасса первичных продуцентов будет превышать биомассу консументов в 100 и даже 1000 раз.

В морских экосистемах, для которых характерны долгоживущие крупные позвоночные животные, имеющие высокую биомассу, будет характерно близкое соотношение продуцентов (водорослей планктона) и питающихся ими консументов. Это связано с тем, что консументы накапливают свою биомассу не за один год, поэтому при построении диаграмм следует учитывать не фактическую биомассу, а годичные приросты биомассы, которые всегда подчиняются правилу 10%.

Детритные пищевые цепи начинаются с развития грибов и других микроорганизмов в отмершей древесине и опавших листьях. Грибы и микроорганизмы, выделяя многочисленные ферменты, переводят трудноусваиваемые лигноцеллюлозные комплексы в более доступные для других организмов соединения. Организмы данного трофического уровня получили название *редуценты*. Частично переработанные редуцентами материалы активно поедаются многочисленными видами беспозвоночных животных, называемых детритофагами. Наиболее распространенными их представителями в лесных экосистемах являются дождевые черви.

Детритофагами питаются многочисленные виды млекопитающих и птиц (кроты, ежи и др.). На этом уровне в детритную пищевую цепь могут включаться и виды пастбищной пищевой цепи. Например, насекомоядные птицы наряду с листогрызущими насекомыми поедают дождевых червей, мелкие хищники (ласка, горностай) поедают как растительноядных мышевидных грызунов, так и животных, питающихся детритофагами. Таким образом, пищевые цепи пересекаются, образуя так называемые *пищевые сети.*

Важным признаком, характеризующим экосистему, является состав видов животных, растений, грибов и микроорганизмов, составляющих ее. Каждый вид в экосистеме занимает свое место или *экологическую нишу*. Это совокупность всех факторов среды, в пределах которых возможно существование особей вида в экосистеме.

Для характеристики экологической ниши необходимо знать, какие требования особи вида предъявляют к факторам окружающей среды. Виды, занимающие одну экологическую нишу, или близкие ниши, конкурируют между собой за пищевые ресурсы. Конкуренция существует между особями одного вида, особенно между особями разных возрастов. Занимая определенную экологическую нишу, каждый вид выполняет в экосистеме определенную функциональную роль, трансформируя какую-то часть материально-энергетического потока.

Устойчивость экосистем к неблагоприятным воздействиям определяется полнотой ее состава. В случае исчезновения или сокращения численности отдельных видов, их функциональная роль может переходить к близким видам. Если же происходит исчезновение функционально важного вида или группы видов, экосистема теряет устойчивое состояние и начинает разрушаться. Например, гибель насекомоядных птиц в результате применения химических мер борьбы с листогрызущими вредителями ведет в дальнейшем еще к более массовому размножению последних и, как следствие, к сильному повреждению растений и резкому сокращению объема первичной продукции. Отсюда следует, что сохранение природных экосистем возможно лишь при сохранении свойственного им биологического разнообразия.

Под *биологическим разнообразием* понимают сложность и разнообразие компонентов экосистемы на генетическом, видовом и экосистемном уровнях. Величина биоразнообразия, признана одним из главных показателей жизнеспособности и устойчивости экосистем. Она получила название «принцип биологического разнообразия».

Отец-основатель науки кибернетики, гениальный английский ученый Уильям Росс Эшби (1903-1972) в своих основных научных трудах «Введение в кибернетику» и «Конструкция мозга» тщательнейшим образом подверг исследованию механизм и общую логику процесса управления в сложных динамических системах и сформулировал в общем виде *закон необходимого разнообразия*. Его суть сводится к следующему: система тем эффективнее и устойчивее, чем она сложнее с точки зрения структуры и числа элементов, её составляющих. Этот закон справедлив и для экосистем.

Важными свойствами природных экосистем является их способность к саморегуляции и самовоспроизведению. *Саморегуляция или гомеостаз* – это свойство системы поддерживать себя в определенном равновесном состоянии в течение длительного времени. В основе саморегуляции экосистем лежат трофические связи между организмами или пищевые сети. Благодаря им, организмы вышестоящих трофических уровней поддерживают или регулируют численность организмов ниже стоящего трофического уровня, которыми они питаются.

Наиболее ярко эти отношения проявляются в системе хищник – жертва. С одной стороны, хищник регулирует численность жертв, с другой стороны, от численности жертв зависит численность хищников. В связи с этим численность особей отдельных видов в стабильной ненарушенной экосистеме должна быть постоянной, чем более она стабильна, тем устойчивее экосистема.

Все живые организмы обладают так называемым *биотическим потенциалом*, т.е. способностью размножаться в геометрической прогрессии. Поэтому изменения численности организмов одного трофического уровня всегда ведет к изменению численности организмов другого трофического уровня. Например, за гибелью насекомоядных птиц следует вспышка численности листогрызущих вредителей. Истребление хищных зверей и птиц ведет к подъёму численности грызунов и т.п. Эти явления могут

привести к разрушению экосистем. Например, массовое размножение непарного шелкопряда в насаждениях хвойных ведет к их гибели.

Со свойством саморегуляции теснейшим образом связано второе важное свойство экосистемы – это самовоспроизводство, благодаря которому экосистема может существовать длительное время. В идеальном случае численность организмов, населяющих экосистему, должна быть стабильной, т.е. рождаемость и смертность должны выражаться примерно одинаковыми числами. Именно такие показатели численности обеспечивают стабильность экосистемы во времени.

В настоящее время человеком создаются многочисленные искусственные сообщества организмов, посевы культурных растений, многолетние плодовые насаждения и лесные культуры, которые не обладают способностью к саморегуляции и самовоспроизводству. Поэтому термин «экосистема» к ним неприменим. В данном случае правильным является название «растительное сообщество» или «*ценоз*». Например, посевы сельскохозяйственных культур следует называть *агроценозами*, а термин «агроэкосистема» совершенно некорректный.

Пространственная структура экосистемы – это расположение видов в определенном порядке, который обеспечивает ее функционирование. *Вертикальная структура* обеспечивается так называемой ярустностью, которая наиболее ярко проявляется в лесных сообществах (рис. 27).

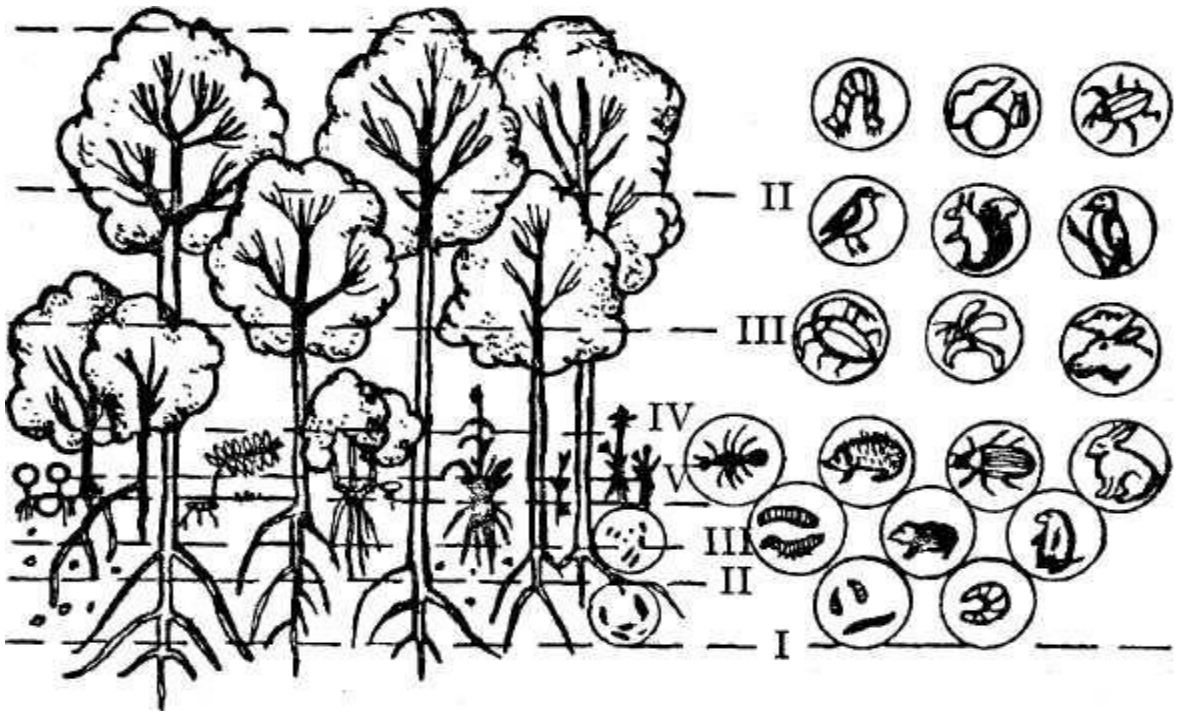


Рисунок 27 – Ярусы лесного биоценоза (по И.Н. Пономаревой, 1978)

В смешанных лесах, например в сложных борах, первый ярус образуют деревья первой величины – сосна и дуб, а липа и клен, как более теневыносливые, обычно образуют второй ярус. Третий ярус образуют кустарники, обычно лещина обыкновенная и бересклет. Напочвенный покров формируют теневыносливые виды трав: осока волосистая, сыть обыкновенная и другие. Ярустность экосистемы обеспечивает максимально эффективное усвоение солнечной энергии, поступающей на территорию, занятую экосистемой.

Горизонтальная структура экосистемы характеризуется неравномерным распределением видов первичных продуцентов или растений, а также их различных возрастом. В связи с этим внутри экосистемы выделяются так называемые парцеллы, т.е. для природных экосистем характерна мозаичная структура, которая обеспечивает существование большого количества видов. Каждый вид, входящий в состав экосистемы, имеет определенное окружение или консорцию (рис. 28). Например, с дубом в условиях сосново-широколиственного леса будут связаны определенные виды грибов и микроорганизмов, а также листогрызущих насекомых, питающихся их листвой, и позвоночных животных, питающихся желудями.

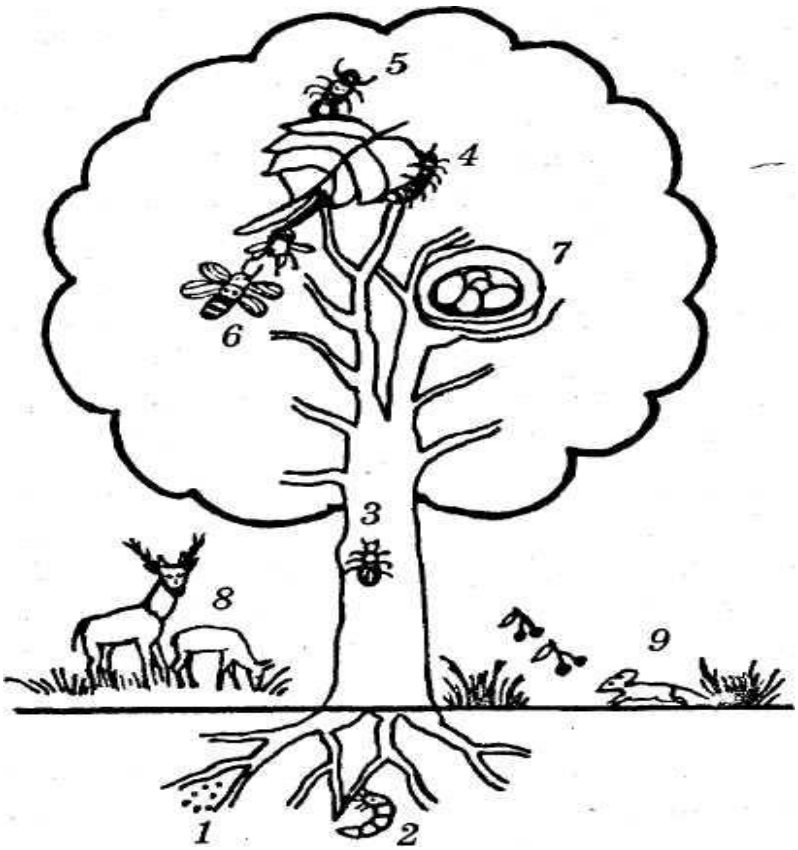


Рисунок 28 – Схема консорции дерева (липа):1– микориза на корнях липы; 2 – личинка хруща – потребителя корней; 3 –жук-короед; 4 – гусеница шелкопряда; 5 – жук-листоед; 6 –пчела – опылитель цветков; 7 – гнездо дрозда, свитое на ветви липы; 8–олени– потребители веточного корма; 9 – лесная мышь – потребитель семян липы (по П. Дювиньо и М. Тангу, 1968, с изменениями Г.А. Воронова, 1987)

Особенности и структура агроценозов

Агроценозы – это экосистемы, измененные хозяйственной деятельностью человека. К ним относятся поля, сады, парки и т.п. Главные отличия агроценоза от природной экосистемы состоят в ограниченном видовом разнообразии, незамкнутом круговороте веществ и отсутствии саморегуляции. Такие сообщества не приспособлены к самовосстановлению и полностью зависят от человека, и без него быстро ослабевают и со временем замещаются естественными сообществами. Например, необрабатываемые поля вначале зарастают сорняками, а затем сменяются луговыми или лесными экосистемами.

Большое количество растений или животных одного вида в агроэкосистеме способствуют масштабному развитию вирусов, бактерий и вредных насекомых, которые не только вредят урожаю и продуктивности животных, но также могут ухудшить состояние окружающей среды.

Искусственно созданные культуры не могут конкурировать в борьбе с дикими видами, поэтому их численность можно обеспечить только за счет дополнительной антропогенной энергии, обуславливающей существование агроэкосистемы. Это выражается в обработке почвы, внесении удобрений, борьбе с сорняками и вредителями, создании оптимальных условий для роста растений (орошение или осушение и т.п). Нельзя обойтись без дополнительной энергии и при выращивании животных, так как их численность в хозяйствах часто существенно превышает возможности окружающей среды. Поэтому задачу обеспечения животных кормом берет на себя человек.

Агроэкосистемы отличаются незамкнутым круговоротом веществ, так как большая часть биологической продукции вывозится с урожаем и используется на корм сельскохозяйственным животным или нужды человека. Таким образом, количество мертвого органического вещества, которое должно поступать в почву и обеспечивать поддержание ее плодородия, резко сокращается. Именно поэтому одной из проблем сельского хозяйства является деградация почв и снижение их плодородия.

Структура агроэкосистем по сравнению с экосистемами значительно упрощена. В видовой структуре преобладают культурные растения, как правило, одной возрастной группы. Трофические связи представлены короткими и неразветвленными цепями питания, контролируемыми человеком. Пространственная структура также не позволяет максимально эффективно использовать солнечную энергию. Поэтому в последнее время предлагается использовать совместные посевы, в которых сочетаются виды растений разной высоты.

Площади, занятые агроценозами, постоянно увеличиваются. Для этого вырубают леса, распахивают степи, осушают болота и т.п. Однако при этом уничтожают уже существующие природные экосистемы и населяющие их виды растений, животных, грибов. Это нарушает баланс диких и культурных видов

животных и растений, снижает биоразнообразие биосферы и ее устойчивость.

Вторую негативную роль играют пестициды, которые часто используют для борьбы с сорняками, вредителями и болезнями растений в агроэкосистемах. Эти химические препараты через воду, воздух и насекомых-вредителей попадают в природные экосистемы и загрязняют их. Кроме этого, избыточное внесение минеральных удобрений вызывает загрязнение водоемов и грунтовых вод. В то же время эти химические вещества могут накапливаться в сельскохозяйственной продукции, что приводит к снижению ее качества.

Мы перечислили лишь некоторые экологические проблемы, возникающие в агроценозах. Однако, от их решения зависит и качество жизни человека, и существование биосферы. Поэтому в мире все больше используются экологичные и биосферосовместимые сельскохозяйственные технологии.

Учение о биосфере

Учение о биосфере – одно из величайших достижений человеческой мысли, которое потребовало глубокого анализа и широчайшего обобщения достижений естественных наук за всю историю цивилизации. В связи с этим оно является не только основным разделом общей экологии, но и важнейшим элементом современного естествознания в целом.

Впервые понятие биосферы, как области жизни, в биологию было введено в начале XX века Ж.Б. Ламарком (1744-1829), а в геологию – Э. Зюссом (1831-1914). Однако, это в основном история термина. Учение о биосфере как планетарном явлении космического характера находит свое развитие в трудах нашего соотечественника В.И. Вернадского (1863-1945). Следует подчеркнуть, что его предшественником был крупнейший русский почвовед В.В. Докучаев (1846-1903),идеи которого во многом оказали воздействие на формирование взглядов В.И. Вернадского и нашли логическое завершение в его трудах.

Главной идеей В.И. Вернадского, положенной в основу учения о биосфере, была мысль о деятельном характере живого вещества как мощной геологической силы, которая развивается в процессе эволюции, формируя в итоге облик нашей планеты. Несмотря на то, что В.И. Вернадский жил и работал в конце XIX

и первой половине XX века, его труды не потеряли своей актуальности до наших дней, хотя многие положения его учения были существенно дополнены и конкретизированы современной наукой. Они являются бесценным научным наследием, которое ещё требует глубокого изучения и осмысления.

В настоящее время в науке нет одного общепринятого определения понятия биосферы. В разных учебных руководствах по экологии, появившихся особенно в большом количестве в последние годы, даются различные определения биосферы, которые в той или иной мере отражают смысл, заложенный в данное понятие В.И. Вернандским. Среди них наиболее удачным, на наш взгляд, является определение, даваемое в «Словаре-справочнике по экологии» (1994): «*Биосфера* – оболочка земли, включающая нижнюю часть атмосферы, гидросферу и верхние слои литосферы, состав, структура и энергетика которых в значительной степени обусловлены прошлой и современной деятельностью живых организмов».

Главной частью биосферы является живое вещество, представляющее собой мощную геологическую силу, оказывающую преобразующее действие на поверхность нашей планеты, от деятельности которой целиком и полностью зависит её современное строение и внешний облик. Проблема происхождения живого вещества на Земле была рассмотрена выше. Здесь мы остановимся лишь на проблеме его эволюции.

Основной тенденцией эволюции живого вещества в процессе геологической истории нашей планеты является расширение границ его распространения, увеличения видового разнообразия и усложнения органических форм и, как следствие этого, рост объёма геохимической деятельности, как в количественном, так и в качественном аспекте. Согласно данным исторической геологии, жизнь возникла в океане, следовательно, в архейскую эру границы биосферы совпадали с границами гидросферы, и на первых этапах эволюции геохимическая деятельность живого вещества ограничилась водной оболочкой планеты.

Как показывает изучение наиболее примитивных форм прокариот, первые живые организмы, населявшие Землю, были анаэробы, т.е. для их дыхания не требовался свободный кислород. Это и понятно, т.к. последний до появления фотосинтеза в

форме O_2 отсутствовал и в силу своей активности входил в состав различных химических соединений. Способ питания первых организмов был гетеротрофным. Согласно гипотезе А.И. Опарина и экспериментальным данным С. Миллера, одним из этапов химической эволюции нашей планеты был абиогенный, т.е. внеорганизменный синтез органических веществ. Это значит, что древний океан был насыщен органикой, за счет которой и питались первые организмы. С этого момента начинается преобразующая роль живого вещества, которое начинает активно воздействовать на химический состав окружающей его водной среды, освобождая её от растворенных в ней органических веществ, путем включения их в состав живых клеток. В результате этого соотношение органического вещества в океане и в составе живых клеток изменяется. Свободной органики становится всё меньше и меньше. Одновременно в окружающей среде накапливается углекислота биогенного происхождения, образующаяся в результате процессов метаболизма живых клеток.

Усиливающийся дефицит пищи явился предпосылкой для возникновения автотрофного питания, наиболее распространенной формой которого становится фотосинтез. Это в корне изменяет характер геохимической деятельности живого вещества, т.к. оно начинает взаимодействовать с окружающей его средой значительно активнее. В биогенный круговорот вовлекаются не только растворенные в воде вещества, но и сама вода, фотолиз которой приводит к выделению свободного кислорода, что является предпосылкой для возникновения аэробного дыхания. Последнее резко повышает эффективность биоэнергетических процессов. В результате масса живого вещества активно растёт, а вещество атмосферы и гидросферы всё в большей степени приобретает биогенный характер. С увеличением биомассы растёт область распространения живого вещества, увеличивается биологическое разнообразие.

Одним из важнейших этапов эволюции является появление эукариотических организмов. Последние начинают активно вовлекать в биогенный круговорот кальций, в результате чего из осадков, содержащих раковины древнейших простейших, скелеты коралловых полипов и т.п., формируются залежи осадочных пород, содержащих карбонат кальция: известняк, мел,

мергель и т.п. Таким образом, живое вещество оказывает всё большее воздействие на литосферу.

С формированием озонового экрана, отражающего губительное для всего живого ультрафиолетовое излучение, живые организмы выходят на сушу, активно включаясь в процесс выветривания кристаллических горных пород, формируя осадочные породы и почву. Освоение суши многоклеточными организмами: растениями, животными и грибами дало мощный импульс эволюционному процессу, результатом которого является современное биологическое разнообразие планеты.

Закономерности распределения живого вещества

Живое вещество в биосфере распределяется неравномерно. Наибольшую плотность оно имеет на поверхности суши и в верхних слоях гидросферы, проницаемых для солнечного света, образуя здесь так называемую *биокалимму* или *плёнку жизни*. На суше её толщина составляет от нескольких метров в сообществах тундр, степей и пустынь, до нескольких десятков метров в лесных биогеоценозах. Выше, за пределами крон самых высоких деревьев, непосредственно в атмосфере плотность жизни очень мала. Её обитателями считаются, прежде всего, животные, приспособленные к активному полёту (птицы, многие насекомые). Кроме животных в воздухе пассивно переносятся ветром споры бактерий и грибов, семена и пыльца растений, обнаруживаемые на высоте до 22 км.

Теоретически верхним пределом жизни является расположенный на высоте 45 км над уровнем моря озоновый слой. Он предохраняет живое вещество планеты от губительного ультрафиолетового излучения солнца. В литосферу жизнь проникает сравнительно неглубоко. За пределами корнеобитаемого слоя растений жизнь встречается пятнами в месторождениях подземных вод и нефти на глубине до 10000 м. Условно же нижнюю границу биосферы можно провести по изотерме +100 °С. Глубина её прохождения в разных районах Земли колеблется от 2000 до 15000 м.

Граница жизни в океане совпадает с границей гидро- и литосферы. Живые организмы встречаются на дне даже глубоких океанических впадин (около 11000 м).

Живое вещество выполняет в биосфере следующие биогеохимические функции: газовую – поглощает и выделяет газы; окислительно-восстановительную – окисляет и восстанавливает соединения различных элементов; концентрационную – живые организмы концентрируют в своих организмах (скелетах, раковинах и т.п.) кальций, фосфор, азот, кремний, магний. В результате появления этих функций живое вещество создает природные воды и почвы, создало в прошлом и поддерживает в равновесном состоянии газовый состав атмосферы. В результате концентрационной функции живые организмы образовали мощные толщи органогенных осадочных пород (известняк, мел и т.п.). Таким образом, живое вещество планеты представляет собой мощную геохимическую силу, преобразующую облик последней.

Входящие в состав живых организмов химические элементы циркулируют в биосфере, проходя через тела живых организмов и вновь возвращаясь во внешнюю среду, совершая так называемые биогеохимические циклы или биогенные круговороты.

Учение о ноосфере

Человеческое общество с момента своего появления оказывает влияние на окружающую среду, причем по большей части отрицательное, так как не учитывает экологические закономерности существования и развития биосферы. Между тем популяции человека свойственны те же признаки, что и другим живым организмам и, взаимодействуя с другими компонентами биосферы, она является её частью. Так, во времена палеолита и мезолита (10–12 тыс. лет до н.э.) люди, занимаясь охотой и собирательством, вскоре исчерпали возможности своей экологической ниши.

С ростом численности населения пищи стало не хватать, возникла проблема голода, которая, по мнению некоторых ученых, привела к сокращению численности населения в мезолите в 8–10 раз по сравнению с палеолитом. Эту проблему решила в эпоху неолита первая технологическая революция, получившая название сельскохозяйственной, так как появились технологии земледелия и скотоводства. Развитие сельского хозяйства способствовало росту численности населения, но сопровождалось

наступлением на природу. Например, если площадь лесов в эпоху палеолита составляла 62 млн. км^2, то в течение нескольких веков неолита она снизилась до 42 млн. км^2.

С развитием промышленных технологий в XVIII веке возникла проблема отходов и загрязнения окружающей среды, так как техногенный круговорот в отличие от биологического незамкнут. В XX века человеческое общество и производство стали мощным геологическим фактором, оказывающим глобальное воздействие на биосферу. Противоречия между обществом и окружающей средой вылились в глобальный экологический кризис и обусловили необходимость поиска путей совместного развития биосферы и человеческого общества.

Оценка роли человека в эволюции биосферы позволила В.И. Вернадскому заложить основу учения о ноосфере, которое в дальнейшем развивали другие ученые. Термин *ноосфера* впервые появился в трудах французских ученых П. Тейяра де Шардена и Э. Леруа в 1926 году для обозначения «сферы разума» или «мыслящей оболочки».

У В.И. Вернадского *ноосфера* – это закономерная стадия развития биосферы, сфера взаимодействия природы и общества, в пределах которой разумная человеческая деятельность становится главным, определяющим фактором. При этом окружающая среда и происходящие в ней процессы контролируются обществом. В 1944 году в статье «Несколько слов о ноосфере» В.И. Вернадский писал: «Ноосфера – это высшая стадия развития биосферы, характеризующаяся сохранением всех закономерностей, присущих биосфере, с максимальными возможностями общества удовлетворять материальные и культурные потребности человека». При этом характер производственной деятельности определяется не потребностями, а разумом человека. То есть производственная деятельность должна быть рациональной и учитывать законы природы, а переход к ноосфере обеспечит выживание человечества. Для этого необходимы нижеследующие предпосылки:

– человечество и его история должны охватить весь Земной шар;

– средства связи и обмена информацией должны позволить человечеству действовать сообща и согласованно;

– должны быть открыты новые источники энергии;

– необходимо устранить угрозу войны;

– необходимо объединить производственные и научные достижения всех народов и государств планеты.

Отечественный ученый, академик Н.Н. Моисеев, рассматривая переход к ноосфере, писал, что для этого необходима перестройка убеждений и бытия человека. Причем главное – это изменить потребительское отношение человека к природе. Общество должно научиться жить в гармонии с природой.

Становление и развитие ноосферы, по мнению В.И. Вернадского, процесс длительный. Очевидно, что в свою ноосферу, как будущую обитель знания, Вернадский не мог допустить техносферу, где человек разрушает среду своего обитания. Ноосфера – это оболочка, построенная на планете Земля по идеям разума, в которую входят люди, объекты природы, обработанные людьми, и объекты, созданные по идеям разума и трудом человека. Именно поэтому многие ученые считают это учение утопичным и недостижимым, а существующую в настоящее время среду, преобразованную хозяйственной деятельностью человека, называют *техносферой.* С другой стороны, ряд ученых полагает, что человечество уже вступило в период ноосферы, так как разум и научная мысль уже вышли за пределы биосферы Земли, в космос и глубины литосферы. Есть мнение, что ноосфера начала создаваться после появления на Земле человека и в настоящее время она построена, но еще нуждается в совершенствовании.

Таким образом, человечество в целях своего сохранения должно будет взять на себя ответственность за развитие биосферы, превращающейся в ноосферу, а это потребует от него определённой социальной организации и нового экологического мышления.

Загрязнение окружающей среды

Загрязнением называют поступление в окружающую природную среду любых твердых, жидких и газообразных веществ, микроорганизмов или энергий (в виде звуков, шумов, излучений) в количествах, вредных для здоровья человека, животных, состояния растений и экосистем.

Более развернутую характеристику этого понятия приводит известный французский ученый Ф. Рамад (1981): *«Загрязнение*

есть неблагоприятное изменение окружающей среды, которое целиком или частично является результатом человеческой деятельности, прямо или косвенно меняет распределение приходящей энергии, уровни радиации, физико-химические свойства окружающей среды и условия существования живых существ. Эти изменения могут влиять на человека прямо или через сельскохозяйственную продукцию, через воду или другие биологические продукты (вещества)».

По объектам загрязнения различают загрязнение атмосферного воздуха, загрязнение поверхностных и подземных вод, загрязнение почв. В последние годы актуальными стали и проблемы, связанные с загрязнением околоземного космического пространства.

Источниками антропогенного загрязнения, наиболее опасного для популяций любых организмов, являются промышленные предприятия (химические, металлургические, целлюлозно-бумажные, строительных материалов и др.), теплоэнергетика, транспорт, сельскохозяйственное производство. Под влиянием урбанизации в наибольшей степени загрязнены территории крупных городов и промышленных агломераций. Природными загрязнителями могут быть пыльные бури, вулканический пепел, селевые потоки и др.

По видам загрязнений выделяют *химическое, физическое и биологическое загрязнения* (рис. 29).

По своим масштабам и распространению загрязнение может быть *локальным* (местным), *региональным и глобальным*. Количество загрязняющих веществ в мире огромно, и число их по мере развития новых технологических процессов постоянно растет. В этом отношении «приоритет», как в локальном, так и в глобальном масштабах, ученые отдают следующим загрязняющим веществам:

– диоксиду серы (с учетом эффектов вымывания диоксида серы из атмосферы и попадания образующихся серной кислоты и сульфатов на растительность, почву и в водоемы);

– тяжелым металлам: в первую очередь свинцу, кадмию и особенно ртути (с учетом цепочек ее миграции и превращения в высокотоксичную метилртуть);

– некоторым канцерогенным веществам, в частности органическим растворителям и соединениям диоксинового ряда;

– нефти и нефтепродуктам в морях и океанах;
– хлорорганическим пестицидам (в сельских районах);
– оксиду углерода и оксидам азота (в городах).

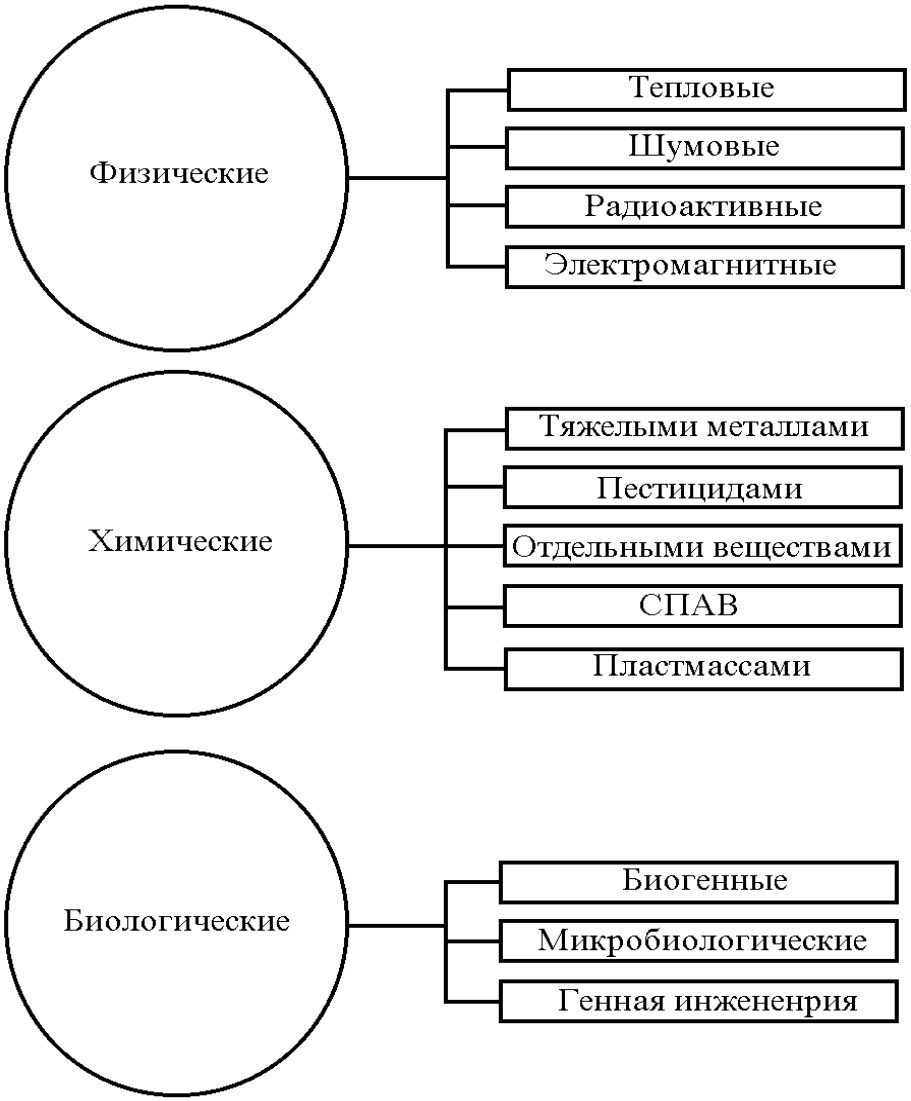


Рисунок 29 – Схема классификации видов загрязнений

Этот перечень, безусловно, должен быть дополнен радионуклидами и другими радиоактивными веществами, опасными для здоровья людей и состояния экосистем.

Экологический кризис и пути выхода из него

Экологический кризис – это такая стадия взаимодействия между природой и обществом, когда до предела обостряются противоречия между экономикой и окружающей средой. В результате развития хозяйственной деятельности человека

возможности саморегуляции в природных экосистемах серьезно подорваны. Площади естественных экосистем и биологическое разнообразие в них неуклонно снижаются, а факторы загрязнения среды постоянно нарастают, что приводит к деградации и разрушению природных сообществ. Таким образом, вместе с развитием цивилизации множатся и усугубляются экологические проблемы, а механизмы их решения отсутствуют. Человек, даже с учетом современных технологий, не может оказать существенного влияния на такие процессы, как изменение климата, опустынивание, разрушение озонового экрана и т.п.

Экологический кризис не является неизбежным и закономерным порождением научно-технического прогресса, он обусловлен как у нас в стране, так и в других странах мира комплексом причин объективного и субъективного характера, среди которых не последнее место занимают потребительское, а нередко и хищническое отношение к природе, пренебрежение фундаментальными экологическими законами.

Локальные экологические кризисы всегда сопровождали развитие цивилизации. Достаточно вспомнить историю древних жителей острова Пасхи, поселение которых, по мнению некоторых ученых, исчезло, так как были уничтожены все деревья. В XX веке экологический кризис приобрел глобальный характер, охватил весь Земной шар, так как практически не осталось незатронутых цивилизацией территорий. Появились многочисленные пророчества о грозящей человечеству экологической катастрофе.

Выход из глобального экологического кризиса – важнейшая научная и практическая проблема современности. Над ее решением работают тысячи ученых, политиков, специалистов-практиков во всех странах мира. Задача заключается в разработке комплекса надежных антикризисных мер, позволяющих активно противодействовать дальнейшей деградации природной среды и выходу на устойчивое развитие общества. Попытки решения этой проблемы только отдельными средствами, например, технологическими (очистные сооружения, безотходные технологии и т.д.), принципиально неверны и не приведут к необходимым результатам. Преодоление экологического кризиса возможно лишь при условии гармоничного развития природы и человека, снятия антагонизма между ними. Это достижимо лишь

на основе реализации «триединства естественной природы, общества и природы очеловеченной» (Жданов, 1995) на путях устойчивого развития общества (Конференция ООН, Рио-де-Жанейро, 1992 г.), комплексного подхода к решению природоохранных проблем.

Анализ как экологической, так и социально-экономической обстановки в России позволяет выделить пять основных направлений, по которым Россия должна выходить из экологического кризиса (Петров, 1995 г.). При этом необходим комплексный подход к решению этой проблемы, т. е. одновременно должны использоваться все пять направлений.

В качестве первого направления названо совершенствование технологий – создание экологически чистых технологий, внедрение безотходных, малоотходных производств, обновление основных фондов и др.

Второе направление – развитие и совершенствование экономического механизма охраны окружающей среды. Когда ресурсы, с одной стороны, и качество среды, с другой, имеют стоимость. Разрабатывается и внедряется система платы за загрязнение окружающей среды.

Третье направление – применение мер административного пресечения и мер юридической ответственности за экологические правонарушения. Для этого разрабатывается специальное экологическое законодательство. Внедряется лицензирование природопользования.

Четвертое направление – гармонизация экологического мышления (эколого-просветительское направление), связанное с развитием экологического образования и воспитания.

Пятое направление – гармонизация экологических международных отношений, что позволит человечеству действовать сообща, поскольку многие экологические проблемы не имеют государственных границ.

Определенные шаги по выходу из экологического кризиса по всем указанным выше пяти направлениям предпринимаются, однако впереди всем нам предстоит пройти долгий путь, чтобы деятельность человека в биосфере стала рациональной, а биосфера, по предположению В.И. Вернадского, перешла в ноосферу.

Контрольные вопросы

1. Что такое экологические факторы и как они классифицируются?
2. Каковы общие закономерности действия экологических факторов?
3. В чем заключается отличие между стено- и эврибионтами?
4. В чем заключается суть закона Ю.Либиха и как его можно иллюстрировать?
5. Приведите примеры положительных и отрицательных биотических отношений.
6. Что такое популяция и, какие показатели используются для ее характеристики?
7. В чем заключается отличие в понятиях экосистема и биогеоценоз?
8. Охарактеризуйте структуру экосистемы.
9. В чем заключается правило экологической пирамиды?
10. Что такое сукцессия и почему она происходит?
11. В чем суть учения о биосфере? Какие функции выполняет живое вещество?
12. Что такое ноосфера и каковы предпосылки перехода к ноосфере, по мнению В.И. Вернадского?
13. Какие виды загрязнения среды можно выделить? Какое влияние процесс загрязнения среды оказывает на биосферу?
14. Что такое экологический кризис? Почему в настоящее время он является глобальным?
15. Каковы пути выхода из экологического кризиса?

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Абиогенез – возникновение живого из неживого в процессе эволюции.

Абориген – коренной обитатель какой-либо местности, исстари в ней живущий.

Автогамия – самоопыление и самооплодотворение у цветковых растений.

Автодупликация – процесс синтеза живыми организмами или их частями веществ и структур, полностью идентичных исходным образованиям.

Автолиз – саморастворение, распад тканей организма под влиянием ферментов, содержащихся в этих же тканях.

Автомиксис – слияние половых клеток, принадлежащих одной и той же особи; широко распространён среди простейших, грибов, диатомовых водорослей.

Автотомия – способность некоторых животных отбрасывать части своего тела; защитное приспособление.

Автотроф – организм, синтезирующий из неорганических соединений органическое вещество с использованием энергии Солнца или энергии, освобождающейся при химических реакциях.

Агроценоз – биотическое сообщество растений, животных, грибов и микроорганизмов, созданное для получения сельскохозяйственной продукции и регулярно поддерживаемое человеком.

Адаптация – комплекс морфофизиологических и поведенческих особенностей особи, популяции или вида, обеспечивающий успех в конкуренции с другими видами, популяциями и особями, и устойчивость к воздействиям факторов абиотической среды.

Акклиматизация – комплекс мероприятий по вселению какого-либо вида в новые места обитания, проводимый в целях обогащения естественных или искусственных сообществ полезными для человека организмами.

Аккомодация – приспособление к чему-либо. 1) Аккомодация глаза – приспособление к рассматриванию предметов на различном расстоянии. 2) Аккомодация физиологическая – приспособление мышечной и нервной ткани к действию медленно нарастающего по силе раздражителя.

Аккумуляция – накопление в организмах химических веществ, находящихся в окружающей среде в меньшей концентрации.

Аллель – различные формы одного и того же гена, расположенные в одинаковых локусах гомологичных хромосом.

Аллогенез – путь эволюции без повышения общего уровня организации, появление приспособлений к конкретным условиям среды.

Альгология – научная отрасль ботаники, исследующая водоросли.

Аменсализм – подавление одного организма другим без обратного отрицательного воздействия со стороны подавляемого.

Амитоз – прямое деление клетки.

Анабиоз – временное состояние организма, при котором жизненные процессы настолько замедленны, что почти полностью отсутствуют все видимые проявления жизни.

Анаболизм – пластический обмен.

Аналогичные органы – органы, выполняющие одинаковые функции, но имеющие разное строение и происхождение, результат *конвергенции*.

Анатомия – группа научных отраслей, исследующих форму и строение отдельных органов, их систем и всего организма в целом.

Анаэроб – организм, способный жить в бескислородной среде.

Анеуплоидия – некратное изменение числа хромосом; изменённый набор хромосом, в котором одна или несколько хромосом из обычного набора или отсутствуют, или представлены дополнительными копиями.

Антеридий – мужской орган полового размножения.

Антиген – сложное органическое вещество, способное при поступлении в организм животных и человека вызвать ответную иммунную реакцию – образование *антител*.

Антикодон – участок молекулы т-РНК, состоящий из трех нуклеотидов, специфически связывающийся с кодоном и-РНК.

Антропогенез – процесс происхождения человека.

Антропология – межотраслевая дисциплина, исследующая происхождение и эволюцию человека как особого социобиологического вида.

Апомиксис – образование зародыша из неоплодотворённой женской половой клетки или из клеток заростка или зародышевого мешка; бесполое размножение.

Ареал – область распространения вида.

Арогенез – эволюционное направление, сопровождающееся приобретением крупных изменений строения; усложнение организации, поднятие на более высокий уровень, морфофизиологический прогресс.

Ароморфоз – эволюционное направление, сопровождающееся приобретением крупных изменений строения; усложнение организации, поднятие на более высокий уровень, морфофизиологический прогресс.

Архегоний – женский орган размножения у мхов, папоротников, хвощей, плаунов, некоторых голосеменных растений, водорослей и грибов, содержащий яйцеклетку.

Ассимиляция – одна из сторон обмена веществ, потребление и превращение поступающих в организм веществ или отложение запасов, благодаря чему происходит накопление энергии.

Атавизм – появление у некоторых особей данного вида признаков, существовавших у отдалённых предков, но затем утраченных в процессе эволюции.

Аутбридинг – скрещивание особей одного вида, не состоящих в непосредственном родстве, ведет к явлению гетерозиса.

Аутосома – любая неполовая хромосома; у человека имеется 22 пары аутосом.

Ацидоз – накопление в крови и других тканях организма отрицательно заряженных ионов (анионов) кислот.

Аэроб – организм, способный жить лишь в среде, содержащей свободный молекулярный кислород.

Аэротаксис – передвижение одноклеточных и некоторых многоклеточных низших организмов к источнику кислорода или, наоборот, от него.

Аэротропизм – рост стеблей или корней растений по направлению, откуда поступает обогащённый кислородом воздух, например, рост корней в мангровых зарослях в направлении поверхности почвы.

Бактериология – раздел микробиологии, исследующий бактерии.

Бактериофаг – вирус бактерий, способный поражать бактериальную клетку, размножаться в ней и вызывать её растворение.

Бактериоцид – антибактериальное вещество (белки), вырабатываемое бактериями определённого вида и подавляющее жизнедеятельность бактерий других видов.

Бацилла – любая бактерия, имеющая форму палочки.

Бивалент – две гомологичные хромосомы, образующиеся при делении клеточного ядра.

Билатеральность – двусторонняя симметрия у организмов.

Биогеография – научная отрасль, изучающая общие географические закономерности органического мира Земли: распределение растительного покрова и животного населения различных частей земного шара, их сочетания, флористического и фаунистического подразделения суши и океана, а также распространение биоценозов и входящих в них видов растений, животных, грибов и микроорганизмов.

Биогеохимия – научная дисциплина, исследующая роль живых организмов в разрушении горных пород и минералов, круговороте, миграции, распределении и концентрации химических элементов в биосфере.

Биогеоценоз – эволюционно сложившаяся, пространственно ограниченная, длительно самоподдерживающаяся однородная природная система, в которой функционально взаимосвязаны живые организмы и окружающая их абиотическая среда, характеризующаяся относительно самостоятельным обменом веществ и особым типом использования потока энергии, приходящей от Солнца.

Биология – комплекс знаний о жизни и совокупность научных дисциплин, изучающих живую природу.

Биометрия – совокупность приёмов планирования и обработки данных биологических исследований методами математической статистики.

Биомеханика – раздел биофизики, исследующий механические свойства живых тканей, органов и организма в целом, а также происходящие в них механические процессы.

Бионика – одно из направлений кибернетики, изучающее структуру и жизнедеятельность организмов с целью использования выявленных закономерностей в решении инженерных задач и построения технических систем, сходных по характеристикам с живыми организмами и их частями.

Биоритм – ритмико-циклические колебания интенсивности и характера биологических процессов и явлений, дающие организмам возможность приспосабливаться к изменениям окружающей среды.

Биосфера – оболочка Земли, заселённая живыми организмами.

Биотехнология – пограничная между биологией и техникой научная дисциплина и сфера практики, изучающая пути и методы изменения окружающей человека природной среды в соответствии с его потребностями.

Биофизика – научная дисциплина, исследующая физические и физико-химические процессы в живых организмах, а также физическую структуру биологических систем на всех уровнях их организации – от молекулярного и субклеточного до клетки, органа и организма в целом.

Биохимия – научная дисциплина, исследующая химический состав живых существ, химические реакции в них и закономерный порядок этих реакций, обеспечивающий обмен веществ.

Биоценоз – взаимосвязанная совокупность микроорганизмов, растений, грибов и животных, населяющих более или менее однородный участок суши или водоёма.

Бластула – однослойный зародыш.

Ботаника – комплекс научных дисциплин, исследующих царство Растений.

Бриология – научная отрасль, исследующая мхи.

Вакцина – препарат из живых или мёртвых микроорганизмов, применяемый для иммунизации человека и животных с профилактической или лечебной целью.

Вирусология – научная дисциплина, исследующая вирусы.

Гамета – половая, или репродуктивная, клетка с гаплоидным набором хромосом.

Гаметогенез – процесс образования и развития половых клеток – гамет.

Гаметофит – представитель полового поколения или этап жизненного цикла растений от споры до зиготы.

Гаплоид – клетка или особь с одинарным набором непарных хромосом, образующимся в результате редукционного деления.

Гаструла – фаза зародышевого развития многоклеточных животных, двуслойный зародыш.

Гаструляция – процесс образования гаструлы.

Гемизигота – диплоидный организм, у которого имеется только один аллель данного гена или один сегмент хромосомы вместо обычных двух. Для организмов, у которых гетерогаметный пол мужской (как у людей и всех остальных млекопитающих), почти все гены, связанные с Х-хромосомой, гемизиготны, поскольку у самцов в норме имеется только одна Х-хромосома. Гемизиготное состояние аллелей или хромосом используется в генетическом анализе с целью поиска места локализации генов, ответственных за какой-либо признак.

Генетика – дисциплина, изучающая механизмы и закономерности наследственности и изменчивости организмов, методы управления этими процессами.

Геном – совокупность генов, содержащихся в гаплоидном (одинарном) наборе хромосом.

Генотип – совокупность всех генов, полученных от родителей.

Генофонд – совокупность генов группы особей популяции, группы популяций или вида, в пределах которых они характеризуются определённой частотой встречаемости.

Геоботаника – научная отрасль, изучающая растительные сообщества, их состав, развитие, классификацию, зависимость от среды и влияние на неё, особенности фиоценотической среды.

Геотропизм – направленное ростовое движение органов растений, вызванное односторонним действием силы земного притяжения.

Геофилия – способность побегов или корней некоторых многолетних растений втягиваться или врастать в почву для перезимовки.

Гермафродитизм – наличие половых систем мужского и женского типа у одной особи животного.

Гетерозигота – особь, дающая разные типы гамет.

Гетерозис – «гибридная сила», ускорение роста, увеличение размеров, повышение жизнестойкости и плодовитости гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами растений или животных.

Гетероплоидия – некратное изменение числа хромосом.

Гиббереллин – вещество, стимулирующее рост растений.

Гибрид – организм, полученный в результате скрещивания.

Гигрофилы – наземные животные, приспособленные к обитанию в условиях высокой влажности.

Гигрофиты – наземные растения, приспособленные к обитанию в условиях избыточной влажности.

Гигрофобы – наземные животные, избегающие избыточной влажности в конкретных местах обитания.

Гидролиз – третий этап энергетического обмена, клеточное дыхание.

Гистология – раздел морфологии, изучающий ткани многоклеточных организмов.

Гликолиз – бескислородный процесс расщепления углеводов.

Гомозигота – особь, дающая один сорт гамет.

Гомойотерм – животное с постоянной температурой тела, практически независимой от температуры окружающей среды (теплокровное животное).

Гомологичные органы – органы, сходные между собой по строению, происхождению, но выполняющие разные функции, результат *дивергенции*.

Гормон – биологически активное вещество, вырабатываемое в организме специализированными клетками или органами и оказывающее целенаправленное воздействие на деятельность других органов и тканей.

Дегенерация – путь эволюции, связанный с переходом в более простую среду обитания и ведущий к упрощению строения и образа жизни, морфофизиологический регресс, исчезновение органов активной жизни.

Делеция – хромосомная мутация, в результате которой происходит выпадение участка хромосомы в средней её части; генная мутация, в результате которой выпадает участок молекулы ДНК.

Демэкология – раздел экологии, исследующий взаимоотношения популяций с окружающей их средой.

Депрессия – снижение числа особей популяции, вида или группы видов, вызванное внутрипопуляционными, биоценотическими или абиотическими причинами, связанными с деятельностью человека; подавленное, болезненное состояние особи; общее снижение жизнеспособности.

Дефишенси – хромосомная мутация, в результате которой происходит потеря концевых участков хромосом (нехватка).

Дивергенция – расхождение признаков.

Дигибридное скрещивание – скрещивание особей по двум парам признаков.

Диссимиляция – энергетический обмен, распад веществ, синтез АТФ.

Доминантный признак – преобладающий признак.

Дрейф генов – изменение генетической структуры популяции в результате любых случайных причин; генетико-автоматический процесс в популяции.

Дробление – процесс деления зиготы без роста бластомеров.

Дупликация – хромосомная мутация, при которой какой-либо участок хромосомы повторяется.

Евгеника – учение о наследственном здоровье человека и путях его сохранения и улучшения. Основные принципы учения сформулировал в 1869 г. английский антрополог и психолог Ф. Гальтон. Ф. Гальтон предложил изучать факторы, которые улучшают наследственные качества будущих поколений (генетические предпосылки психического и физиологического здоровья, умственных способностей, одарённости). Но

некоторые идеи евгеники были извращены и использовались для оправдания расизма, геноцида; наличия социального неравенства, психической и физиологической неравноценности людей. В современной науке проблемы евгеники рассматриваются в рамках генетики и экологии человека, особенно борьбы с наследственными заболеваниями.

Заказник – участок территории или акватории, в пределах которого постоянно или временно запрещены отдельные формы хозяйственной деятельности человека для обеспечения охраны определённых видов живых существ.

Заповедник – особо охраняемая территория, полностью исключённая из любой хозяйственной деятельности в целях сохранения в нетронутом виде природных комплексов, охраны видов живого и слежения за природными процессами.

Зигота – оплодотворённая яйцеклетка.

Зоология – научная дисциплина, исследующая животный мир.

Идиоадаптация – путь эволюции без повышения общего уровня организации, появление приспособлений к конкретным условиям среды.

Изоляция – процесс, который препятствует скрещиванию особей разного вида и приводит к расхождению признаков внутри одного вида.

Иммунитет – Невосприимчивость, сопротивляемость организма к инфекционным агентам и чужеродным веществам. Различают естественный (врождённый) или искусственный (приобретённый), активный или пассивный иммунитет.

Инбридинг – близкородственное скрещивание.

Инверсия – хромосомная мутация, в результате которой происходит поворот её участка на 180°.

Инсерция – генная мутация, в результате которой происходит вставка отрезка молекулы ДНК в структуру гена.

Интерферон – защитный белок, вырабатываемый клетками млекопитающих и птиц в ответ на заражение их вирусами.

Интоксикация – отравление организма.

Канцероген – вещество или физический агент, способный вызвать развитие злокачественных новообразований или способствующий их возникновению.

Кариотип – диплоидный набор хромосом в соматических (неполовых) клетках организма, типичная для вида совокупность их признаков: определённое число, размер, форма и особенности строения, постоянные для каждого вида.

Каротиноиды – пигменты красного, жёлтого и оранжевого цвета, встречающиеся в растительных и некоторых животных тканях.

Катаболизм – энергетический обмен, распад веществ, синтез АТФ.

Катагенез – путь эволюции, связанный с переходом в более простую среду обитания и ведущий к упрощению строения и образа жизни, морфофизиологический регресс, исчезновение органов активной жизни.

Квартиранство – тесное сожительство (сосуществование) организмов разных видов, при котором один из организмов извлекает для себя пользу (использует организм как «квартиру»), не причиняя вреда другому.

Клон – генетически однородное потомство одной клетки.

Комменсализм – постоянное или временное сожительство особей разных видов, при котором один из партнёров извлекает из другого одностороннюю пользу, не причиняя хозяину вреда.

Комплементарность – пространственная взаимодополняемость молекул или их частей, приводящая к образованию водородных связей.

Конвергенция – сближение признаков.

Конкуренция – соперничество, любые антогонистические отношения, определяемые стремлением лучше и скорее достигнуть какой-либо цели по сравнению с другими членами сообщества.

Консумент – организм-потребитель готовых органических веществ.

Конъюгация – сближение хромосом при мейозе; половой процесс, заключающийся в частичном обмене наследственной информации, например, у инфузорий.

Копуляция – процесс слияния половых клеток (гамет) в зиготу; соединение особей противоположного пола при половом акте.

Кроссинговер – обмен участками гомологичных хромосом.

Ксантофиллы – группа жёлтых красящих пигментов, содержащихся в почках, листьях, цветках и плодах высших растений, а также во многих водорослях и микроорганизмах; у животных – в печени млекопитающих, курином желтке.

Ксерофил – организм, приспособленный к жизни в сухих местообитаниях, в условиях дефицита влаги.

Ксерофит – растение засушливых местообитаний, распространённое в степях, полупустынях, пустынях.

Лабильность – неустойчивость, изменчивость, функциональная подвижность; высокая приспосабливаемость или, наоборот, неустойчивость организма к условиям среды.

Латентный – скрытый, невидимый.

Лизис – разрушение клеток путём полного или частичного их растворения как в нормальных условиях, так и при проникновении болезнетворных организмов.

Локус – участок хромосомы, в котором локализован ген.

Макроэволюция – эволюционные преобразования, происходящие на надвидовом уровне и обусловливающие формирование всё более крупных таксонов (от родов до типов и царств природы).

Мезодерма – средний зародышевый листок.

Метаболизм – обмен веществ и энергии.

Метаморфоз – процесс превращения личинки во взрослое животное.

Микология – научная отрасль, исследующая грибы.

Микориза – грибокорень; симбиотическое обитание грибов на (или в) корнях высших растений.

Микробиология – биологическая дисциплина, изучающая микроорганизмы – их систематику, морфологию, физиологию, биохимию и т.д.

Микроэволюция – эволюционные преобразования внутри вида на уровне популяций, ведущие к видообразованию.

Моделирование – метод исследования и демонстрации различных структур, физиологических и других функций, эволюционных, экологических процессов посредством их упрощённого имитирования.

Модификация – ненаследственное изменение признаков организма, возникающее под воздействием условий окружающей среды.

Мониторинг – слежение за какими-либо объектами или явлениями, в том числе биологического характера; многоцелевая информационная система, основные задачи которой – наблюдение, оценка и прогноз состояния природной среды под влиянием антропогенного воздействия с целью предупреждения о создающихся критических ситуациях, вредных или опасных для здоровья людей, благополучия других живых существ, их сообществ, природных и созданных человеком объектов и т.д.

Моногамия – единобрачие, спаривание самца с одной самкой в течение одного или нескольких сезонов.

Моногибридное скрещивание – скрещивание особей по одной паре признаков.

Моноспермия – проникновение в яйцеклетку только одного сперматозоида (спермия).

Морганида – единица расстояния между двумя генами в одной группе сцепления, характеризующаяся частотой кроссинговера в процентах.

Морула – ранняя стадия развития зародыша, представляющая собой скопление большого числа клеток-бластомеров без обособленной полости; у большинства животных за стадией морулы следует стадия бластулы.

Морфология – комплекс научных отраслей и их разделов, исследующий форму и строение животных и растений.

Мутагенез – процесс возникновения мутаций.

Мутация – скачкообразное изменение генов под воздействием физических, химических и биологических факторов.

Мутуализм – форма симбиоза, при которой один партнёр не может существовать без другого.

Наследственность – свойство организмов повторять в ряду поколений сходные признаки и свойства.

Нахлебничество – одна из форм полезно-нейтральных взаимоотношений организмов, когда один организм получает питательные вещества от другого без нанесения тому вреда.

Нейрула – стадия развития зародыша хордовых животных, накоторой происходит закладка пластинки нервной трубки (из эктодермы) и осевых органов.

Нейтрализм – отсутствие взаимного влияния организмов.

Ноосфера – стадия эволюции биосферы, или ее часть, в которой проявляется деятельность человека, как положительная, так и отрицательная, сфера «разума».

Нуклеопротеид – комплекс белков с нуклеиновыми кислотами.

Облигатный – обязательный.

Обмен веществ – последовательное потребление, превращение, использование, накопление и потеря веществ и энергии в живых организмах в процессе жизни, позволяющие им самосохраняться, расти, развиваться и самовоспроизводиться в условиях окружающей среды, а также адаптироваться в ней.

Овуляция – выход яйцеклеток из яичника в полость тела.

Онтогенез – индивидуальное развитие организма.

Оплодотворение – слияние половых клеток.

Органогенез – процесс формирования и развития органов в течение онтогенеза.

Орнитология – раздел зоологии, исследующий птиц.

Палеонтология – научная дисциплина, исследующая ископаемые организмы, условия их жизни и захоронения.

Памятник природы – отдельный редкий или достопримечательный объект живой или неживой природы, по научному, культурно-просветительному и историко-мемориальному значению заслуживающий охраны.

Паразит – организм, живущий за счёт особей другого вида и тесно с ним связанный в своём жизненном цикле.

Параллелизм – независимое приобретение организмами в ходе эволюции сходных черт строения на базе особенностей (генома), унаследованных от общих предков.

Партеногенез – развитие зародыша из неоплодотворённой яйцеклетки, девственное размножение.

Пиноцитоз – поглощение веществ в растворённом виде.

Плейотропия – зависимость нескольких признаков от одного гена.

Пойкилотерм – организм, не способный поддерживать внутреннюю температуру тела, а потому меняющий её в зависимости от температуры среды, например, рыбы, амфибии.

Полигамия – многобрачие; спаривание самца в период размножения со многими самками.

Полимерия – зависимость развития одного и того же признака или свойства организма от нескольких независимых по действию генов.

Полиплоидия – кратное увеличение числа хромосом.

Порода – совокупность домашних животных одного вида, искусственно созданная человеком и характеризующаяся определёнными наследственными особенностями, продуктивностью и экстерьером.

Протистология – раздел биологии, исследующий простейших.

Процессинг – химическая модификация веществ (ферментов и гормонов), которые синтезируются в каналах ЭПС в неактивной форме.

Радиобиология – раздел биологии, исследующий воздействие всех видов излучений на организмы и способы защиты их от излучений.

Регенерация – восстановление организмом утраченных или повреждённых органов и тканей, а также восстановление целого организма из его частей.

Редуцент – организм, превращающий органические вещества в неорганические в процессе своей жизнедеятельности.

Ретровирус – вирус, генетическим материалом которого является РНК. При попадании ретровируса в клетку-хозяина происходит процесс обратной транскрипции. В результате этого процесса на основе вирусной РНК синтезируется ДНК, которая затем встраивается в ДНК хозяина.

Рефлекс – ответная реакция организма на внешнее раздражение посредством нервной системы.

Рецептор – чувствительная нервная клетка, воспринимающая внешние раздражения.

Рудименты – недоразвитые органы, ткани и признаки, имевшиеся у эволюционных предков вида в развитой форме, но утратившие значение в процессе.

Селекция – выведение новых и улучшение существующих сортов растений, пород животных, штаммов микроорганизмов путём искусственного мутагенеза и отбора, гибридизации, генной и клеточной инженерии.

Симбиоз – тип взаимоотношений организмов разных систематических групп: совместное существование, взаимовыгодное, нередко обязательное, сожительство особей двух или более видов.

Синэкология – раздел экологии, исследующий биологические сообщества и их взаимоотношения со средой обитания.

Систематика – раздел биологии, посвящённый описанию, обозначению и классификации по группам всех существующих и вымерших организмов, установлению родственных связей между отдельными видами и группами видов.

Сорт – совокупность культурных растений одного вида, искусственно созданная человеком и характеризующаяся определёнными наследственными особенностями, продуктивностью и структурными признаками.

Сперматогенез – образование мужских половых клеток.

Сплайсинг – процесс редактирования иРНК, при котором некоторые помеченные участки иРНК вырезаются, а оставшиеся считываются в одну нить; происходит в ядрышках во время транскрипции.

Суккулент – растение с сочными мясистыми листьями или стеблями, легко переносит высокие температуры, но не выдерживает обезвоживания.

Сукцессия – последовательная смена биоценозов (экосистем), выраженная в изменении видового состава и структуры сообщества.

Таксис – направленное перемещение организмов, отдельных клеток и их органелл под влиянием односторонне действующего стимула.

Тератоген – биологическое воздействие, химические вещества и физические факторы, вызывающие у организмов в процессе онтогенеза развитие уродств.

Терморегуляция – совокупность физиолого-биохимических процессов, обеспечивающих постоянство температуры тела у теплокровных животных и человека.

Ткань – совокупность клеток и межклеточного вещества, выполняющая в организме определённую роль.

Толерантность – способность организмов выносить отклонения значений экологических факторов от оптимальных доз.

Транскрипция – биосинтез иРНК на матрице ДНК, осуществляется в ядре клетки.

Транслокация – хромосомная мутация, в результате которой происходит обмен участками негомологичных хромосом или перенос участка хромосомы к другому концу этой же хромосомы.

Трансляция – синтез полипептидной цепи белка, осуществляется в цитоплазме на рибосомах.

Транспирация – испарение воды растением.

Тропизм – направленное ростовое движение органов растений, вызванное односторонним действием какого-либо раздражителя.

Тургор – упругость растительных клеток, тканей и органов вследствие давления содержимого клеток на их эластичные стенки.

Фагоцит – клетка многоклеточных животных (человека), способная захватывать и переваривать посторонние тела, в частности микробов.

Фагоцитоз – активный захват и поглощение живых клеток и неживых частиц одноклеточными организмами или особыми клетками многоклеточных организмов – фагоцитами. Явление открыл И.И. Мечников.

Фенотип – совокупность всех внутренних и внешних признаков и свойств особи.

Фермент – биологический катализатор, по химической природе – белок, обязательно присутствующий во всех клетках живого организма.

Физиология – биологическая дисциплина, исследующая функции живого организма, протекающие в нём процессы, обмен веществ, приспособление к среде обитания и др.

Филогенез – историческое развитие вида.

Фотопериодизм – реакции организмов на смену дня и ночи, проявляющиеся в колебаниях интенсивности физиологических процессов.

Фототаксис – направленное перемещение организмов, отдельных клеток и их органелл под влиянием света.

Фототропизм – направленное ростовое движение органов растений, вызванное односторонним действием света.

Хемосинтез – процесс образования некоторыми микроорганизмами органических веществ из неорганических за счёт энергии химических связей.

Хемотаксис – направленное перемещение организмов, отдельных клеток и их органелл под влиянием химических веществ.

Хищничество – питание животными, бывшими вплоть до момента превращения их в пищевой объект живыми.

Хроматида – одна из двух нуклеопротеидных нитей, образующихся при удвоении хромосом в процессе клеточного деления.

Хроматин – нуклеопротеид, составляющий основу хромосомы.

Целлюлоза – углевод из группы полисахаридов, состоящий из остатков молекул глюкозы.

Центромера – участок хромосомы, удерживающий вместе две её нити (хроматиды).

Циста – форма существования одноклеточных и некоторых многоклеточных организмов, временно покрывающихся плотной оболочкой, которая позволяет этим организмам пережить неблагоприятные условия среды.

Цитология – наука о клетке.

Шизогония – бесполое размножение путём разделения тела на большое количество дочерних особей; характерно для споровиков.

Штамм – чистая одновидовая культура микроорганизмов, выделенная из определённого источника и обладающая специфическими физиолого-биохимическими признаками.

Экзоцитоз – выделение веществ из клетки путём окружения их выростами плазматической мембраны с образованием окружённых мембраной пузырьков.

Экология – область знания, изучающая взаимоотношения организмов и их сообществ с окружающей средой.

Эктодерма – наружный зародышевый листок.

Эмбриология – научная дисциплина, изучающая зародышевое развитие организма.

Эндоцитоз – поглощение веществ путём окружения их выростами плазматической мембраны с образованием окружённых мембраной пузырьков.

Энтодерма – внутренний зародышевый листок.

Этология – наука о поведении животных в естественных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева, И.И. Ботаника / И.И. Андреева, Л.С. Родман. – Москва: Колос, 2003. – 567 с.

2. Викторов В.П., Черняева Е.В., Балобанова Н.П., / Интродукция растений: учебное пособие ФГАО ВО Первый МГМУ им. И.М. Сеченова Минздрава России (Сеченовский Университет). – 2-е изд. Доп. – Москва: Издательство Сеченовского Университета, 2025. – 152 с.:

3. Блохин, Г.И. Зоология: учебник / Г.И. Блохин, В.А. Александров. – 4-е изд., стер. – Санкт-Петербург: Лань, 2019. – 572 с. – ISBN 978-5-8114-4583-7. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: https://e.lanbook.com/book/122189

4. Биология с основами экологии: учебное пособие / С.А. Нефедова, А.А. Коровушкин, А.Н. Бачурин и др. – 2-е изд., испр. – Санкт-Петербург: Лань, 2015. – 368 с. – ISBN 978-5-8114-1772-8. – Текст : электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: https://e.lanbook.com/book

5. Биология. В 2 кн.: учебное пособие для вузов / В.Н. Ярыгин, В.И. Васильева, И.Н. Волков и др. – 5-е изд. испр. и доп. – Москва: Высшая школа, 2003.

6. Биология. В 3-х т. Перевод с англ. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор. – Москва: Мир, 1996.

7. Вернадский, В.И. Живое вещество / В.И. Вернадский. – Москва: Наука, 1978. – 358 с.

8. Дауда, Т.А. Практикум по зоологии : учебное пособие / Т.А. Дауда, А.Г. Кощаев. – 3-е изд., стер. – Санкт-Петербург: Лань, 2014. – 320 с. – ISBN 978-5-8114-1709-4. – Текст : электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: https://e.lanbook.com/book/53677

9. Жизнь растений. – Москва: Просвещение. Т. 2. – 1976, Т. 3. – 1977, Т. 4. – 1978.

10. Иванов, А.И. Экология: учебное пособие / А.И. Иванов, С.А. Сашенкова, Г.В. Ильина. – Пенза: РИО ПГАУ, 2017. – 200 с.

11. Ильин, Д.Ю. Биология с основами экологии [Электронный ресурс]: метод. указания по выполнению практ. работ / Ю.В. Блинохватова, Г.В. Ильина, Д.Ю. Ильин. – Пенза : РИО

ПГСХА, 2013. – 108 с.: ил. – Режим доступа: https://lib.rucont.ru/efd/214189

12. Ильина, Г.В. Экология / Г.В. Ильина, А.А. Костычев. – Пенза: РИО ПГСХА, 2011. – 256 с.

13. Коробкин, В.И Экология и охрана окружающей среды: учебник для бакалавров / В.И. Коробкин, Л.В. Передельский. – Москва: КНОРУС, 2017 – 329 с. [Электронный ресурс] URL: http//www.book.ru /book/ 921375

14. Николайкин, Н.И. Экология: учебник для студентов высших учебных заведений / Н.И. Николайкин, Н.Е. Николайкина, О.П. Мелехова. – Москва: Академия, 2012. – 571 с.

15. Передельский, Л.В. Экология: учебник / Л.В. Передельский, В.И. Коробкин, О.Е. Приходченко.– Москва: Велби, 2013. – 512 с.

16. Сашенкова, С.А. Сборник задач по экологии и агроэкологическому моделированию / С.А. Сашенкова, Г.В. Ильина. – Пенза: РИО ПГСХА, 2012. – 120 с.

17. Сашенкова, С.А. Ботаника: лабораторный практикум / С.А. Сашенкова, Н.В. Корягина, Ю.В. Корягин. – Пенза: РИО ПГСХА, 2015. – 275 с.

18. Степановских, А.С. Биологическая экология. Теория и практика / А.С. Степановских. – Москва: ЮНИТИ, 2012. – 312 с. [Электронный ресурс] URL: http://rucont.ru/efd/188897