

Владимирский государственный университет

А. Н. РОЖКОВА М. А. МАЗИРОВ С. И. ЗИНЧЕНКО

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Учебно-практическое пособие



Владимир 2021

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Владимирский государственный университет
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых»

А. Н. РОЖКОВА М. А. МАЗИРОВ С. И. ЗИНЧЕНКО

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Учебно-практическое пособие

Электронное издание



Владимир 2021

© Рожкова А. Н., Мазиров М. А.,
Зинченко С. И., 2021
ISBN 978-5-9984-1293-6

УДК 573
ББК 28.0

Рецензенты:

Доктор сельскохозяйственных наук, доцент
профессор кафедры земледелия и методики опытного дела
Российского государственного аграрного университета – МСХА
имени К. А. Тимирязева
О. А. Савоськина

Кандидат технических наук, доцент
доцент кафедры биологии и экологии
Владимирского государственного университета
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых
М. Е. Ильина

Рожкова, А. Н. Общая биология [Электронный ресурс] : учеб.-
практ. пособие / А. Н. Рожкова, М. А. Мазиров, С. И. Зинченко ; Вла-
дим. гос. ун-т им. А. Г. и Н. Г. Столетовых. – Владимир : Изд-во
ВлГУ, 2021. – 292 с. – ISBN 978-5-9984-1293-6. – Электрон. дан.
(3,43 Мб). – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM). – Систем. требования:
Intel от 1,3 ГГц ; Windows XP/7/8/10 ; Adobe Reader ; дисковод
CD-ROM. – Загл. с титул. экрана.

Приведены основные сведения о структуре живой материи и общие зако-
ны ее функционирования. Изложены вопросы происхождения, эволюции и мно-
гообразия жизни на Земле. Показаны взаимосвязи между организмами и услови-
ями их существования, закономерности устойчивости экологических систем.

Предназначено для студентов, обучающихся по направлениям подготовки
06.03.02 – Почвоведение и 35.03.03 – Агрехимия и агропочвоведение.

Рекомендовано для формирования профессиональных компетенций в со-
ответствии с ФГОС ВО.

Табл. 5. Ил. 38. Библиогр.: 8 назв.

ISBN 978-5-9984-1293-6

© Рожкова А. Н., Мазиров М. А.,
Зинченко С. И., 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
Глава 1. ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ	7
1.1. Сущность и субстрат жизни. Свойства живого. Уровни организации живого	7
1.2. Строение и функции клетки	21
1.2.1. Цитоплазма и клеточная мембрана	24
1.2.2. Органоиды клетки	25
1.2.3. Особенности строения растительной клетки	31
1.3. Химическая организация клетки	33
1.3.1. Органические и неорганические вещества, входящие в состав клетки	35
1.3.2. Функции углеводов и липидов в клетке	36
1.3.3. Строение белков и их функции	37
1.3.4. Нуклеиновые кислоты и их роль в клетке	42
1.4. Обмен веществ и превращение энергии в клетке	46
1.4.1. Автотрофные и гетеротрофные организмы	47
1.4.2. Энергетический обмен.....	48
1.4.3. Фотосинтез. Хемосинтез	49
1.4.4. Синтез белка	51
1.5. Деление клетки	56
1.5.1. Жизненный цикл клетки. Митотический цикл	56
1.5.2. Митоз. Цитокинез	58
1.5.3. Мейоз	60
1.6. Размножение и индивидуальное развитие организмов.....	64
1.6.1. Бесполое и половое размножение	64
1.6.2. Гаметогенез и оплодотворение.....	66
1.6.3. Индивидуальное развитие организма	68
1.6.4. Эмбриональный этап онтогенеза.....	68
1.6.5. Постэмбриональное развитие	73
Глава 2. ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ	75
2.1. Закономерности наследственности	75
2.1.1. Законы Менделя	75

2.1.2. Хромосомная теория Т. Моргана и сцепленное наследование	81
2.1.3. Генетика пола. Сцепленное с полом наследование	83
2.1.4. Сцепление генов и кроссинговер	85
2.2. Закономерности изменчивости	91
2.2.1. Наследственная, или генотипическая, изменчивость ...	91
2.2.2. Модификационная, или ненаследственная, изменчивость	118
2.2.3. Генетика человека	120
2.2.4. Генетика и медицина	124
Глава 3. ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ	127
3.1. Общая характеристика биологии в додарвиновский период	127
3.1.1. Эволюционные идеи в античном мире	127
3.1.2. Состояние естественно-научных знаний в Средние века и эпоху Возрождения	130
3.1.3. Предшественники дарвинизма	133
3.2. Эволюционное учение Ч. Дарвина	139
3.3. Микроэволюция	143
3.3.1. Концепция вида	143
3.3.2. Механизмы эволюции. Учение об естественном отборе	145
3.4. Естественный отбор в природных популяциях	150
3.4.1. Возникновение приспособлений	154
3.4.2. Видообразование	158
3.5. Макроэволюция	164
3.5.1. Доказательства эволюции	164
3.5.2. Основные направления эволюционного процесса. Прогресс и регресс в эволюции	171
Глава 4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ. АНТРОПОГЕНЕЗ	177
4.1. Возникновение жизни на Земле	177
4.2. Доказательства родства человека и животных	183
4.3. Основные этапы эволюции человека	188
4.4. Расы человека	193

Глава 5. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ	196
5.1. Экология – наука о взаимоотношениях организмов, видов и сообществ с окружающей средой.....	196
5.1.1. Абиотические факторы.....	197
5.1.2. Биотические факторы	200
5.2. Экологические системы.....	201
5.2.1. Изменения в биогеоценозах	210
5.2.2. Гомеостаз экосистем	213
5.2.3. Взаимодействия в экосистеме. Симбиоз и его формы.....	216
Глава 6. БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК	228
6.1. Учение В. И. Вернадского о биосфере.....	228
6.2. Взаимосвязь природы и общества. Антропогенные воздействия на природные биогеоценозы	234
Глава 7. БИОЛОГИЯ, ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНЖЕНЕРИЯ И БИОТЕХНОЛОГИЯ	239
7.1. Выделение ДНК.....	240
7.1.1. Ферменты-рестриктазы и рестрикция ДНК	240
7.1.2. Генетические векторы	244
7.1.3. Введение рекомбинантных молекул ДНК в клетки	246
7.2. Клеточная инженерия у человека и животных	248
7.3. Направления генетической инженерии	255
ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАДАНИЯ	267
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	290
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	291

ВВЕДЕНИЕ

Биология (от греч. *bios* – жизнь + *logos* – учение) – комплекс наук о живой природе. Она изучает все проявления жизни: строение и жизнедеятельность живых организмов (бактерий, грибов, растений и животных) и их сообществ, распространение, происхождение, индивидуальное и историческое развитие, взаимоотношения друг с другом и со средой обитания. Биология раскрывает сущность жизни, выявляет закономерности жизненных проявлений, изучает и систематизирует живые организмы.

Биологические знания нужны для практической деятельности, в первую очередь для обеспечения продуктами питания растущей популяции людей. Необходимые для питания белки, жиры, углеводы, витамины человек получает в основном от культурных растений и домашних животных. Поэтому важно знать законы генетики и селекции, особенности анатомии, физиологии животных для выведения высокопродуктивных пород домашних животных и сортов культурных растений, совершенствования агротехники и зоотехники. Законы генетики применяются и в селекции микроорганизмов при производстве антибиотиков. Раскрытие молекулярного строения генов послужило созданию нового направления в биологии – генной инженерии, обеспечившей получение организмов с определенными, нужными человеку признаками. Биологические знания необходимы для разработки и совершенствования методов профилактики и лечения болезней человека, так как успехи медицины и здравоохранения базируются на достижениях биологии.

Биохимические исследования, в частности установление сродства ДНК близких видов и групп животных, позволили создать биохимическую систематику. По сродству ДНК определяют близость между породами домашних животных, родство между людьми. Большое значение для развития человечества имеют рациональное природопользование и охрана природы. Иллюзии людей о неисчерпаемости природных ресурсов и устойчивости природы в последнее время сменились пессимистическими прогнозами о разрушении природных экосистем и катастрофическом загрязнении окружающей среды.

К началу XXI века биология стала реальной производительной силой, научной основой взаимоотношений общества и природы. Только при знании и соблюдении биологических законов возможно длительное устойчивое развитие биосферы и человечества.

Глава 1. ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ

1.1. Сущность и субстрат жизни. Свойства живого.

Уровни организации живого

Всеобщим методологическим подходом к пониманию сущности жизни в настоящее время является понимание жизни в качестве процесса, конечным результатом которого является самообновление, проявляющееся в самовоспроизведении. Все живое происходит только из живого, а всякая организация, присущая живому, возникает только из другой подобной организации. Следовательно, сущность жизни заключается в ее самовоспроизведении, в основе которого лежит координация физических и химических явлений и которое обеспечивается передачей генетической информации от поколений к поколениям. Именно эта информация обеспечивает самовоспроизведение и саморегуляцию живых существ. Поэтому жизнь – это качественно особая форма существования материи, связанная с воспроизведением. Явления жизни представляют собой форму движения материи, высшей по сравнению с физической и химической формами ее существования.

Живое построено из тех же химических элементов, что и неживое (кислород, водород, углерод, азот, сера, фосфор, натрий, калий, кальций и другие элементы). В клетках они находятся в виде органических соединений. Однако организация и форма существования живого имеет специфические особенности, отличающие живое от предметов неживой природы.

В качестве субстрата жизни внимание привлекают нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и белки. Нуклеиновые кислоты – это сложные химические соединения, содержащие углерод, кислород, водород, азот и фосфор. ДНК является генетическим материалом клеток, определяет химическую специфичность генов. Под контролем ДНК идет синтез белков, в котором участвуют РНК.

Белки – это также сложные химические соединения, содержащие углерод, кислород, водород, азот, серу, фосфор. Молекулы белков характеризуются большими размерами, чрезвычайным разнообразием, которое создается аминокислотами, соединенными в полипептидных цепях в разном порядке. Большинство клеточных белков представлено ферментами. Они выступают также в роли структурных компонентов клетки. Каждая клетка содержит сотни разных белков,

причем клетки того или иного типа обладают белками, свойственными только им. Поэтому содержимое клеток каждого типа характеризуется определенным белковым составом.

Ни нуклеиновые кислоты, ни белки в отдельности не являются субстратами жизни. В настоящее время считают, что субстратом жизни являются нуклеопротеиды. Они входят в состав ядра и цитоплазмы клеток животных и растений. Из них построены хроматин (хромосомы) и рибосомы. Они обнаружены на протяжении всего органического мира – от вирусов до человека. Можно сказать, что нет живых систем, не содержащих нуклеопротеидов. Однако важно подчеркнуть, что нуклеопротеиды являются субстратом жизни лишь тогда, когда они находятся в клетке, функционируют и взаимодействуют там. Вне клеток (после выделения из клеток) они являются обычными химическими соединениями. Следовательно, жизнь есть, главным образом, функция взаимодействия нуклеиновых кислот и белков, а живым является то, что содержит самовоспроизводящую молекулярную систему в виде механизма воспроизводства нуклеиновых кислот и белков.

В отличие от живого различают понятие «мертвое», под которым понимают совокупность некогда существовавших организмов, утративших механизм синтеза нуклеиновых кислот и белков, т. е. способность к молекулярному воспроизведению. Например, «мертвым» является известняк, образованный из остатков живших когда-то организмов.

Наконец, следует различать «неживое», т. е. ту часть материи, которая имеет неорганическое (абиотическое) происхождение и ничем не связана в своем образовании и строении с живыми организмами. Например, «неживым» является известняк, образованный из неорганических вулканических известняковых отложений. Неживая материя в отличие от живого не способна поддерживать свою структурную организацию и использовать для этих целей внешнюю энергию.

Обсуждая молекулы, рассматриваемые в качестве субстрата жизни, нельзя не отметить, что они подвергаются непрерывным превращениям во времени и пространстве. Достаточно сказать, что ферменты могут превратить любой субстрат в продукт реакции в исключительно короткое время. Поэтому определение нуклеопротеидов в качестве субстрата жизни означает признание последнего в качестве очень подвижной системы.

Как живое, так и неживое построены из молекул, которые изначально являются неживыми. Тем не менее живое резко отличается от неживого. Причины этого глубокого различия определяются свойствами живого, а молекулы, содержащиеся в живых системах, называют биомолекулами.

Для живого характерен ряд свойств, которые в совокупности «делают» живое живым. Такими свойствами являются самовоспроизведение, специфичность организации, упорядоченность структуры, целостность и дискретность, рост и развитие, обмен веществ и энергии, наследственность и изменчивость, раздражимость, движение, внутренняя регуляция, специфичность взаимоотношений со средой.

Самовоспроизведение (репродукция). Это свойство является важнейшим среди всех остальных. Замечательной особенностью является то, что самовоспроизведение тех или иных организмов повторяется в неисчислимых количествах генераций, причем генетическая информация о самовоспроизведении закодирована в молекулах ДНК. Положение «все живое происходит только от живого» означает, что жизнь возникла лишь однажды и что с тех пор начало живому дает только живое. На молекулярном уровне самовоспроизведение происходит на основе матричного синтеза ДНК, которая программирует синтез белков, определяющих специфику организмов. На других уровнях оно характеризуется чрезвычайным разнообразием форм и механизмов, вплоть до образования специализированных половых клеток (мужских и женских). Важнейшее значение самовоспроизведения заключается в том, что оно поддерживает существование видов, определяет специфику биологической формы движения материи.

Специфичность организации. Она характерна для любых организмов, в результате чего они имеют определенную форму и размеры. Единицей организации (структуры и функции) является клетка. В свою очередь клетки специфически организованы в ткани, последние – в органы, а органы – в системы органов. Организмы не «разбросаны» случайно в пространстве. Они специфически организованы в популяции, а популяции специфически организованы в биоценозы. Последние вместе с абиотическими факторами формируют биогеоценозы (экологические системы), являющиеся элементарными единицами биосферы.

Упорядоченность структуры. Для живого характерна не только сложность химических соединений, из которого оно построено, но

и упорядоченность их на молекулярном уровне, приводящая к образованию молекулярных и надмолекулярных структур. Создание порядка из беспорядочного движения молекул – это важнейшее свойство живого, проявляющееся на молекулярном уровне. Упорядоченность в пространстве сопровождается упорядоченностью во времени. В отличие от неживых объектов упорядоченность структуры живого происходит за счет внешней среды. При этом в среде уровень упорядоченности снижается.

Целостность (непрерывность) и дискретность (прерывность). Жизнь целостна и в то же время дискретна как в плане структуры, так и функции. Например, субстрат жизни целостен, т. к. представлен нуклеопротеидами, но в то же время дискретен, т. к. состоит из нуклеиновой кислоты и белка. Нуклеиновые кислоты и белки являются целостными соединениями, однако тоже дискретны, состоя из нуклеотидов и аминокислот (соответственно). Репликация молекул ДНК является непрерывным процессом, однако она дискретна в пространстве и во времени, т. к. в ней принимают участие различные генетические структуры и ферменты. Процесс передачи наследственной информации тоже является непрерывным, но он дискретен, т. к. состоит из транскрипции и трансляции, которые из-за ряда различий между собой определяют прерывность реализации наследственной информации в пространстве и во времени. Митоз клеток также непрерывен и одновременно прерывен. Любой организм представляет собой целостную систему, но состоит из дискретных единиц – клеток, тканей, органов, систем органов. Органический мир также целостен, поскольку существование одних организмов зависит от других, но в то же время он дискретен, состоя из отдельных организмов.

Рост и развитие. Рост организмов происходит путем прироста массы организма за счет увеличения размеров и числа клеток. Он сопровождается развитием, проявляющимся в дифференцировке клеток, усложнении структуры и функций. В процессе онтогенеза формируются признаки в результате взаимодействия генотипа и среды. Филогенез сопровождается появлением гигантского разнообразия организмов, органической целесообразностью. Процессы роста и развития подвержены генетическому контролю и нейро-гуморальной регуляции.

Обмен веществ и энергии. Благодаря этому свойству обеспечивается постоянство внутренней среды организмов и связь организмов с окружающей средой, что является условием для поддержания жизни организмов. Живые клетки получают (поглощают) энергию из внешней среды в форме энергии света. В дальнейшем химическая энергия преобразуется в клетках для выполнения многих работ. В частности, для осуществления химической работы в процессе синтеза структурных компонентов клетки, осмотической работы, обеспечивающей транспорт разных веществ в клетки и вывод из них ненужных веществ, и механической работы, обеспечивающей сокращение мышц и передвижение организмов. У неживых объектов, например, в машинах химическая энергия превращается в механическую только в случае двигателей внутреннего сгорания.

Таким образом, клетка является изотермической системой. Между ассимиляцией (анаболизмом) и диссимиляцией (катаболизмом) существует диалектическое единство, проявляющееся в их непрерывности и взаимности. Например, непрерывно проходящие в клетке превращения углеводов, жиров и белков являются взаимными. Потенциальная энергия поглощаемых клетками углеводов, жиров и белков превращается в кинетическую энергию и тепло по мере превращения этих соединений. Замечательной особенностью клеток является то, что они содержат ферменты. Будучи катализаторами, они ускоряют протекание реакций, синтеза и распада в миллионы раз, при этом в отличие от органических реакций осуществляемых с использованием искусственных катализаторов (в лабораторных условиях), ферментативные реакции в клетках осуществляются без образования побочных продуктов.

В живых клетках энергия, полученная из внешней среды, накапливается в виде АТФ (аденозинмонофосфата). Теряя концевую фосфатную группу, что имеет место при передаче энергии другим молекулам, АТФ превращается в АДФ (аденозиндифосфат). В свою очередь получая фосфатную группу (за счет фотосинтеза или химической энергии), АДФ может снова превратиться в АТФ, т. е. стать главным носителем химической энергии. Такие особенности у неживых систем отсутствуют.

Обмен веществ и энергии в клетках ведет к восстановлению (замене) разрушенных структур, к росту и развитию организмов.

Наследственность и изменчивость. Наследственность обеспечивает материальную преемственность между родителями и потомством, между поколениями организмов, что в свою очередь обеспечивает непрерывность и устойчивость жизни. Основу материальной преемственности в поколениях и непрерывности жизни составляет передача от родителей к потомству генов, в ДНК которых зашифрована генетическая информация о структуре и свойствах белков. Характерной особенностью генетической информации является ее чрезвычайная стабильность.

Изменчивость связана с появлением у организмов признаков, отличных от исходных, и определяется изменениями в генетических структурах. Наследственность и изменчивость создают материал для эволюции организмов.

Раздражимость. Реакция живого на внешние раздражения является проявлением отражения, характерного для живой материи. Факторы, вызывающие реакцию организма или его органа, называют раздражителями. Ими являются свет, температура среды, звук, электрический ток, механические воздействия, пищевые вещества, газы, яды и др.

У организмов, лишенных нервной системы (простейшие и растения), раздражимость проявляется в виде тропизмов, таксисов и настий. У организмов, имеющих нервную систему, раздражимость проявляется в виде рефлекторной деятельности. У животных восприятие внешнего мира осуществляется через первую сигнальную систему, тогда как у человека в процессе исторического развития сформировалась еще и вторая сигнальная система. Благодаря раздражимости организмы уравниваются со средой. Избирательно реагируя на факторы среды, организмы «уточняют» свои отношения со средой, в результате чего возникает единство среды и организма.

Движение. Способностью к движению обладают все живые существа. Многие одноклеточные организмы двигаются с помощью особых органоидов. К движению способны и клетки многоклеточных организмов (лейкоциты, блуждающие соединительнотканые клетки и др.), а также некоторые клеточные органеллы. Совершенство двигательной реакции достигается в мышечном движении многоклеточных животных организмов, которое заключается в сокращении мышц.

Внутренняя регуляция. Процессы, протекающие в клетках, подвержены регуляции. На молекулярном уровне регуляторные механизмы существуют в виде обратных химических реакций, основу которых составляют реакции с участием ферментов, обеспечивающие замкнутость процессов регуляции по схеме синтез – распад – синтез. Синтез белков, включая ферменты, регулируется с помощью механизмов репрессии, индукции и позитивного контроля. Напротив, регуляция активности самих ферментов происходит по принципу обратной связи, заключающейся в ингибировании конечным продуктом. Известно также регулирование путем химической модификации ферментов. В регуляции активности клеток принимают участие гормоны, обеспечивающие химическую регуляцию.

Любое повреждение молекул ДНК, вызванное физическими или химическими факторами воздействия, может быть восстановлено с помощью одного или нескольких ферментативных механизмов, что представляет собой саморегуляцию. Она обеспечивается за счет действия контролирующих генов и в свою очередь обеспечивает стабильность генетического материала и закодированной в нем генетической информации.

Специфичность взаимоотношений со средой. Организмы живут в условиях определенной среды, которая для них служит источником свободной энергии и строительного материала. В рамках термодинамических понятий каждая живая система (организм) представляет собой «открытую» систему, позволяющую взаимно обмениваться энергией и веществом в среде, в которой существуют другие организмы и действуют абиотические факторы. Следовательно, организмы взаимодействуют не только между собой, но и со средой, из которой они получают все необходимое для жизни. Организмы либо отыскивают среду, либо адаптируются (приспосабливаются) к ней. Формами адаптивных реакций являются физиологический гомеостаз (способность организмов противостоять факторам среды) и гомеостаз развития (способность организмов изменять отдельные реакции при сохранении всех других свойств). Адаптивные реакции определяются нормой реакции, которая генетически детерминирована и имеет свои границы. Между организмами и средой, между живой и неживой природой существует единство, заключающееся в том, что организмы зависят от среды, а среда изменяется в результате жизнедеятельности

организмов. Результатом жизнедеятельности организмов является возникновение атмосферы со свободным кислородом и почвенного покрова Земли, образование каменного угля, торфа, нефти и т. д.

Обобщая сведения о свойствах живого, можно заключить, что клетки представляют собой открытые изотермические системы, которые способны к самосборке, внутренней регуляции и к самовоспроизведению. В этих системах осуществляется множество реакций синтеза и распада, катализируемых ферментами, синтезируемыми внутри самих клеток.

Свойства, перечисленные выше, присущи только живому. Некоторые из этих свойств обнаруживаются и при исследовании тел неживой природы, однако у последних они характеризуются совершенно другими особенностями. Например, кристаллы в насыщенном растворе соли могут «расти». Однако этот рост не имеет тех качественных и количественных характеристик, которые присущи росту живого. Между свойствами, характеризующими живое, существует диалектическое единство, проявляющееся во времени и пространстве на протяжении всего органического мира, на всех уровнях организации живого.

В организации живого в основном различают молекулярный, клеточный, тканевой, органный, организменный, популяционный, видовой, биоценотический и глобальный (биосферный) уровни. На всех этих уровнях проявляются все свойства, характерные для живого. Каждый из этих уровней характеризуется особенностями, присущими другим уровням, но каждому уровню присущи собственные специфические особенности.

Молекулярный уровень. Этот уровень является глубинным в организации живого и представлен молекулами нуклеиновых кислот, белков, углеводов, липидов, и стероидов, находящихся в клетках и, как уже отмечено, получивших название биологических молекул.

Размеры биологических молекул характеризуются довольно значительным разнообразием, которое определяется занимаемым ими пространством в живой материи. Самыми малыми биологическими молекулами являются нуклеотиды, аминокислоты и сахара. Напротив, белковые молекулы характеризуются значительно большими размерами. Например, диаметр молекулы гемоглобина человека составляет 6,5 нм.

Биологические молекулы синтезируются из низкомолекулярных предшественников, которыми являются окись углерода, вода и атмосферный азот и которые в процессе метаболизма превращаются через промежуточные соединения возрастающей молекулярной массы (строительные блоки) в биологические макромолекулы с большой молекулярной массой (рис. 42). На этом уровне начинаются и осуществляются важнейшие процессы жизнедеятельности (кодирование и передача наследственной информации, дыхание, обмен веществ и энергии, изменчивость и др.).

Физикохимическая специфика этого уровня заключается в том, что в состав живого входит большое количество химических элементов, но основной элементарный состав живого представлен углеродом, кислородом, водородом, азотом. Из групп атомов образуются молекулы, а из последних формируются сложные химические соединения, различающиеся по строению и функциям. Большинство этих соединений в клетках представлено нуклеиновыми кислотами и белками, макромолекулы которых являются полимерами, синтезированными в результате образования мономеров, и соединения последних в определенном порядке. Кроме того, мономеры макромолекул в пределах одного и того же соединения имеют одинаковые химические группировки и соединены с помощью химических связей между атомами их неспецифических частей (участков).

Все макромолекулы универсальны, т. к. построены по одному плану независимо от их видовой принадлежности. Являясь универсальными, они одновременно и уникальны, ибо их структура неповторима. Например, в состав нуклеотидов ДНК входит по одному азотистому основанию из четырех известных (аденин, гуанин, цитозин и тимин), вследствие чего любой нуклеотид или любая последовательность нуклеотидов в молекулах ДНК неповторимы по своему составу, равно как неповторима также и вторичная структура молекулы ДНК. В состав большинства белков входит 100-500 аминокислот, но последовательности аминокислот в молекулах белков неповторимы, что делает их уникальными.

Объединяясь, макромолекулы разных типов образуют надмолекулярные структуры, примерами которых являются нуклеопротеиды, представляющие собой комплексы нуклеиновых кислот и белков, липопротеиды (комплексы липидов и белков), рибосомы (комплексы

нуклеиновых кислот и белков). В этих структурах комплексы связаны нековалентно, однако нековалентное связывание весьма специфично. Биологическим макромолекулам присущи непрерывные превращения, которые обеспечиваются химическими реакциями, катализируемыми ферментами. В этих реакциях ферменты превращают субстрат в продукт реакции в течение исключительно короткого времени, которое может составлять несколько миллисекунд или даже микросекунд. Так, например, время раскручивания двухцепочечной спирали ДНК перед ее репликацией составляет всего лишь несколько микросекунд.

Биологическая специфика молекулярного уровня определяется функциональной специфичностью биологических молекул. Например, специфичность нуклеиновых кислот заключается в том, что в них закодирована генетическая информация о синтезе белков. Этим свойством не обладают другие биологические молекулы.

Специфичность белков определяется специфической последовательностью аминокислот в их молекулах. Эта последовательность определяет далее специфические биологические свойства белков, т. к. они являются основными структурными элементами клеток, катализаторами и регуляторами различных процессов, протекающих в клетках. Углеводы и липиды являются важнейшими источниками энергии, тогда как стероиды в виде стероидных гормонов имеют значение для регуляции ряда метаболических процессов.

Специфика биологических макромолекул определяется также и тем, что процессы биосинтеза осуществляются в результате одних и тех же этапов метаболизма. Больше того, биосинтезы нуклеиновых кислот, аминокислот и белков протекают по сходной схеме у всех организмов независимо от их видовой принадлежности. Универсальными являются также окисление жирных кислот, гликолиз и другие реакции. Например, гликолиз происходит в каждой живой клетке всех организмов-эукариотов и осуществляется в результате 10 последовательных ферментативных реакций, каждая из которых катализируется специфическим ферментом. Все аэробные организмы-эукариоты обладают молекулярными «машинами» в их митохондриях, где осуществляется цикл Кребса и другие реакции, связанные с освобождением энергии. На молекулярном уровне происходят многие мутации.

Эти мутации изменяют последовательность азотистых оснований в молекулах ДНК.

На молекулярном уровне осуществляется фиксация лучистой энергии и превращение этой энергии в химическую, запасаемую в клетках в углеводах и других химических соединениях, а химической энергии углеводов и других молекул – в биологически доступную энергию, запасаемую в форме макроэнергетических связей АТФ. Наконец, на этом уровне происходит превращение энергии макроэнергетических фосфатных связей в работу – механическую, электрическую, химическую, осмотическую, механизмы всех метаболических и энергетических процессов универсальны.

Биологические молекулы обеспечивают также преемственность между молекулярным и следующим за ним уровнем (клеточным), т. к. являются материалом, из которого образуются надмолекулярные структуры. Молекулярный уровень является «ареной» химических реакций, которые обеспечивают энергией клеточный уровень.

Клеточный уровень. Этот уровень организации живого представлен клетками, действующими в качестве самостоятельных организмов (бактерии, простейшие и другие), а также клетками многоклеточных организмов. Главнейшая специфическая черта этого уровня заключается в том, что с него начинается жизнь. Будучи способными к жизни, росту и размножению, клетки являются основной формой организации живой материи, элементарными единицами, из которых построены все живые существа (прокариоты и эукариоты). Между клетками растений и животных нет принципиальных различий по структуре и функциям. Некоторые различия касаются лишь строения их мембран и отдельных органелл. Заметные различия в строении есть между клетками-прокариотами и клетками организмов-эукариотов, но в функциональном плане эти различия нивелируются, ибо везде действует правило «клетка от клетки». Надмолекулярные структуры на этом уровне формируют мембранные системы и органеллы клеток (ядра, митохондрии и др.).

Специфичность клеточного уровня определяется специализацией клеток, существованием клеток в качестве специализированных единиц многоклеточного организма. На клеточном уровне происходит разграничение и упорядочение процессов жизнедеятельности в пространстве и во времени, что связано с приуроченностью функций

к разным субклеточным структурам. Например, у клеток эукариотов значительно развиты мембранные системы (плазматическая мембрана, цитоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс) и клеточные органеллы (ядро, хромосомы, центриоли, митохондрии, пластиды, лизосомы, рибосомы).

Мембранные структуры являются «ареной» важнейших жизненных процессов, причем двухслойное строение мембранной системы значительно увеличивает площадь «арены». Кроме того, мембранные структуры обеспечивают отделение клеток от окружающей среды, а также пространственное разделение в клетках многих биологических молекул. Мембрана клеток обладает высокоизбирательной проницаемостью. Поэтому их физическое состояние позволяет постоянное диффузное движение некоторых из содержащихся в них молекул белков и фосфолипидов. Помимо мембран общего назначения в клетках существуют внутренние мембраны, которые ограничивают клеточные органеллы.

Регулируя обмен между клеткой и средой, мембраны обладают рецепторами, которые воспринимают внешние стимулы. В частности, примерами восприятия внешних стимулов являются восприятие света, движение бактерий к источнику пищи, ответ клеток-мишеней на гормоны, например, на инсулин. Некоторые из мембран одновременно сами генерируют сигналы (химические и электрические). Замечательной особенностью мембран является то, что на них происходит превращение энергии. В частности, на внутренних мембранах хлоропластов происходит фотосинтез, тогда как на внутренних мембранах митохондрии осуществляется окислительное фосфорилирование.

Компоненты мембран находятся в движении. Построенным главным образом из белков и липидов, мембранам присущи различные перестройки, что определяет раздражимость клеток – важнейшее свойство живого.

Тканевой уровень представлен тканями, объединяющими клетки определенного строения, размеров, расположения и сходных функций. Ткани возникли в ходе исторического развития вместе с многоклеточностью. У многоклеточных организмов они образуются в процессе онтогенеза как следствие дифференциации клеток. У животных различают несколько типов тканей (эпителиальная, соедини-

тельная, мышечная, нервная, а также кровь и лимфа). У растений различают меристематическую, защитную, основную и проводящую ткани. На этом уровне происходит специализация клеток.

Органный уровень. Представлен органами организмов. У простейших пищеварение, дыхание, циркуляция веществ, выделение, передвижение и размножение осуществляются за счет различных оргanelл. У более совершенных организмов имеются системы органов. У растений и животных органы формируются за счет разного количества тканей. Для позвоночных характерна цефализация, защищающаяся в сосредоточении важнейших центров и органов чувств в голове.

Организменный уровень. Этот уровень представлен самими организмами – одноклеточными и многоклеточными организмами растительной и животной природы. Специфическая особенность организменного уровня заключается в том, что на этом уровне происходит декодирование и реализация генетической информации, создание структурных и функциональных особенностей, присущих организмам данного вида. Организмы уникальны в природе, потому что уникален их генетический материал, детерминирующий развитие, функции и взаимоотношение их с окружающей средой.

Популяционный уровень. Растения и животные не существуют изолированно; они объединены в популяции. Создавая надорганизменную систему, популяции характеризуются определенным генофондом и определенным местом обитания. В популяциях начинаются и элементарные эволюционные преобразования, происходит выработка адаптивной формы.

Видовой уровень. Этот уровень определяется видами растений, животных и микроорганизмов, существующими в природе в качестве живых звеньев. Популяционный состав видов чрезвычайно разнообразен. В составе одного вида может быть от одной до многих тысяч популяций, представители которых характеризуются самым различным местообитанием и занимают разные экологические ниши. Виды представляют собой результат эволюции и характеризуются сменяемостью. Ныне существующие виды не похожи на виды, существовавшие в прошлом. Вид является также единицей классификации живых существ.

Биоценотический уровень. Представлен биоценозами – сообществами организмов разной видовой принадлежности. В таких со-

обществах организмы разных видов в той или иной мере зависят один от другого. В ходе исторического развития сложились биогеоценозы (экосистемы), которые представляют собой системы, состоящие из взаимозависимых сообществ организмов и абиотических факторов среды. Экосистемам присуще динамическое (подвижное) равновесие между организмами и абиотическими факторами. На этом уровне осуществляются вещественно-энергетические круговороты, связанные с жизнедеятельностью организмов.

Биосферный (глобальный) уровень. Этот уровень является высшей формой организации живого (живых систем). Он представлен биосферой. На этом уровне осуществляется объединение всех вещественно-энергетических круговоротов в единый гигантский биосферный круговорот веществ и энергии.

Между разными уровнями организации живого существует диалектическое единство, живое организовано по типу системной организации, основу которой составляет иерархичность систем. Переход от одного уровня к другому связан с сохранением функциональных механизмов, действующих на предшествующих уровнях, и сопровождается появлением структуры и функций новых типов, а также взаимодействия, характеризующегося новыми особенностями, т. е. связан с появлением нового качества.

Контрольные вопросы

1. В чем заключается всеобщий методологический подход к пониманию сущности жизни? Когда он возник и в связи с чем?
2. Можно ли определить сущность жизни? Если да, то в чем заключается это определение и каковы его научные обоснования?
3. Возможна ли постановка вопроса о субстрате жизни?
4. Назовите свойства живого. Укажите, какие из этих свойств характерны для неживого и какие только для живого.
5. Какое значение для биологии имеет подразделение живого на уровни организации? Имеет ли такое подразделение практическое значение?
6. Какими общими чертами характеризуются разные уровни организации живого?
7. Почему нуклеопротеиды считают субстратом жизни и при каких условиях они выполняют эту роль?

8. Какое содержание вкладывают в понятия «мертвое» и «неживое»?

1.2. Строение и функции клетки

Клетка – это основная единица живого (биологической активности), ограниченная полупроницаемой мембраной и способная к самовоспроизведению в среде, не содержащей живых систем. Жизнь начинается с клетки. Вне клеток нет жизни.

Первые исследования клеток восходят к XVII в., и, вероятно, принадлежат англичанину Роберту Гуку (1635-1703). Рассматривая под примитивным микроскопом срезы пробки (1665 г.), он обнаружил, что они состоят из ячеек, названных им клетками (от лат. *cellula* – ячейка, клетка). В дальнейшем ячеистое строение многих растений микроскопически наблюдали итальянец М. Мальпиги (1628-1694) и англичанин Н. Грю (1641-1712), однако то, что они видели, сейчас мы называем клеточной стенкой клеток растений. В 1675 г. голландец А. Левенгук (1632-1723) впервые с помощью простого микроскопа увидел одноклеточные организмы (бактерии).

В 1825 г. чех Ян Пуркинье (1787-1869) увидел и описал внутреннее содержимое клетки, назвав его протоплазмой (от греч. *protos* – первый, *plasma* – образование), а в 1831 г. англичанин Р. Броун (1773-1858) обнаружил ядро клетки (от лат. *nucleus*, греч. *καρυον*).

Важнейшим этапом в изучении клеток явились работы, обеспечивавшие фактическую основу для создания клеточной теории. В 1838 г. немецкий ботаник М. Шлейден (1804-1881) пришел к выводу, что ткани растений состоят из клеток, тогда как немецкий зоолог Т. Шванн (1810-1882) в 1839 г. к аналогичному выводу пришел, изучая строение клеток животных. Опираясь на данные о том, что клетки животных и растений имеют ядро, М. Шлейден и Т. Шванн в 1838–1839 гг. сформулировали клеточную теорию, содержащую ряд важнейших положений, а именно:

- 1) Организмы состоят из клеток и продуктов их жизнедеятельности, причем клетки являются главной структурной единицей растений и животных;
- 2) Размножение клеток лежит в основе роста животных и растений.

Выдающийся вклад в последующее развитие клеточной теории принадлежит Р. Вирхову (1821-1902), сформулировавшему в 1855 г. очень важное положение «cellula e cellula» («каждая клетка из клетки»), означающее, что клетка может возникнуть лишь из предшествующей клетки и что других путей появления клеток не существует. Это положение имело не только фундаментальное значение, но и практическое, т. к. означало начало разработки основ клеточной патологии.

В дальнейшем важнейший вклад в развитие клеточной теории был обеспечен открытием хромосом и наблюдениями в 1879–1883 гг. деления клеток путем митоза (В. Флеминг, 1844-1905; В. Рут 1850-1924 и другие). Уже к концу XIX в. были описаны хромосомы, определено их гаплоидное и диплоидное число у ряда организмов, а также были определены и получили название фазы митоза. Тогда же состоялся синтез цитологии и генетики, а также вычленение самостоятельной проблематики под названием «Биология клетки».

В начале XX в. (1903) Р. Гертвиг (1850-1937) формулирует закон постоянства ядерно-плазменного отношения, а в 1905 г. Дж. Фармер и Дж. Мур вводят в научную литературу термин «мейоз», что способствовало лучшему пониманию деления и развития клеток. Но особенно прогресс учения о клетке был обеспечен введением в практику исследований фазово-контрастной и электронной микроскопии, а затем и метода меченых атомов. Уже в 50-е гг. нашего века были получены электронно-микроскопические изображения почти всех структур клетки.

Современный этап в развитии клеточной теории характеризуется дальнейшим обоснованием ее положений на основе результатов, полученных при изучении тонкого строения клеток, синтеза нуклеиновых кислот и белков, а также регуляции активности генов. Окончательное подтверждение получило важнейшее положение клеточной теории о том, что клетка является элементарной структурно-функциональной единицей живого, вне которой нет жизни, т. е. клетка является элементарной единицей структуры и функции многоклеточного организма. Клетки являются высокоорганизованными дифференцированными образованиями, а размножение клеток обеспечивает физическую основу генетической непрерывности между родительскими клетками и дочерними клетками. Установлено, что актив-

ность организмов зависит от активности его клеток и что рост, развитие и дифференцировка тканей зависят от образования новых клеток. Через клетки происходит поглощение, превращение, запасание и использование веществ и энергии. Структуры клеток являются ареной, на которой осуществляются многочисленные биологические реакции, в частности, ферментация, дыхание, фотосинтез, дупликация хромосом, причем эти процессы имеют место как у одноклеточных организмов, так и в клетках многоклеточных организмов. Можно сказать, что жизнь многоклеточных организмов основывается на жизни их клеток.

Таблица 1

Основные свойства прокариотических и эукариотических клеток

Свойство	Прокариоты	Эукариоты
Капсула	имеется у отдельных видов	отсутствует
Клеточная стенка	имеется	имеется в клетках растений, отсутствует в клетках животных
Плазматическая мембрана	имеется	имеется
Ядерная мембрана	отсутствует	имеется
Количество хромосом	одна или две	от нескольких до многих
Количество групп сцепления	одна или две	от нескольких до многих
Химический состав хромосом	ДНК	нуклеопротеид
Митохондрии	отсутствуют	имеются
Деление	прямое	непрямое (митоз)

В настоящее время различают прокариотические и эукариотические клетки. Прокариотическими являются одноклеточные организмы из мира растений, представленные в основном бактериями. Напротив, эукариотическими являются в основном одноклеточные организмы животной природы, а также клетки большинства (если не всех) многоклеточных животных и растений. Как прокариотические, так и эукариотические клетки характеризуются значительным структурно-функциональным разнообразием, что определяет между ними существенные различия (табл. 2).

1.2.1. Цитоплазма и клеточная мембрана

Использование электронной микроскопии и других методов позволило установить чрезвычайное разнообразие в структуре как оболочки и цитоплазмы, так и ядра. В частности, был установлен мембранный принцип строения внутриклеточных структур, исходя из которого различают ряд структурных компонентов клетки, а именно:

1. Мембранная система.
2. Цитоплазматический матрикс (основное вещество клеток).
3. Клеточные органеллы (внутриклеточные компартменты).
4. Клеточные включения.

Мембранная система. Эта система представлена клеточной плазматической (цитоплазматической) мембраной, цитоплазматической (эндоплазматической) сетью (ретикулом) и пластинчатым комплексом Гольджи.

а) *Плазматическая (цитоплазматическая) мембрана* имеет толщину 8-12 нм и состоит из трех слоев, два из которых являются белковыми слоями толщиной по 3 нм каждый, а третий (внутренний) – двойным фосфолипидным слоем толщиной 6 нм (Рис.1.). Плазматическая мембрана яв-

ляется полупроницаемой структурой. Через нее в клетку входят питательные вещества и выходят все «отходы» (продукты секреции). Она создает барьер проницаемости. В результате этого

плазматическая мем-

брана регулирует обмен различными веществами между клеткой и внешней средой. В плазматической мембране содержатся многие важные ферменты, системы активного транспорта ионов натрия и калия при помощи АТФазы, а также системы транспорта аминокислот.

На поверхности плазматической мембраны обнаруживают ряд специальных образований в виде микроворсинок и ресничек. Микроворсинки очень часты в эпителии кишечника и почек. Реснички – это своеобразные выросты цитоплазмы. У эритроцитов мембрана являет-

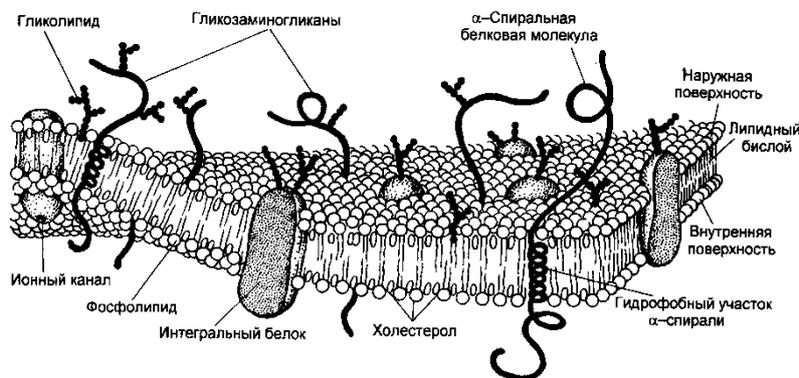


Рис. 1. Строение цитоплазматической мембраны

ся гладкой (элементарная мембрана). У некоторых одноклеточных организмов-эукариотов плазматическая мембрана также содержит реснички (микроворсинки), различные выпячивания, впячивания и выросты, переходящие в пузырьки. На внешней поверхности клеток животных обнаружены гликопротеиды как компоненты плазматической мембраны.

Предполагают, что поверхностные гликопротеиды обеспечивают адгезионную способность клеток в тканях, и, следовательно, слипание однотипных клеток. В мембранах эритроцитов содержится гликопротеид, получивший название гликофорина (м. м. 30 000). Этот гликопротеид состоит из 130 аминокислотных остатков и большого количества (60% всей молекулы) остатков сахара. Кроме того, в эритроцитарной мембране содержится белок спектрин, молекулы которого формируют скелет мембраны.

У клеток растений наружной структурой служит жесткая клеточная стенка, построенная из молекул целлюлозы, создающих очень прочные волокна, погруженные в матрикс из других полисахаридов и полимерного вещества лигнина. Клетки наружных слоев растений иногда покрыты очень тонким слоем восковидного вещества. На поверхности плазматических мембран имеются электрически заряженные группы, из-за которых поддерживается разность электрических потенциалов на мембранах. На поверхности плазматических мембран имеются также специфические рецепторы (участки распознания) для гормонов и других соединений. Кроме того, здесь же локализованы особые рецепторы, ответственные за индивидуальную тканевую совместимость. Считают, что рецепторные участки формируются гликопротеидами и ганглиозидами.

1.2.2. Органоиды клетки

Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум) – это сложная система мембран, пронизывающих цитоплазму. Мембраны, образующие стенки эндоплазматической сети, по структуре сходны с наружной клеточной мембраной. Существуют два типа эндоплазматической сети – гладкая (агранулярная) и шероховатая (гранулярная). На мембранах первого типа находятся ферменты жирового и углеводного обмена, т.е. на них происходит синтез липидов и углеводов. На мембранах второго типа располагаются мельчайшие зерныш-

ки – гранулы, называемые рибосомами, которые покрывают поверхность уплощенных мембранных мешочков (цистерн) эндоплазматической сети, придающих мембранам шероховатый вид, за что эта сеть и получила свое название. В рибосомах синтезируются белки, которые накапливаются в каналах и полостях эндоплазматической сети и затем по ним транспортируются к различным органоидам клетки. Внутренняя полость канальцев заполнена матриксом – бесструктурной жидкостью, содержащей продукты жизнедеятельности клетки. Синтезируемые на мембранах эндоплазматической сети белки, липиды и углеводы используются в обмене веществ, либо накапливаются в цитоплазме

качестве включений, либо выводятся наружу.

Рибосомы представляют собой округлые тельца, лишенные мембранной структуры и состоящие из рибонуклеиновой кислоты (РНК) и белков почти в равном соотношении. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц различной величины, соединенных между собой (Рис.2.). Субъединицы формируются в ядре в зоне ядрышка и затем поступают в цитоплазму, где осуществляется сборка рибосом.

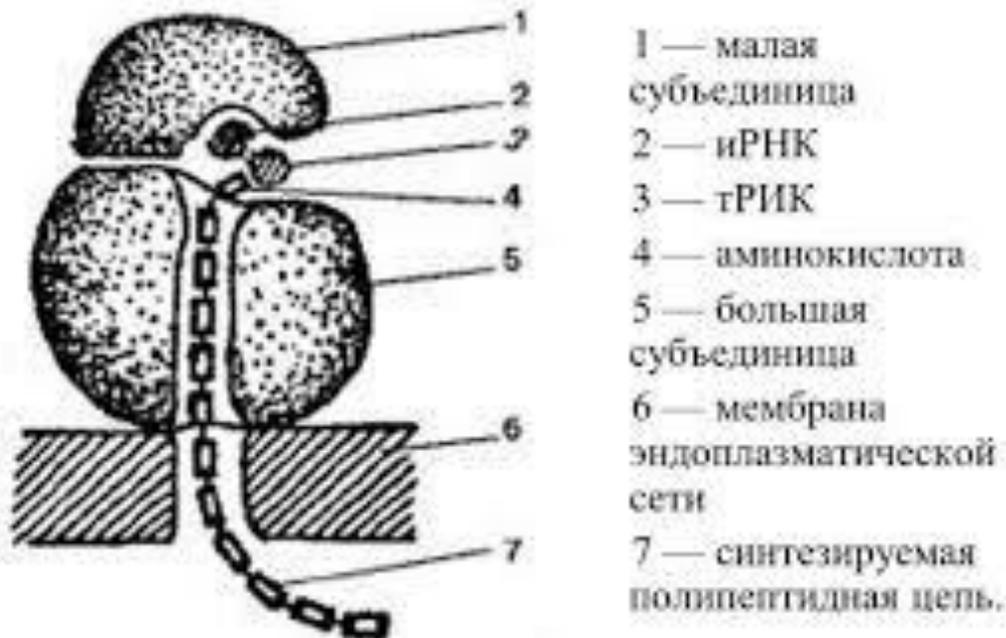


Рис. 2. Строение рибосом

В цитоплазме рибосомы могут располагаться свободно или быть прикрепленными к поверхности мембран эндоплазматической сети, а на мембране они

могут располагаться поодиночке или объединяться в комплексы – полирибосомы (полисомы). Основная функция рибосом – синтез белков.

Комплекс (аппарат) Гольджи состоит из диктиосом, представляющих собой стопки из 5–20 параллельных плоских мешочков – цистерн, ограниченных мембраной (Рис.3.). Синтезированные на мембранах эндоплазматической сети белки, полисахариды, жиры транспортируются к комплексу Гольджи, где они химически перерабатываются, уплотняются, а затем переходят в цитоплазму и либо используются самой клеткой, либо выводятся из нее. В растительных клетках комплекс Гольджи является центром синтеза, накопления и секреции полисахаридов клеточной стенки.

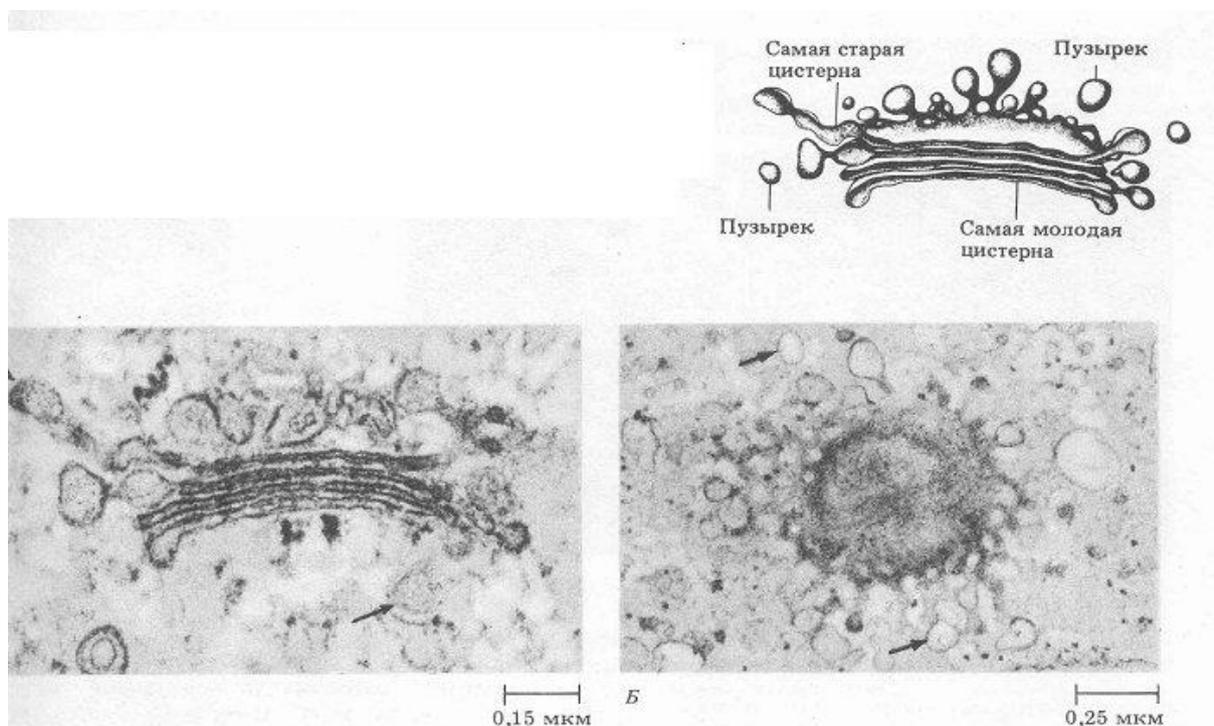


Рис. 3. Строение комплекса Гольджи

Митохондрии – микроскопические структуры разнообразной формы: от сферических зернышек до цилиндрических телец; могут иметь нитевидную форму. Митохондрии имеют двумембранное строение. Между наружной и внутренней мембранами находится бесструктурная жидкость – матрикс. В матриксе митохондрий содержатся кольцевые молекулы ДНК, специфические РНК и рибосомы, более мелкие, чем в цитоплазме. Здесь происходит автономный синтез белков, входящих во внутреннюю мембрану митохондрий, а также окисление и синтез жирных кислот.

Наружная мембрана гладкая, а внутренняя образует складки - кристы. На мембранах крист располагаются многочисленные окислительные ферменты, с помощью которых осуществляется синтез высокоэнергетического вещества – АТФ. Это происходит в результате кислородного этапа энергетического обмена (окислительное фосфорилирование). Следовательно, митохондрии можно назвать энергетическими центрами клетки.

Лизосомы – небольшие овальные тельца. Они окружены мембраной и заполнены густозернистым матриксом. Одна из особенностей функции лизосом – участие во внутриклеточном переваривании пищевых веществ. Лизосомы содержат пищеварительные (гидролитические) ферменты, которые могут расщеплять белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие вещества. Расщепление веществ с помощью ферментов называют лизисом, откуда и происходит название органоида (от греч. лизис – разложение, распад, растворение). Кроме того, лизосомы могут переваривать части самой клетки (автолиз) при их старении, в ходе эмбрионального развития, когда происходит замена зародышевых тканей на постоянные, в случае отмирания содержимого живой клетки, например, при формировании сосудов и трахеид у растений. Лизосомы могут участвовать в удалении целых клеток и межклеточного вещества: рассасывании хвоста у головастиков, образовании кости на месте хряща. Продукты лизиса выводятся через мембрану лизосомы в цитоплазму, где они включаются в состав новых молекул. При разрыве лизосомной мембраны ферменты поступают и переваривают ее содержимое, вызывая гибель клетки. Лизосомы образуются из эндоплазматической сети или из комплекса Гольджи.

Клеточный центр состоит из двух маленьких телец – центриолей. Это органоиды цилиндрической формы, расположенные под прямым углом друг к другу. Стенка центриоли построена из девяти триплетов микротрубочек. Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Клеточный центр играет важную роль в клеточном делении: предполагается, что от центриолей начинается рост веретена деления.

Ядро – важнейшая составная часть клетки. Это органоид, где хранится и воспроизводится наследственная информация. Кроме того, ядро является центром управления обменом веществ клетки, контро-

лирующим деятельность всех других органоидов. Поэтому с удалением ядра клетка прекращает свои функции и гибнет.

Ядро окружено оболочкой, которая состоит из двух мембран, разделенных бесструктурным содержимым (матриксом), сходным с матриксом каналов эндоплазматической сети. Поверхность наружной мембраны оболочки ядра покрыта рибосомами. Ядерная оболочка пронизана порами, на краях которых наружная мембрана переходит во внутреннюю (Рис.4.). Через поры происходит активный обмен молекулами между ядром и цитоплазмой, но при этом ядерная оболочка ограничивает ядерное содержимое от цитоплазмы. Это обеспечивает различия в химическом составе ядерного сока (кариоплазмы) и цитоплазмы.

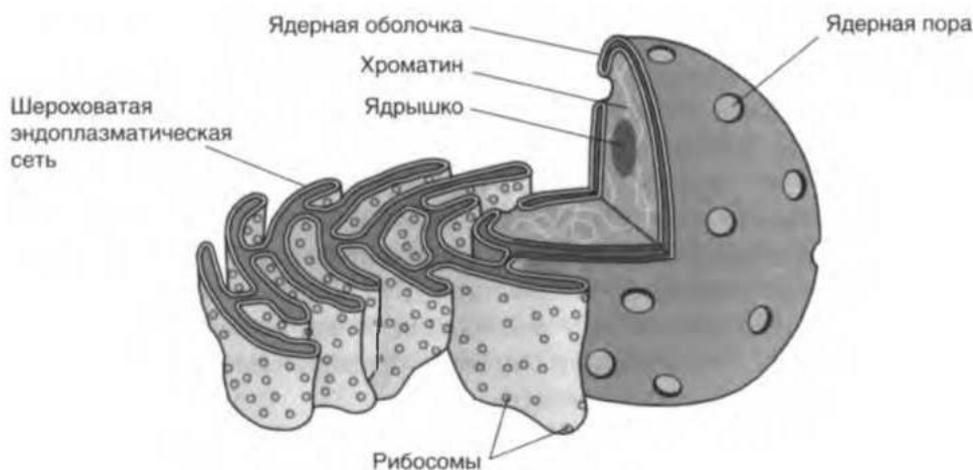


Рис. 4. Схема строения ядра

Хроматин ядра представляет собой глыбки, гранулы и сеть тонких длинных нитей. Основными структурными компонентами хроматина являются ДНК (30 – 45 %) и специальные белки, некоторые из которых (гистоны) образуют комплекс с ДНК и играют важную роль в ее упаковке. Хроматин представляет собой спирализованные (плотноупакованные) хромосомы (нити ДНК) – органоиды клеточного ядра, которые являются носителями генов и определяют наследственные свойства клеток и организмов. Хромосомы имеют форму палочек, нитей, петель. Каждая хромосома состоит из двух продольных копий – хроматид, скрепленных центромерой, – перетяжкой, к которой во время деления клетки (митоза) прикрепляются нити веретена деления. Центромера делит хромосому на два плеча. Число хромосом не является видоспецифическим признаком, однако характеристика

хромосомного набора в целом видоспецифична. Совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки называют кариотипом.

Число хромосом в кариотипе большинства видов живых организмов четное. Передача генетической информации хромосомами осуществляется только в деспирализованном (раскрученном) состоянии. В этом «разрыхленном» состоянии они обычно не видимы в световой микроскоп. В делящихся клетках все хромосомы сильно спирализуются, приобретают компактные размеры и форму и становятся заметными в световой микроскоп. После завершения деления клетки хромосомы деспирализуются и в образовавшихся ядрах снова становятся видимыми только тонкая сеть и мелкие гранулы хроматина.

Ядрышко – плотное округлое тельце внутри ядра. Ядрышко не окружено мембраной. В состав ядрышка входят сложные белки – рибонуклеопротеиды. Формируется ядрышко на определенных участках хромосом (ядрышковых организаторах), где находятся гены, кодирующие рибосомную РНК. Кроме накопления рРНК в ядрышке происходит формирование прерибосомных гранул – предшественников субъединиц рибосом, которые затем через поры в ядерной оболочке перемещаются в цитоплазму, где и заканчивается их объединение в рибосомы. Таким образом, ядрышки играют важнейшую роль в процессах, предшествующих биосинтезу белков клетки.

Ядерный сок (кариоплазма, кариолимфа) представляет собой бесструктурную массу, заполняющую промежутки между структурами ядра. В состав ядерного сока входят различные белки, в том числе большинство ферментов ядра. Основная функция ядерного сока – осуществление взаимосвязи ядерных структур (хроматина и ядрышка).

Кроме органоидов, свойственных всем клеткам, есть специальные структуры органеллы, выполняющие функцию движения. К ним относятся реснички и жгутики, представляющие собой миниатюрные выросты клеток в виде волосков, выполняющие функцию движения. Они широко распространены как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов. Среди простейших с помощью жгутиков перемещаются жгутиконосцы, а с помощью ресничек – инфузории. У многоклеточных животных и растений с помощью жгутиков передвигаются сперматозоиды и зооспоры. Целый ряд одноклеточных орга-

низмов (корненожек, слизевиков), а также некоторые клетки многоклеточных животных (лейкоцитов) движутся с помощью псевдоподий (ложноножек) – временных цитоплазматических выростов. Такой способ передвижения называется амебоидным. Псевдоподии возникают и втягиваются в различных местах клетки, поэтому ее форма при амебоидном движении постоянно меняется.

1.2.3. Особенности строения растительной клетки

В растительной клетке помимо органоидов, встречающихся и в животных клетках, есть органоиды, характерные исключительно для растительных клеток. Это особые органоиды – пластиды, в которых происходит первичный синтез органических веществ из минеральных.

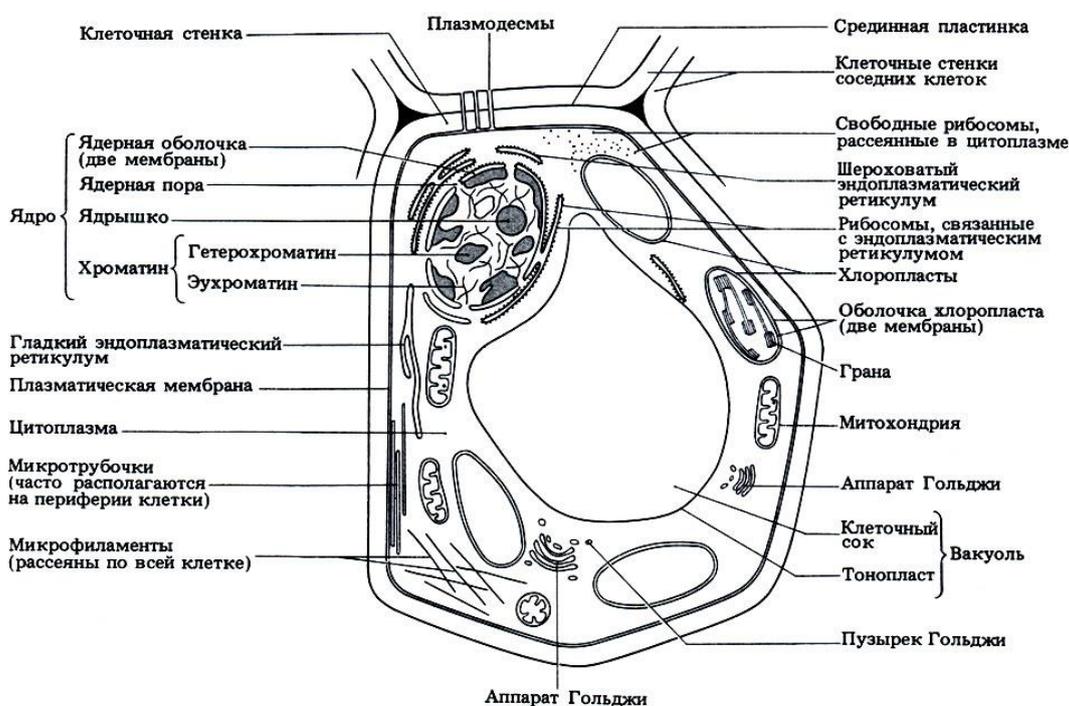


Рис. 5. Схема строения растительной клетки

Каждая пластида ограничена двумя элементарными мембранами. Для многих характерна сложная система внутренних мембран, погруженных в матрикс. Пластиды разнообразны по форме, размерам, строению, функции. Различают три вида пластид: лейкопласты – бесцветные пластиды, в которых происходит синтез и накопление запасных продуктов питания – в первую очередь крахмала, реже белков и жиров; хлоропласты – зеленые пластиды, содержащие зеленый пигмент хлорофилл и являющиеся органоидами фотосинтеза; хромопла-

сты, содержащие различные пигменты группы каротиноидов, придающие лепесткам и плодам яркую оранжевую и красную окраску.

Хлоропласт имеет гладкую наружную мембрану, внутренняя мембрана образует выросты, похожие на диски – тилакоиды, которые складываются «стопками», образуя граны. Внутреннее содержимое хлоропластов заполнено стромой (Рис.6.). Хлоропласты, так же, как и митохондрии, являются полуавтономными органоидами, так как содержат собственные кольцевые молекулы ДНК и прокариотические рибосомы, соответственно они способны самостоятельно размножаться и синтезировать часть белков.

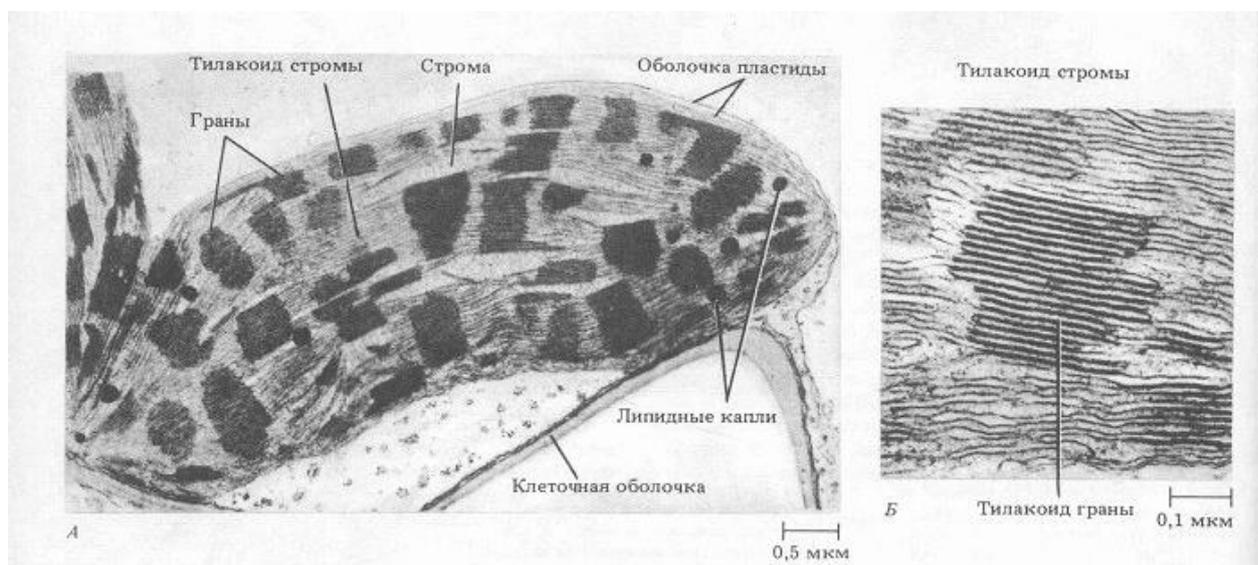


Рис. 6. Электронная микрофотография хлоропласта

Все три группы пластид связаны общим происхождением от пропластид в клетках образовательных тканей. Возможны взаимные превращения пластид друг в друга. Пример превращения хлоропластов в хромопласты: при старении листьев и стеблей, созревании плодов хлоропласты вследствие разрушения хлорофилла утрачивают зеленую окраску и превращаются в хромопласты. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты, реже в хромопласты. Обычно в клетке встречается только один из указанных трех пластидов.

Помимо наличия клеточной стенки и пластид структура растительной клетки отличается особой системой вакуолей.

Вакуоли – это полости в цитоплазме, ограниченные мембраной и заполненные жидкостью. Они встречаются не только в раститель-

ных клетках: в цитоплазме простейших находятся пищеварительные и сократительные вакуоли, в клетках многоклеточных животных имеются пищеварительные и аутофагирующие (участвующие в переваривании частей самой клетки) вакуоли. У растений вакуоли являются производными эндоплазматической сети, окружены полупроницаемой мембраной – тонопластом и образуют развитую систему, называемую вакуумом (Рис.5.). В молодой клетке эта система представлена канальцами и пузырьками, которые по мере роста клетки увеличиваются и сливаются в одну большую вакуоль, занимающую 70 –95 % объема зрелой клетки. Вакуоли растительной клетки заполнены клеточным соком – водянистой жидкостью, содержащей в растворенном виде белки, углеводы, различные соли. Осмотическое давление, создаваемое веществами, растворенными в клеточном соке вакуолей, приводит к тому, что в клетку поступает вода, которая обуславливает тургор – напряженное состояние клеточной оболочки. Благодаря тургору ткани обладают упругостью, сохраняется вертикальное положение стеблей, обеспечивается прочность растений к различным нагрузкам.

Контрольные вопросы

1. На чем основано современное деление клеточной организации на два уровня?
2. Какие функции выполняет наружная цитоплазматическая мембрана?
3. Какие органоиды входят в состав системы цитоплазмы?
4. Каковы строение и функции эндоплазматической сети?
5. Каковы строение и функции митохондрий?

1.3. Химическая организация клетки

Клетки всех организмов сходны по своему химическому составу, что служит доказательством единства живой природы. Вместе с тем нет ни одного химического элемента, содержащегося в живых организмах, который не был бы найден в неживой природе. Это одно из доказательств общности живой и неживой природы. Однако соотношение химических элементов в живой и неживой материи различно. В состав клетки входит более 70 химических элементов периодиче-

ской системы Д. И. Менделеева, некоторые из которых представлены ниже.

Таблица 2

Элементы, входящие в состав клетки, %

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

Химические элементы в зависимости от содержания их в живом организме подразделяют на *макроэлементы* и *микроэлементы*. Поскольку кислород, углерод, водород, азот, магний, натрий, кальций, железо, калий, сера, фосфор и хлор встречаются в клетках в большом количестве, их часто называют макроэлементами. Среди них кислород, углерод, водород и азот – группа элементов, которыми живые существа богаче всего (около 98 % массы клетки). Другие 8 элементов этой группы представлены десятными и сотыми долями процента. Их общая масса – около 1,9 % и каждый из них выполняет важную

функцию в клетке. К микроэлементам относят элементы, которых в живой клетке очень мало (около 0,02 % массы клетки), но и они совершенно необходимы для ее нормального функционирования.

В живых организмах все эти элементы входят в состав неорганических и органических соединений, которые и образуют живую материю. В основном клетки живых существ построены из органических веществ.

Неорганические соединения существуют и в неживой природе, в то время как органические соединения характерны только для живых организмов и продуктов их жизнедеятельности. В этом заключается главное различие между живой и неживой природой. Соотношение воды, органических и неорганических веществ в клетке (%) распределяется следующим образом: вода – 70 – 85; белки – 10 – 20; жиры – 1 – 5; углеводы – 0,2–2,0; нуклеиновые кислоты – 1 – 2; АТФ и другие низкомолекулярные органические вещества – 0,1–0,5; неорганические вещества (кроме воды) – 1–1,5.

1.3.1. Органические и неорганические вещества, входящие в состав клетки

Органические вещества называют углеродсодержащими соединениями, потому что в их состав входят атомы углерода. Молекулы их часто называют биологическими молекулами. Органические вещества, входящие в состав клетки, – это белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и другие соединения, которых нет в неживой природе. Большое значение в жизнедеятельности клетки имеет вода. В среднем в многоклеточном организме вода составляет около 80 % массы тела. Прежде всего она является растворителем. В качестве растворителя вода обеспечивает приток веществ в клетку и удаление из нее продуктов жизнедеятельности, поскольку большинство химических соединений может проникнуть через наружную клеточную мембрану только в растворенном виде. Вода играет важную роль во многих реакциях, происходящих в организме. Например, в реакциях гидролиза, при которых высокомолекулярные органические вещества (белки, жиры, углеводы) расщепляются благодаря присоединению к ним воды. С помощью воды обеспечивается процесс переноса необходимых веществ от одной части организма к другой. Чем выше биохимическая активность клетки или ткани, тем выше содер-

жание в них воды. Велика ее роль и в терморегуляции клетки и организма в целом. Вода обладает хорошей теплопроводностью и большой теплоемкостью, поэтому температура внутри клетки остается неизменной или ее колебания оказываются значительно меньшими, чем в окружающей клетку среде. Другие неорганические вещества – соли – находятся в клетке в виде анионов и катионов в растворах и в виде соединений с органическими веществами. 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.

1.3.2. Функции углеводов и липидов в клетке

Углеводы (сахара) встречаются как в животных, так и растительных клетках, причем в растительных клетках их значительно больше. Углеводы являются соединениями углерода, водорода и кислорода. Различают полисахариды – крахмал, гликоген, целлюлоза, хитин; дисахариды – мальтоза, лактоза, сахароза и простые сахара – моносахариды – рибоза, дезоксирибоза, глюкоза, фруктоза, галактоза. Из двух молекул моносахарида образуется одна молекула дисахариды. Полисахариды – сложные углеводы, образованные из многих молекул моносахарида. Главными углеводами клеток являются глюкоза, гликоген (у животных), целлюлоза (клетчатка) и крахмал (у растений). Некоторые углеводные полимеры служат опорным материалом жестких клеточных стенок (целлюлоза, хитин) или выполняют функции цементирующего материала в межклеточном пространстве (пектины, мукополисахариды). Кроме того, углеводы служат своеобразным «топливом» в живой клетке: окисляясь, они высвобождают химическую энергию, которая расходуется клеткой на процессы жизнедеятельности.

Липиды – также обязательные компоненты любой живой клетки. Большинство липидов – производные высших жирных кислот, спиртов или альдегидов. Простые липиды включают вещества, молекулы которых состоят только из остатков жирных кислот (или альдегидов) и спиртов. Именно этим кислотным остаткам липиды обязаны

своим важным биологическим свойством – крайне малой растворимостью в воде. Этим же определяется и их роль в биологических мембранах клетки. Будучи одним из основных компонентов биологических мембран, липиды влияют на проницаемость клеток. Средний, липидный, слой мембран препятствует свободному перемещению воды из клетки и в клетку. Самые распространенные из липидов – жиры и воски. Жиры представляют собой эфиры трехатомного спирта глицерина и жирных кислот. Содержание жиров в клетках составляет 5–15 % сухой массы, а в клетках жировой ткани – до 90 %. Жиры используются клеткой как источник энергии: калорийность липидов выше энергетической ценности углеводов. Жиры служат источником воды, которая выделяется при их окислении; они плохо проводят тепло и могут поэтому выполнять функцию теплоизоляции. Подкожный жир играет важную теплоизоляционную роль у животных, особенно у водных млекопитающих. У животных, впадающих зимой в спячку, жиры обеспечивают организм необходимой энергией. Они составляют запас питательных веществ в семенах и плодах растений. Воски обладают водоотталкивающими свойствами и приобретают пластичность при незначительном нагревании. Воск используется у растений и животных в качестве защитного покрытия. Из воска пчелы строят соты.

1.3.3. Строение белков и их функции

Белки – основная составная часть любой живой клетки. На их долю приходится 50–80 % сухой массы клетки. Белки – это полимеры, их составными единицами (мономерами) являются *аминокислоты*. Всего известно 20 различных аминокислот, входящих в состав белков; каждая из них имеет карбоксильную группу (COOH), аминогруппу (NH₂) и радикал (R). Различаются они только радикалами, которые крайне разнообразны по структуре. Аминогруппа придает аминокислоте щелочные свойства, карбоксил – кислотные; этим определяются амфотерные свойства аминокислот.

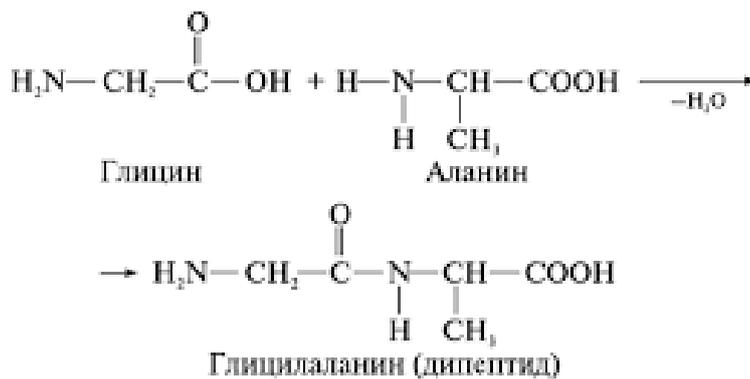


Рис. 7. Образование белка из аминокислот

Каждая аминокислота может соединиться с другой посредством пептидных связей (–CO – NH–), в которых углерод карбоксильной группы одной аминокислоты соединяется с азотом аминогруппы последующей аминокислоты. При этом от аминогруппы отделяется ион H⁺, а от карбоксила – радикал OH с образованием молекулы воды (Рис.7.). Соединение, состоящее из двух или большего числа аминокислотных остатков, называется *полипептидом*. В нем между мономерами существуют самые прочные ковалентные связи. В молекуле того или иного белка одни аминокислоты могут многократно повторяться, а другие совсем отсутствовать. Общее число аминокислот, составляющих одну молекулу белка, иногда достигает нескольких сот тысяч. В результате молекула белка представляет собой макромолекулу, т. е. молекулу с очень большой молекулярной массой.

Молекулярная масса белков огромна. Например, у белка яйца – яичного альбумина – она составляет 36000, у гемоглобина – 65 000, у сократительного белка мышц (актомиозина) – 1 500 000, в то время как молекулярная масса углевода глюкозы равна 180. Специфические биологические функции белков зависят от их пространственной конфигурации, нарушение которой ведет к потере биологической активности.

У белков имеется четыре уровня структурной организации (Рис.8.). Последовательность аминокислот в полипептидной цепи определяет первичную структуру молекулы белка, от которой, в свою очередь, зависят последующие уровни пространственной организации и биологические свойства белка. Химические и физиологические свойства белков определяются не только тем, какие аминокислоты входят в их состав, но и тем, какое место в длинной цепочке белковой

молекулы занимает каждая из аминокислот. Так достигается огромное разнообразие *первичной структуры* белковой молекулы. Следующий уровень организации белка – *вторичная структура*. Она имеет вид спирали. Между изгибами спирали возникают водородные связи, которые слабее ковалентных, но повторенные многократно они со-

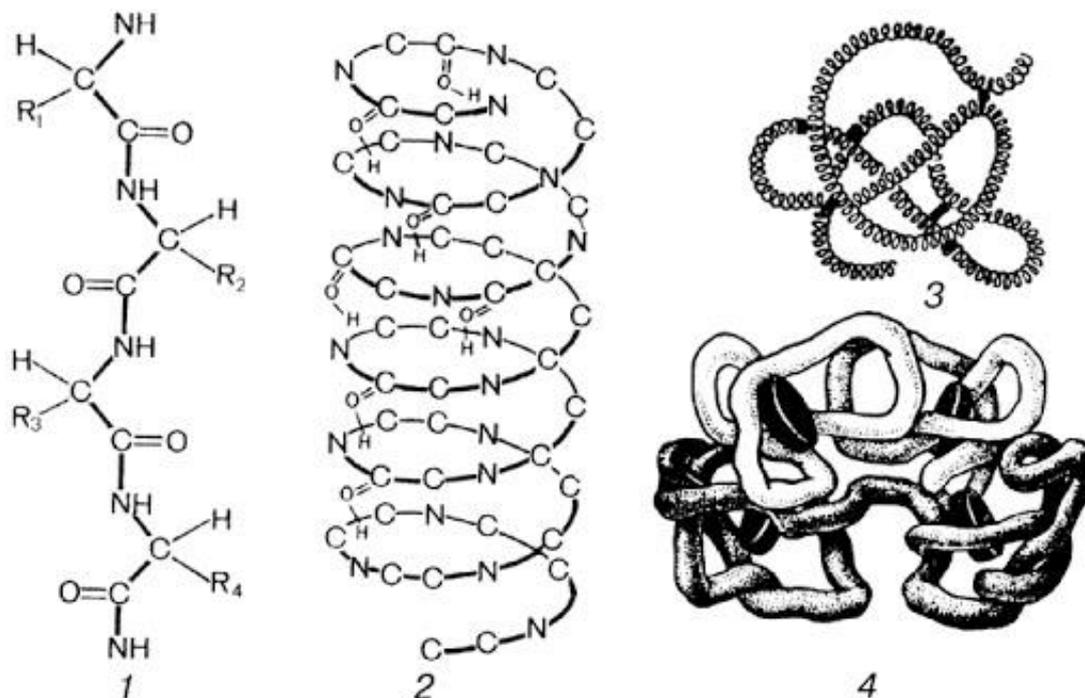


Рис. 8. Структуры белковой молекулы

здают довольно прочное сцепление. *Третичная структура* достигается тем, что спирализованная молекула белка еще многократно и закономерно сворачивается, образуя компактный шарик, в котором звенья спирали соединяются еще более слабыми бисульфидными связями ($-S-S-$). Объединяясь в агрегаты постоянного состава, молекулы белка могут образовывать *четвертичную структуру* (например, гемоглобин).

Под влиянием термических, химических и других факторов в белке нарушаются бисульфидные и водородные связи, что приводит к нарушению сложной структуры – денатурации. При денатурации молекула разворачивается и теряет способность выполнять свою обычную биологическую функцию. Если в результате воздействия стрессовых факторов, первичная структура белка оказалась неизменной, то может произойти обратный процесс – восстановление структуры и функций белка – ренатурация. В таком случае говорят о неполной де-

натурации. Если же первичная структура белка оказалась разрушена, ренатурация невозможна, то есть денатурация была полной.

Белки выполняют в клетке чрезвычайно разнообразные функции (Таблица 3). На первом месте стоит каталитическая функция. Все биологические реакции в клетке протекают при участии особых биологических катализаторов – *ферментов*, а любой фермент – белок. Ферменты локализованы во всех органоидах клеток и не только направляют ход различных реакций, но и ускоряют их в десятки и сотни тысяч раз. Каждую химическую реакцию обуславливает свой биокатализатор. В цитоплазме клетки осуществляется очень много всевозможных реакций, столь же много и биокатализаторов, контролирующих ход этих реакций. Так, распад крахмала и превращение его в сахар (мальтозу) вызывает фермент дисахараза, тростниковый сахар расщепляет только фермент инвертаза. Многие ферменты уже давно применяют в медицинской и пищевой (хлебопечение, пивоварение и др.) промышленности.

Одна из важнейших функций белков – строительная (структурная). Белки входят в состав всех клеточных мембран и органоидов клетки, а также внеклеточных структур. В соединении с ДНК белок составляет тело хромосом, а в соединении с РНК – рибосом. Растворы низкомолекулярных белков входят в состав жидких фракций клеток.

Двигательная (сократительная) функция белка состоит в том, что все виды двигательных реакций клетки выполняются особыми сократительными белками, которые обуславливают сокращение мускулатуры животных, движение жгутиков и ресничек у простейших, перемещение хромосом при делении клетки, движение растений.

Транспортная функция белков выражается в способности специфических белков крови обратимо соединяться с органическими и неорганическими веществами и доставлять их в разные органы и ткани. Так, гемоглобин соединяется с кислородом и диоксидом углерода; сывороточный белок альбумин связывает и переносит вещества липидного характера, гормоны и др. Белки выполняют и защитную функцию. В организме в ответ на проникновение в него чужеродных веществ вырабатываются антитела, интерфероны, иммуноглобулины – особые белки, которые связывают и обезвреживают несвойственные организму вещества (антигены) – это защитная функция.

Белки служат и одним из источников энергии в клетке, т. е. выполняют энергетическую функцию. Расщепляясь в клетке до аминокислот и далее до конечных продуктов распада – диоксида углерода, воды и азотосодержащих веществ, они выделяют энергию, необходимую для многих жизненных процессов в клетке.

Таблица 3

Некоторые белки человека и животных и их функции

Тип белка	Функция
<i>Структурные белки:</i>	
Гликопротеиды	Образуют клеточные стенки
Белки мембран	Образуют мембраны
Белки вирусного капсида	Образуют вирусный капсид
Коллаген	Образуют фиброзную соединительную ткань
Эластин	Связки
Кератин	Кожа, перья, ногти, копыта
Ферменты	Катализируют реакции синтеза и распада
<i>Гормоны:</i>	
Инсулин	Регулирует обмен глюкозы
Аденокортикотропный	Регулирует синтез кортикостероидов
Гормон роста	Стимулирует рост костей
<i>Двигательные белки:</i>	
Миозин	Нити в миофибриллах
Актин	Движущиеся нити в миофибриллах
Дипеин	Движение жгутиков и ресничек простейших
<i>Транспортные белки:</i>	

Гемоглобин	Переносит кислород (позвоночные)
Гемоцианин	Переносит кислород (беспозвоночные)
Миоглобин	Переносит кислород в мышцах
<i>Защитные белки:</i>	
Антитела	Контролируют чужеродные белки
Комплемент	Комплексируются с антителом + антигеном
Фибриноген	Предшественник фибрина
Тромбин	Фактор свертываемости крови
<i>Токсины:</i>	
Ботулистический токсин	Пищевые отравления
Змеиный яд	Гидролиз фосфоглицеридов
Рицин	Токсический белок клещевины

1.3.4. Нуклеиновые кислоты и их роль в клетке

Нуклеиновые кислоты

— это высокомолекулярные органические соединения. Впервые они были обнаружены в ядрах клеток, отсюда и получили соответствующее название (нуклеус – ядро). Значение нуклеиновых кислот в клетке очень велико. Они хранят и передают наследственную информацию. Существует два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК). ДНК образуется и содержится преимущественно в ядре клетки, РНК, возникшая в ядре, выполняет свои функции в цитоплазме и ядре.

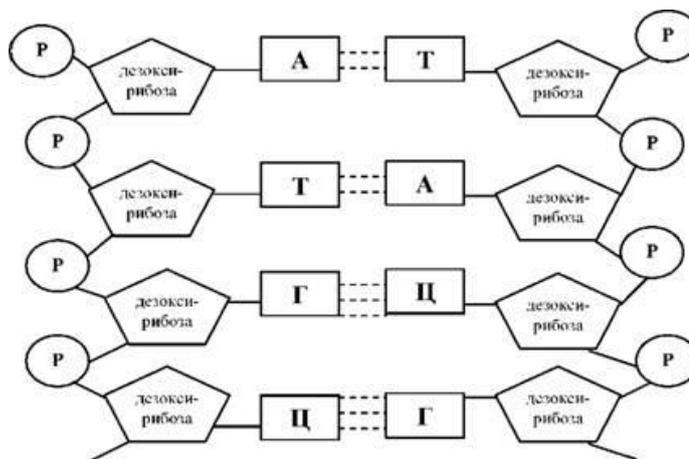


Рис. 9. Строение ДНК

Нуклеиновые кислоты – это полимеры, построенные из огромного числа мономерных единиц, называемых *нуклеотидами*. Каждый нуклеотид – химическое соединение, состоящее из азотистого основания, пятиуглеродного сахара (пентозы) и остатка фосфорной кислоты. Последний и определяет принадлежность нуклеиновых к классу кислот. Два типа нуклеиновых кислот выделяют, исходя из разных видов пентозы, присутствующей в нуклеотиде: рибонуклеиновые кислоты (РНК) содержат рибозу, а дезоксирибонуклеиновые (ДНК) – дезоксирибозу. В обоих типах нуклеиновых кислот содержатся азотистые основания четырех разных видов: аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) и тимин (Т), а в РНК вместо тимина – урацил.

Молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, свитых вместе вокруг одной продольной оси, в результате чего образуется *двойная спираль*. 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 их последовательность в другой. Строгое соответствие нуклеотидов друг другу в парных цепочках молекулы ДНК получило название комплементарное. В полинуклеотидной цепочке соседние нуклеотиды связаны между собой через сахар (дезоксирибозу) и остаток фосфорной кислоты. В молекуле ДНК последовательно соединены многие тысячи нуклеотидов, молекулярная масса этого соединения достигает десятков и сотен миллионов.

Роль ДНК заключается в хранении, воспроизведении и передаче из поколения в поколение наследственной информации. ДНК несет в себе закодированную информацию о последовательности аминокислот в белках, синтезируемых клеткой.

Клетка обладает необходимым механизмом синтеза ДНК. Процесс самоудвоения, или репликации (редупликации, ауторепликации), идет поэтапно: сначала под действием специального фермента разрываются водородные связи между азотистыми основаниями, затем в результате этого исходная двойная цепочка молекулы ДНК постепенно распадается на две одинарные. Одна нить ДНК отходит от другой, затем каждая из них синтезирует новую путем присоединения свободных комплементарных нуклеотидов, находящихся в цитоплазме (аденин к тимину, гуанин к цитозину). Так восстанавливается двойная

цепь ДНК – точная копия «материнской» молекулы ДНК. Но теперь таких двойных молекул уже две (Рис.10).

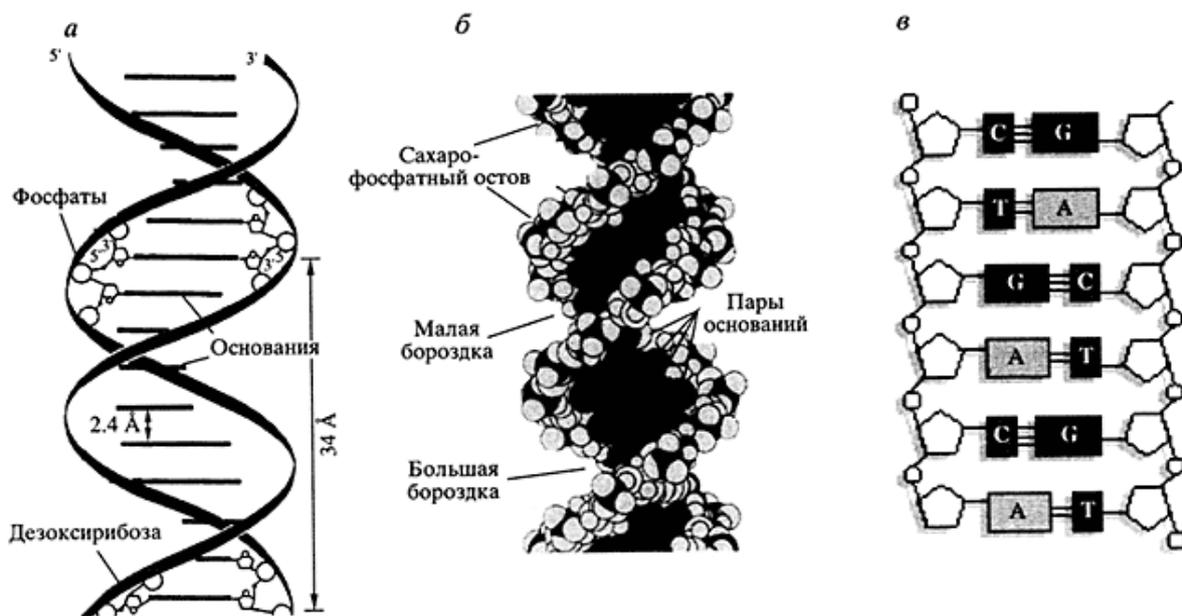


Рис. 10. Структура ДНК

Поэтому синтез ДНК и получил название репликации (удвоения): каждая молекула ДНК как бы сама себя удваивает. Иными словами, каждая нить ДНК служит матрицей, а ее удвоение называется матричным синтезом. В живых клетках в результате удвоения новые молекулы ДНК имеют ту же структуру, что и первоначальные: одна нить была исходной, а вторая собрана заново. В связи с этим в дочерних клетках сохраняется та же наследственная информация. В этом заключается глубокий биологический смысл, потому что нарушение структуры ДНК сделало бы невозможными сохранение и передачу по наследству генетической информации, обеспечивающей развитие присущих организму признаков. Молекулярная структура РНК близка к таковой ДНК. Но РНК в отличие от ДНК в большинстве случаев бывает одноцепочечной.

В состав молекулы РНК входят также 4 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. Существует несколько форм РНК. Названия их связаны с выполняемыми функциями или расположением в клетке. В рибосомах содержится рибосомальная РНК (рРНК). Молекулы рРНК относительно невелики и состоят из 3 – 5 тыс. нуклеотидов. Информационные (иРНК), или матричные (мРНК) РНК переносят информацию о последовательности нуклеотидов в ДНК, хранящуюся в ядре, к месту синтеза белка. Размер этих РНК зависит от длины участка ДНК, на котором они были синтезированы.

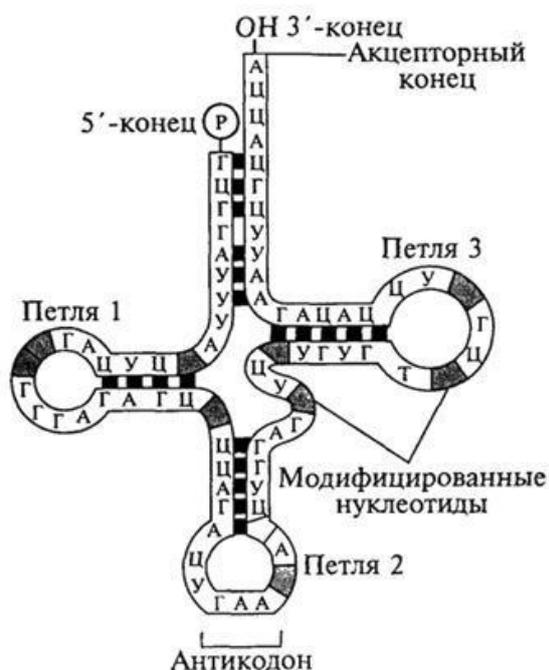


Рис. 11. Транспортная РНК

Молекулы мРНК могут состоять из 300 – 30000 нуклеотидов. Молекулы транспортных РНК (тРНК) самые короткие и состоят из 76 – 85 нуклеотидов.

Транспортные РНК доставляют аминокислоты к месту синтеза белка (Рис.11.), причем каждая аминокислота имеет свою тРНК. Все виды РНК синтезируются в ядре клетки по тому же принципу комплементарное™ 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 выполняет одну из важнейших функций – накопителя энергии. Это нуклеотид, состоящий из азотистого основания аденина, сахара рибозы и трех остатков 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, обеспечивая процессы жизнедеятельности и синтеза органических ве-

ществ. Отрыв одной молекулы фосфорной кислоты сопровождается выделением около 40 кДж энергии.

При этом АТФ переходит в аденозиндифосфат (АДФ), при дальнейшем отщеплении остатка фосфорной кислоты от АДФ образуется аденозинмонофосфат (АМФ). Следовательно, АТФ – главное макроэргическое соединение клетки, используемое для осуществления различных процессов, на которые затрачивается энергия.

Контрольные вопросы

1. Какие химические элементы входят в состав клетки?
2. Какие неорганические вещества входят в состав клетки?
3. В чем заключается значение воды для жизнедеятельности клетки?
4. Какие органические вещества входят в состав клетки?
5. Назовите функции белков.
6. Чем отличается строение молекул ДНК и РНК?

1.4. Обмен веществ и превращение энергии в клетке

В клетках постоянно осуществляются обмен веществ (метаболизм) – многообразные химические превращения, обеспечивающие их рост, жизнедеятельность, постоянный контакт и обмен с окружающей средой. Благодаря обмену веществ белки, жиры, углеводы и другие вещества, входящие в состав клетки, непрерывно расщепляются и синтезируются. Реакции, составляющие эти процессы, происходят с помощью специальных ферментов в определенном органоиде клетки и характеризуются высокой организованностью и упорядоченностью. Благодаря этому в клетках достигается относительное постоянство состава, образование, разрушение и обновление клеточных структур и межклеточного вещества.

Обмен веществ неразрывно связан с процессами превращения энергии. В результате химических превращений потенциальная энергия химических связей преобразуется в другие виды энергии, используемой на синтез новых соединений, для поддержания структуры и функции клеток и т.д. Обмен веществ складывается из двух взаимосвязанных, одновременно протекающих в организме процессов – пластического и энергетического обменов.

Пластический обмен (анаболизм, ассимиляция) – совокупность всех реакций биологического синтеза. Эти вещества идут на построе-

ние органоидов клетки и создание новых клеток при делении. Пластический обмен всегда сопровождается поглощением энергии. *Энергетический обмен* (катаболизм, диссимиляция) – совокупность реакций расщепления сложных высокомолекулярных органических веществ – белков, нуклеиновых кислот, жиров, углеводов на более простые, низкомолекулярные. При этом выделяется энергия, заключенная в химических связях крупных органических молекул. Освобожденная энергия запасается в форме богатых энергией фосфатных связей АТФ.

Реакции пластического и энергетического обменов взаимосвязаны и в своем единстве составляют обмен веществ и превращение энергии в каждой клетке и в организме в целом

1.4.1. Автотрофные и гетеротрофные организмы

По способу получения энергии все организмы делятся на две группы: автотрофные и гетеротрофные.

Автотрофные организмы (автотрофы) – это организмы, синтезирующие из неорганических соединений органические вещества с использованием энергии солнца (фототрофы) или энергии, освобождающейся при химических реакциях (хемотрофы). К автотрофным организмам относятся наземные зеленые растения, водоросли, фототрофные бактерии, источником энергии для которых является свет, а также некоторые бактерии, использующие окисление неорганических веществ, например, серобактерии, железобактерии. Автотрофы – единственные создатели первичных веществ – основной массы органического вещества в биосфере и главные накопители энергии. Созданные ими вещества – основа для большинства химических превращений, источник всей жизни на Земле, что определяет существование всех других организмов.

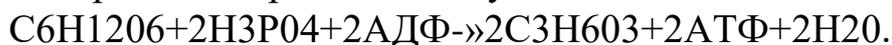
Гетеротрофные организмы (гетеротрофы) – организмы, не способные синтезировать органические соединения из неорганических, а потому использующие в виде пищи уже готовые органические вещества, созданные автотрофами. К гетеротрофам относятся все животные, грибы, большинство бактерий, а также бесхлорофилльные наземные растения и водоросли. Гетеротрофные организмы вместе с автотрофами составляют единую биологическую систему, связанную пищевыми отношениями.

1.4.2. Энергетический обмен

Процессом, противоположным синтезу, является *диссимиляция* – совокупность реакций расщепления. В результате диссимиляции освобождается энергия, заключенная в химических связях пищевых веществ. Эта энергия используется клеткой для осуществления различной работы, в том числе и ассимиляции. При расщеплении пищевых веществ энергия выделяется поэтапно при участии ряда ферментов. В энергетическом обмене обычно выделяют три этапа.

Первый этап – подготовительный. На этом этапе сложные высокомолекулярные органические соединения расщепляются ферментативно, путем гидролиза, до более простых соединений – мономеров, из которых они состоят: белки – до аминокислот, углеводы – до моносахаридов (глюкозы), нуклеиновые кислоты – до нуклеотидов и т.д. На данном этапе выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде теплоты.

Второй этап – бескислородный, или анаэробный. Он называется также анаэробным дыханием (гликолизом) или брожением. Гликолиз происходит в клетках животных. Он характеризуется ступенчатостью, участием более десятка различных ферментов и образованием большого числа промежуточных продуктов. Например, в мышцах в результате анаэробного дыхания шестиуглеродная молекула глюкозы распадается на 2 молекулы пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$), которые затем восстанавливаются в молочную кислоту ($C_3H_6O_3$). В этом процессе принимают участие фосфорная кислота и АДФ. Суммарное выражение процесса следующее:



В ходе расщепления выделяется около 200 кДж энергии. Часть этой энергии (около 80 кДж) расходуется на синтез двух молекул АТФ, благодаря чему 40% энергии сохраняется в виде химической связи в молекуле АТФ. Оставшиеся 120 кДж энергии (более 60 %) рассеиваются в виде теплоты. Процесс этот малоэффективный.

При спиртовом брожении из одной молекулы глюкозы в результате многоступенчатого процесса в конечном счете образуются две молекулы этилового спирта, две молекулы CO_2
 $C_6H_{12}O_6 + 2H_3PO_4 + 2АДФ \rightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2 + 2АТФ + 2H_2O.$ В этом процессе выход энергии (АТФ) такой же, как и при гликолизе. Процесс брожения – источник энергии для анаэробных организмов. **Тре-**

тый этап – кислородный, или аэробное дыхание, или кислородное расщепление. На этой стадии энергетического обмена происходит последующее расщепление образовавшихся на предыдущем этапе органических веществ путем окисления их кислородом воздуха до простых неорганических, являющихся конечными продуктами – CO_2 и H_2O . Кислородное дыхание сопровождается выделением большого количества энергии (около 2600 кДж) и аккумуляцией ее в молекулах АТФ. В суммарном виде уравнение аэробного дыхания выглядит так: $2\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3 + 6\text{O}_2 + 36\text{АДФ} \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + 36\text{АТФ} + 36\text{H}_2\text{O}$. Таким образом, при окислении двух молекул молочной кислоты за счет выделенной энергии образуется 36 энергоемких молекул АТФ. Следовательно, основную роль в обеспечении клетки энергией играет аэробное дыхание.

1.4.3. Фотосинтез. Хемосинтез

Слово «фотосинтез» буквально означает соединение, создание под действием света. Фотосинтез – это образование клетками высших растений, водорослей и некоторыми бактериями органических веществ из воды и углекислого газа при участии энергии света. С помощью хлорофилла (или других пигментов), содержащегося в хлоропластах и хроматофорах, они осуществляют преобразование световой энергии в энергию химических связей. Это сложный, многоступенчатый процесс, протекающий с участием многих ферментов. Различают световую и темновую фазы фотосинтеза.

В *световую фазу* реакции происходят в мембранах хлоропластов на свету. Кванты света – фотоны – взаимодействуют с молекулами хлорофилла, переводя некоторые его электроны со стабильного энергетического уровня на более высокий. Так возникают возбужденные светом электроны (\dot{e}), а сами молекулы на очень короткое время переходят в более богатое энергией «возбужденное» состояние. Возбужденные светом электроны способны отрываться от молекул хлорофилла и попадать на молекулы веществ – переносчиков электронов.

Перемещаясь по замкнутой цепи сложных органических соединений, электроны возвращаются на свой основной уровень, но отдав энергию, расходуемую на синтез АТФ и иных молекул – носителей энергии. АТФ синтезируется с использованием энергии света из АДФ и фосфата без участия кислорода (фотосинтетическое фосфори-

лирование). Это очень эффективный процесс: в хлоропластах образуется в 30 раз больше АТФ, чем в митохондриях тех же растений с участием кислорода.

Одновременно происходит фотолиз воды – процесс разложения воды под влиянием света. В клетках листа и в межклетниках всегда есть некоторое количество ионов H^+ и OH^- , образующихся в результате диссоциации воды, происходящей под влиянием света. Некоторые возвращающиеся на свой стабильный уровень электроны захватываются ионами водорода и превращаются в атомы: $H^+ + e^- = H$. Атомы водорода присоединяются к находящемуся в клетке органическому веществу НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат), переводя его в восстановленное состояние –НАДФН₂. Ионы гидроксила (OH^-), потеряв свой противоион, отдают электроны молекулам других веществ и превращаются в свободные радикалы OH ($OH-e^- = OH$). Радикалы OH активны и взаимодействуют друг с другом, в результате чего образуется перекись водорода (H_2O_2) – нестойкое соединение, на свету разлагающееся на воду и атомарный кислород. Атомы кислорода соединяются в молекулы кислорода. Свободный кислород частично используется для внутриклеточного дыхания, но значительно большая его часть выделяется во внешнюю среду через устьица листа.

Следовательно, источником молекулярного кислорода, образующегося в процессе фотосинтеза и выделяющегося в атмосферу, является фотолиз воды. Таким образом, синтез АТФ, фотолиз воды и восстановление НАДФ до НАДФ • H_2 составляют световую фазу процесса фотосинтеза. Энергия квантов света превращается в химическую энергию макроэргических связей АТФ и НАДФН₂. Таким путем накапливается энергия, необходимая для процессов, происходящих в темновой фазе фотосинтеза.

В комплексе химических реакций *темновой фазы*, для течения которой свет не нужен, ключевое место занимает процесс карбоксилирования диоксида углерода и образование органических веществ, происходящее за счет энергии, накопленной в химических связях АТФ и НАДФН₂ в световой фазе. Восстановленные молекулы НАДФН₂ участвуют в карбоксилировании CO_2 , поступающего через устьица из воздуха. При этом CO_2 , соединяясь с водородом, образует карбоксильные группы $COOH$. Из них (с поглощением энергии) получается первичное органическое вещество (например, $C_6H_{12}O_6$ – глюко-

за). Все эти ферментативные реакции завершаются получением фосфоглицериновой кислоты (ФГК), которая восстанавливается, присоединяя атомы водорода, в фосфоглицериновый альдегид (ФГА). При участии ферментов ФГА образует глюкозу, превращающуюся в первичный крахмал. Днем крахмал накапливается в хлорофилловых зернах, а ночью при действии фермента диастазы первичный крахмал переходит в сахар, который оттекает по проводящим путям из листьев в корень, стебель, плоды, семена и здесь откладывается в виде запасного питательного вещества – вторичного крахмала. В процессе фотосинтеза кроме углеводов образуются также и другие органические вещества. Так энергия солнечного света преобразуется в энергию химических связей сложных органических соединений.

Хемосинтез. Некоторые бактерии, лишённые хлорофилла, тоже способны к синтезу органических соединений, при этом они используют энергию, извлечённую в ходе химических реакций, окисления неорганических соединений (аммиака, сероводорода), идущих с выделением тепла. Преобразование энергии химических реакций в химическую энергию синтезируемых органических соединений называется хемосинтезом. К группе автотрофов-хемосинтетиков (хемотрофов) относятся нитрифицирующие бактерии, аммонифицирующие бактерии, серобактерии. Фиксируя атмосферный кислород, переводя нерастворимые минералы в форму, пригодную для усвоения растениями, хемосинтезирующие бактерии играют важную роль в круговороте веществ в природе.

1.4.4. Синтез белка

В синтезе белка – этом сложном, многоступенчатом процессе – участвуют ДНК, мРНК, тРНК, рибосомы, АТФ и разнообразные ферменты. Начальный этап белкового синтеза – образование полипептидной цепи из отдельных аминокислот, расположенных в строго определённой последовательности. Главная роль в определении порядка расположения аминокислот, т.е. первичной структуры белка, принадлежит молекулам ДНК. Последовательность аминокислот в белках определена последовательностью нуклеотидов в молекуле ДНК. Участок ДНК, характеризующийся определённой последовательностью нуклеотидов, называется геном. *Ген* – это участок ДНК, являющийся элементарной частицей генетической информации. Та-

ким образом, синтез каждого определенного специфического белка определяется геном. Каждой аминокислоте в полипептидной цепочке соответствует комбинация из трех нуклеотидов – *триплет*, или *кодон*. Именно три нуклеотида определяют присоединение к полипептидной цепи одной аминокислоты. Например, участок ДНК с триплетом ААЦ соответствует аминокислоте лейцину, триплет ТТТ – лизину, ТГА – треонину. Данная корреляция между нуклеотидами и аминокислотами называется *генетическим кодом*. В состав белков входит 20 аминокислот и всего 4 нуклеотида. Только код, состоящий из трех последовательно расположенных оснований, мог бы обеспечить задействование всех 20 аминокислот в структурах белковых молекул (Рис.12).

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

Рис. 12. Таблица генетического кода (иРНК)

Всего в генетическом коде 64 разных триплета, представляющих возможные сочетания из четырех азотистых оснований по три, что с избытком достаточно для кодирования 20 аминокислот. Каждый триплет шифрует одну аминокислоту, но большинство аминокислот кодируется более чем одним кодоном. В настоящее время код ДНК расшифрован полностью. Для каждой аминокислоты точно установлен состав кодирующих ее триплетов. Например, аминокислоте аргини-

нин могут соответствовать такие триплеты нуклеотидов ДНК, как ГЦГ, ГЦТ, ГЦЦ, ТЦТ, ТЦЦ, ГЦА.

Синтез белка осуществляется на рибосомах, а информация о структуре белка зашифрована в ДНК, расположенной в ядре. Для того, чтобы синтезировался белок, информация о последовательности аминокислот в его первичной структуре должна быть доставлена к рибосомам. Этот процесс включает два этапа: транскрипцию и трансляцию. *Транскрипция* (буквально – переписывание) протекает как реакция матричного синтеза (Рис.13.).

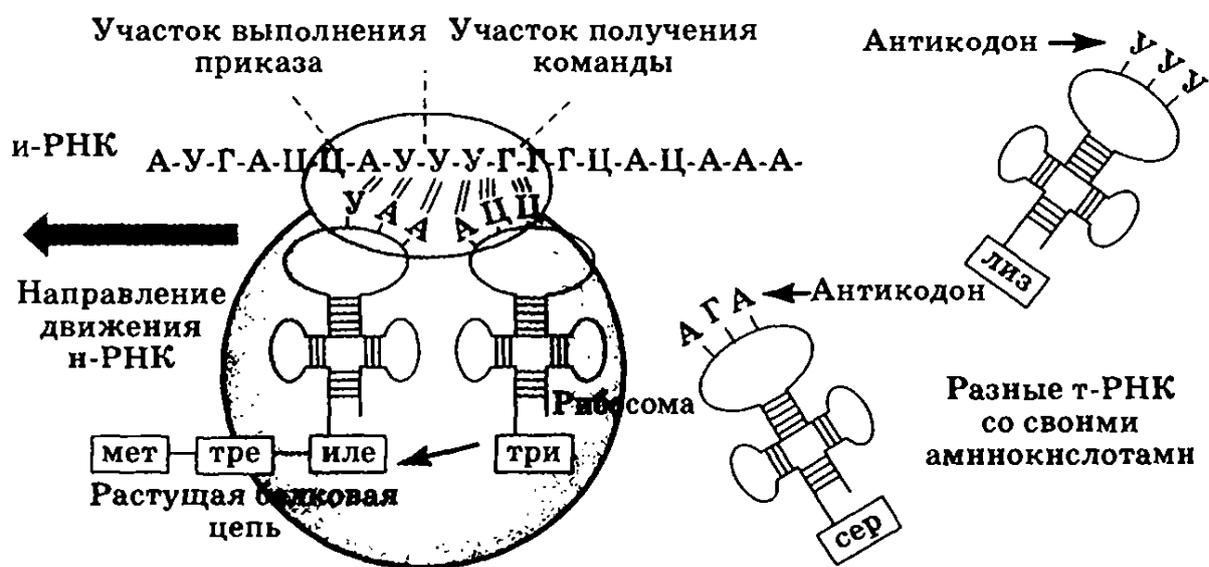


Рис. 13. Транскрипция в ядре

На цепи ДНК, как на матрице, по принципу комплементарности синтезируется цепь мРНК, которая по своей нуклеотидной последовательности точно копирует (комплементарна) последовательность нуклеотидов матрицы – полинуклеотидной цепи ДНК, причем тимину в ДНК соответствует урацил в РНК.

Информационная РНК – это копия не всей молекулы ДНК, а только части ее – одного гена, несущего информацию о структуре белка, сборку которого необходимо произвести. Существуют специальные механизмы «узнавания» начальной точки синтеза, выбора цепи ДНК, с которой считывается информация, а также механизмы завершения процесса, в которых участвуют специальные кодоны. Так образуется матричная РНК. Молекула мРНК, несущая ту же информацию, что и

гены, выходит в цитоплазму. Перемещение РНК через ядерную оболочку в цитоплазму происходит благодаря специальным белкам, которые образуют комплекс с молекулой РНК. В цитоплазме на один из концов молекулы мРНК нанизывается рибосома; аминокислоты в цитоплазме активизируются с помощью ферментов и присоединяются опять же с помощью специальных ферментов к тРНК (специальному участку связывания с этой аминокислотой). Для каждой аминокислоты существует своя тРНК, один из участков которой (антикодон) представляет собой триплет нуклеотидов, соответствующий определенной аминокислоте и комплементарный строго определенному триплету мРНК.

Начинается следующий этап биосинтеза – *трансляция*: сборка полипептидных цепей на матрице мРНК (Рис.14.).

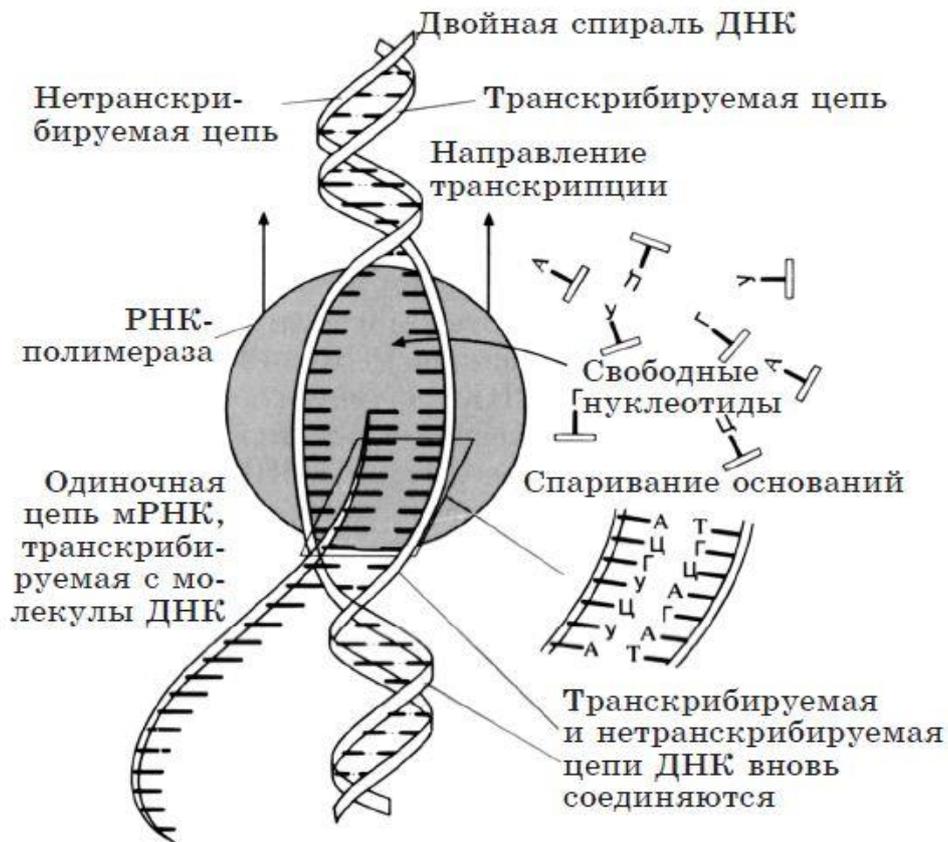


Рис. 14. Трансляция на рибосоме

По мере сборки белковой молекулы рибосома перемещается по молекуле мРНК, причем перемещается не плавно, а прерывисто, триплет за триплетом. По мере перемещения рибосомы по молекуле мРНК сюда же с помощью тРНК доставляются аминокислоты, соответствующие триплетам мРНК.

К каждому триплету, на котором останавливается в своем передвижении по нитевидной молекуле мРНК рибосома, строго комплементарно присоединяется тРНК. При этом аминокислота, связанная с тРНК, оказывается у активного центра рибосомы. Здесь специальные ферменты рибосомы отщепляют аминокислоту от тРНК и присоединяют к предыдущей аминокислоте. После установки первой аминокислоты рибосома передвигается на один триплет, а тРНК, оставив аминокислоту, мигрирует в цитоплазму за следующей аминокислотой. С помощью такого механизма шаг за шагом наращивается белковая цепь.

Аминокислоты соединяются в ней в строгом соответствии с расположением кодирующих триплетов в цепи молекулы мРНК. Чем дальше продвинулась рибосома по мРНК, тем больший отрезок белковой молекулы «собран». Когда рибосома достигнет противоположного конца мРНК, синтез окончен. Нитевидная молекула белка отделяется от рибосомы. Молекула мРНК может использоваться для синтеза полипептидов многократно, как и рибосома.

На одной молекуле мРНК может размещаться несколько рибосом (полирибосома). Их число определяется длиной мРНК. Биосинтез белков – сложный многоступенчатый процесс, каждое звено которого катализируется определенными ферментами и снабжается энергией за счет молекул АТФ.

Контрольные вопросы

1. Что называют пластическим обменом в клетке? Дайте определение ассимиляции. Приведите примеры.
2. Где происходит синтез белка? Расскажите, как осуществляется биосинтез белка.
3. Что такое диссимиляция? Охарактеризуйте этапы диссимиляции на примере расщепления глюкозы.
4. Приведите примеры автотрофных и гетеротрофных организмов.

5. Охарактеризуйте световую и темновую фазы фотосинтеза. 6. Что такое хемосинтез? Приведите примеры организмов, относящихся к группе автотрофов-хемосинтетиков.

1.5. Деление клетки

Деление клетки – основа размножения и индивидуального развития организмов. Увеличение числа клеток происходит в результате их деления. Деление клеток лежит в основе развития и роста организмов, их размножения, а также обеспечивает самообновление тканей на протяжении жизни многоклеточного организма и восстановление их целостности после повреждения. У одноклеточных организмов и соматических клеток многоклеточных организмов воспроизведение клеток представлено такими формами, как простое и митотическое, а также множественное деление.

Простое деление (путем образования перетяжки) клетки с формированием при этом из одного родительского организма двух дочерних характерно для бактерий и синезеленых водорослей. Воспроизведение клеток бурых и зеленых водорослей, одноклеточных организмов (саркодовые, жгутиковые, инфузории), а также соматических клеток многоклеточных организмов происходит путем сложного деления, представленного в зависимости от групп организмов тремя способами: амитоз (прямое деление), митоз (непрямое деление) и мейоз.

Митоз – наиболее широко распространенная форма воспроизведения клеток. Возникшие в результате митоза дочерние клетки подобны исходным, отличаясь от них лишь меньшими размерами. Вскоре вслед за делением дочерние клетки растут, быстро достигая размеров материнской клетки. Посредством такого деления одиночные клетки репродуцируют себя, а многоклеточные организмы растут, обновляются их ткани.

1.5.1. Жизненный цикл клетки. Митотический цикл

Клетки многоклеточного организма разнообразны по форме и выполняемым функциям. В соответствии со специализацией клетки имеют неодинаковую продолжительность жизни. Например, нервные и мышечные клетки после завершения эмбрионального периода раз-

вития перестают делиться и функционируют на протяжении всей жизни организма. Клетки других тканей (костного мозга, эпидермиса, эпителия тонкого кишечника) в процессе выполнения своей функции быстро погибают и поэтому быстро размножаются, чтобы восполнить утраченные.

Таким образом, *жизненный цикл клетки* – это ее развитие от момента возникновения в результате предшествующего деления до ее гибели или до следующего деления. У непрерывно делящихся клеток (клетки костного мозга, эпителия кишки и др.) жизненный цикл совпадает с митотическим циклом.

Митотическим циклом называют совокупность процессов, происходящих в клетке от одного деления до другого. Этот цикл состоит из двух стадий – стадии покоя, или *интерфазы*, и стадии деления, или *митоза* (Рис.15.).

В интерфазе осуществляется подготовка к митозу, заключающаяся главным образом в удвоении (редупликации) ДНК. Различают три периода интерфазы – пресинтетический, синтетический и постсинтетический.

Пресинтетический период (G1), который еще называют первым интервалом (от англ. *gap* – интервал), является начальным периодом интерфазы. В этот период ДНК еще не синтезируется, однако в клетке усиленно синтезируются РНК и белки, повышается активность ферментов, участвующих в синтезе ДНК. В хлоропластах и митохондриях идет синтез АТФ, накапливается энергия.

Обычно этот период длится до 24 ч. Синтетический период (S) следует за периодом (G1) и характеризуется тем, что в ядре клетки происходит синтез ДНК. Две спирали старой молекулы ДНК расходятся, и каждая становится матрицей для синтеза новых цепей ДНК. В результате каждая из двух дочерних молекул обязательно включает одну старую спираль и одну новую. В синтезе ДНК участвуют специальные «расплетающие» белки, которые, двигаясь вдоль двойной спирали, расплетают ее, а фермент ДНК-полимераза на каждой из цепей ДНК из свободных нуклеотидов достраивает комплементарную ей вторую цепь. Новая молекула абсолютно идентична старой. В этом заключается глубокий биологический смысл: таким путем в бесчисленных клеточных поколениях сохраняется и передается по наследству генетическая информация.

Продолжительность синтеза ДНК – фазы *S* митотического цикла – в разных клетках неодинакова: от нескольких минут у бактерий до 6–12 ч в клетках млекопитающих. Число молекул ДНК в каждой хромосоме удваивается, при этом число хромосом в ядре не изменяется.

В постсинтетическом периоде (*G2*) клетка заканчивает подготовку к предстоящему делению: синтез ДНК приостанавливается, накапливается энергия, синтезируются белки ахроматинового веретена, удваиваются центриоли.

1.5.2. Митоз. Цитокинез

Материал точно распределяется между дочерними клетками. Митоз длится 2–8 ч и занимает около 1/25 времени всего митотического цикла. В непрерывном процессе митотического деления различают четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

В *профазе* происходит перестройка всей структуры ядра для деления. Ядро увеличивается в объеме, хромосомы становятся видимыми вследствие спирализации, постепенно исчезает ядрышко, растворяется ядерная оболочка, центриоли попарно расходятся к полюсам. Между полюсами протягиваются нити ахроматинового веретена – формируется аппарат, обеспечивающий расхождение хромосом к полюсам клетки. Считывание генетической информации с молекул ДНК становится невозможным: синтез РНК прекращается, ядрышко исчезает. После окончательного распада ядерной оболочки хромосомы беспорядочно размещаются в цитоплазме.

В *метафазе* спирализация хромосом достигает максимума. Отчетливо видна структура хромосом, их легко сосчитать и изучить их индивидуальные особенности. На этой стадии видно, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединенных между собой только в области центромеры. Хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки. Образуется экваториальная (метафазная) пластинка. Веретено деления уже полностью сформировано и состоит из нитей, соединяющих полюса с центромерами хромосом.

В *анафазе* вязкость цитоплазмы уменьшается, центромеры разъединяются, и каждая хроматида становится самостоятельной хромосомой. Нити веретена, прикрепленные к центромерам, тянут хромосомы к полюсам клетки. Таким образом, в анафазе хроматиды, удвоенных еще в интерфазе хромосом, точно расходятся к полюсам клет-

ки. В этот момент в клетке находятся два двойных набора хромосом. Число хромосом в соматических клетках всегда парное {диплоидное}. Оно образуется после слияния двух половых клеток, в которых всегда бывает одинарное {гаплоидное} число хромосом. Каждый гаплоидный набор обозначается через n , а диплоидный – через $2n$. Количество ДНК, соответствующее диплоидному набору хромосом, обозначается как $2c$. Два диплоидных набора хромосом, образовавшиеся на стадии анафазы, обозначаются как $4и4с$. *Телофаза* – заключительная фаза митоза. Хромосомы деспирализуются, становятся плохо заметными, но не исчезают. На каждом полюсе клетки вокруг хромосом образуется ядерная оболочка из мембранных структур цитоплазмы. Воссоздаются ядрышки.

На заключительном этапе клеточного деления происходит цитокинез – деление цитоплазматической части клетки. Этот процесс заканчивается образованием в экваториальной зоне клетки перетяжки, которая разделяет делящуюся клетку на две дочерние меньших размеров. В отличие от соматических клеток животных в середине клеток растений формируется поперечная пластинка (цитоплазматическая мембрана), разделяя клетку пополам. На каждой из сторон этой пластинки откладывается целлюлоза и формируется целлюлозная стенка. Так, из одной клетки к концу телофазы возникают две новые (дочерние), наследственная информация которых точно копирует информацию, содержащуюся в материнской клетке. Все дочерние клетки имеют одинаковое количество ДНК и одинаковый диплоидный набор хромосом. Биологический смысл митоза состоит в том, что он обеспечивает образование генетически равноценных клеток и сохраняет преемственность в ряду клеточных поколений.

Наряду с митозом для соматических клеток известен *амитоз* (от греч. *a* – отрицание, *mitos* – деление ядра) – прямое деление интерфазного ядра путем перетяжки без образования хромосом, вне митотического цикла. Амитоз может сопровождаться делением клетки, но может ограничиваться делением ядра без разделения цитоплазмы, что приводит к образованию дву- и многоядерных клеток. Амитоз встречается иногда в скелетной мускулатуре, кожном эпителии, соединительной ткани в клетках, обреченных на гибель, особенно в клетках зародышевых оболочек млекопитающих. Клетка, претерпевающая амитоз, в дальнейшем не способна вступить в нормальный митотиче-

ский цикл. В размножении клеток амитоз считается редким и аномальным механизмом.

1.5.3. Мейоз

В отличие от митоза, при котором у дочерних клеток сохраняется диплоидный ($2n$) родительский набор хромосом, при мейозе число хромосом в дочерних клетках уменьшается вдвое. У гамет имеется лишь половинный, или гаплоидный (n), набор хромосом (Рис.15.).

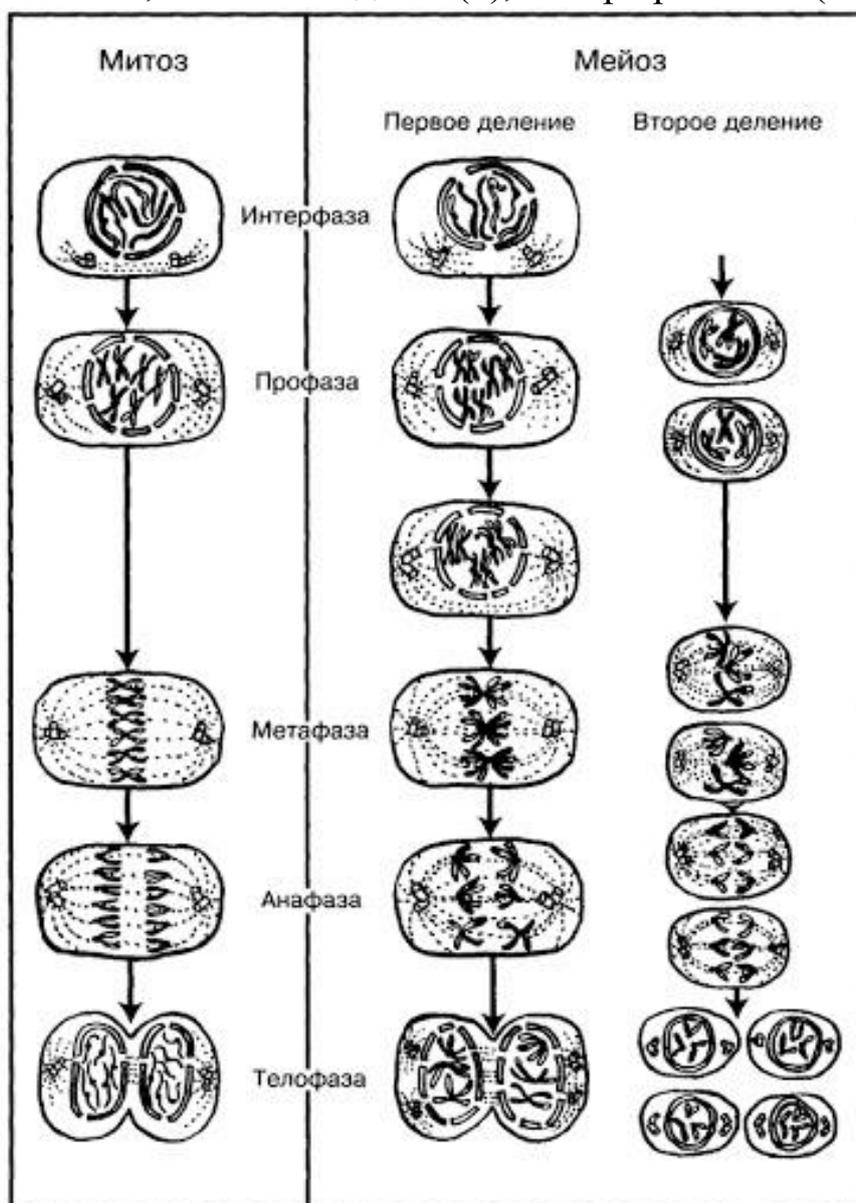


Рис. 15. Схема митоза и мейоза

В процессе мейоза происходит два последовательных клеточных деления – мейоза I (первое деление) и мейоза II (второе деление). Удвоение ДНК и хромосом происходит только перед мейозом I. В результате первого деления мейоза, называемого *редукционным*, образуются клетки с вдвое уменьшенным числом хромосом.

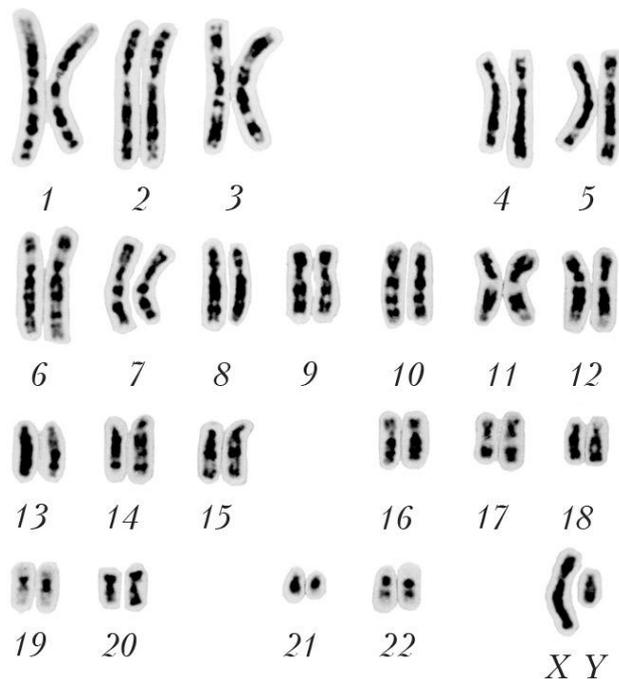
Второе деление мейоза заканчивается образованием половых клеток. Таким образом, все соматические клетки организма содержат двойной, или диплоидный ($2n$), набор хромосом, где каждая имеет свою пару, гомологичную хромосому. Зрелые половые клетки имеют лишь одинарный, или гаплоидный (n), набор хромосом и соответственно вдвое меньшее количество ДНК (c).

Во время профазы I мейоза двойные хромосомы хорошо видны в оптический микроскоп. Каждая хромосома состоит из двух хроматид, которые связаны вместе одной центромерой. В процессе спирализации двойные хромосомы укорачиваются. Гомологичные хромосомы тесно соединяются друг с другом продольно (хроматида к хроматиде), или конъюгируют. Хроматиды нередко перекрещиваются или перекручиваются одна вокруг другой. Затем гомологичные двойные хромосомы начинают отходить друг от друга.

В местах перекреста хроматид происходят разрывы и обмен участками. Это явление называют перекрестом хромосом. Одновременно, как и при митозе, растворяется ядерная оболочка, исчезает ядрышко, образуются нити веретена. Профаза I мейоза отличается от профазы митоза тем, что в ней происходит конъюгация гомологичных хромосом и взаимный обмен участками при их перекресте. В метафазе I гомологичные хромосомы, лежащие парами, располагаются в экваториальной плоскости клетки. Вслед за этим наступает анафаза I, во время которой гомологичные хромосомы, каждая состоящая из двух хроматид, отходят к противоположным полюсам клетки (при митозе к полюсам расходятся хроматиды).

Важно отметить, что на этой стадии мейоза гомологичные хромосомы каждой пары расходятся в стороны случайным образом, независимо от хромосом других пар. У каждого полюса оказывается вдвое меньше хромосом, чем их было в начале деления клетки. Затем наступает телофаза I, во время которой образуются две клетки с меньшим в два раза числом хромосом.

Интерфаза короткая, так как синтез ДНК не происходит. Далее следует второе мейотическое деление (мейоз II). Оно отличается от митоза тем, что количество хромосом в метафазе II вдвое меньше, чем



количество хромосом в метафазе митоза у того же организма. Поскольку каждая хромосома состоит из двух хроматид, то в метафазе II центромеры хромосом делятся, и к полюсам расходятся хроматиды, которые становятся дочерними хромосомами. Из каждой исходной клетки с диплоидным набором хромосом ($2n$) возникают четыре клетки с гаплоидным (n) набором хромосом.

Рис. 16. Хромосомная карта человека

Биологическое значение мейоза

Если бы в процессе мейоза не происходило уменьшения числа хромосом, то в каждом следующем поколении при слиянии ядер яйцеклетки и сперматозоида число хромосом увеличивалось бы бесконечно. Благодаря мейозу зрелые половые клетки получают гаплоидное (n) число хромосом, поэтому при оплодотворении (слиянии ядерного материала сперматозоида и яйцеклетки) восстанавливается характерное для вида диплоидное ($2n$) число. При мейозе гомологичные хромосомы попадают в разные половые клетки, а при оплодотворении парность гомологичных хромосом восстанавливается. Следовательно, обеспечивается постоянный для каждого вида полный диплоидный набор хромосом и постоянное количество ДНК (таблица 4).

Происходящие в мейозе перекрест хромосом, обмен участками, а также независимое расхождение каждой пары гомологичных хромосом определяют закономерности наследственной передачи признаков от родителей потомству. Из каждой пары двух гомологичных хромосом (материнской и отцовской), входивших в хромосомный набор ди-

плоидных организмов, в гаплоидном наборе яйцеклетки или сперматозоида содержится лишь одна хромосома (рис.16).

Она может быть: 1) отцовской; 2) материнской; 3) отцовской с участком материнской; 4) материнской с участком отцовской. Эти процессы возникновения большого количества качественно различных половых клеток способствуют наследственной изменчивости. В отдельных случаях вследствие нарушения процесса мейоза или нерасхождения гомологичных хромосом половые клетки могут не иметь гомологичной хромосомы или, наоборот, иметь обе гомологичные хромосомы. Это приводит к тяжелым нарушениям в развитии организма или его гибели.

Таблица 4

Хромосомная формула на разных стадиях деления клетки

Фаза	Митоз	Мейоз	
		I	II
Интерфаза	$2n4c$	$2n4c$	-
Профаза	$2n4c$	$2n4c$	$n2c$
Метафаза	$2n4c$	$2n4c$	$n2c$
Анафаза	$4n4c$	$2n4c$	$2n2c$
Телофаза	$2n2c$	$n2c$	nc

Контрольные вопросы

1. Назовите различия между бесполом и половым размножением.
2. Почему знания о различных формах размножения организмов имеют практическое значение? Как эти знания использует человек?
3. Какие формы бесполого размножения широко применяются в сельском хозяйстве?
4. В чем выгода практического использования партеногенеза?
5. Почему при половом размножении появляются организмы с наиболее разнообразными признаками?
6. Дайте определение мейоза, диплоидного набора хромосом, гаплоидного набора хромосом.
7. Какое значение имеет независимое расхождение гомологичных хромосом в первом делении мейоза?
8. В чем заключается биологическое значение мейоза?

1.6. Размножение и индивидуальное развитие организмов

1.6.1. Бесполое и половое размножение

Бесполое размножение. Размножение, происходящее без участия половых клеток, называется бесполом. В таком размножении участвует только одна родительская особь. Поскольку клетки (или клетка), из которых развивается дочерний организм, делятся митозом, то дочерний организм по наследственным признакам сходен с материнской особью. Существует несколько видов бесполого размножения. Так, при простом делении у одноклеточных животных и растений (амеб, инфузорий, одноклеточных водорослей) ядро вначале делится митозом надвое. Затем перетяжкой делится вся клетка на две одинаковые части, каждая из которых формирует дочерний организм. Дочерние клетки ничем не отличаются от родительских, получая тот же набор хромосом.

У водорослей, мхов, папоротников, грибов, некоторых одноклеточных животных образуются споры. Это специальные клетки, защищенные плотными оболочками, охраняющими их в неблагоприятных условиях (при похолодании, высыхании, перегреве). Спорообразование – один из механизмов, обеспечивающих бесполое размножение. При возникновении благоприятных условий среды оболочка споры раскрывается, клетка многократно делится митозом и дает начало новому организму. У высших растений широко развито вегетативное размножение. В результате такого размножения новый организм образуется из группы клеток материнского растения, поэтому дочерние особи, образовавшиеся в результате вегетативного размножения, обладают всеми признаками материнского организма.

У некоторых грибов и отдельных животных, например гидр, на теле образуется выпячивание – почка, которая в дальнейшем отеляется и из которой развивается новый организм. Такой способ бесполого размножения называют почкованием. Почка может отделиться от родительской особи, и тогда новый организм становится самостоятельным. Часто дочерние особи не утрачивают связь с материнским организмом, так возникают крупные колонии.

Таким образом, в результате бесполого размножения воспроизводится большое число генетически идентичных организмов. Половое размножение. В половом размножении принимают участие, как

правило, две родительские особи, участвующие в образовании нового организма. Они производят половые клетки – гаметы (яйцеклетки или сперматозоиды), каждая из которых имеет вдвое меньшее число хромосом, чем соматические клетки родителей.

В результате слияния гамет образуется оплодотворенная яйцеклетка – зигота, которая имеет наследственные задатки обоих родителей. При половом размножении у потомков резко увеличивается наследственная изменчивость. В этом заключается преимущество полового размножения над бесполом.

Низшие многоклеточные организмы могут также размножаться наряду с бесполом и половым путем. У нитчатых водорослей в одной из клеток происходит несколько делений, в результате которых образуются несколько маленьких подвижных гамет с вдвое меньшим числом хромосом, чем у материнского организма. Гаметы затем попарно сливаются и образуют одну клетку, из которой развиваются новые особи. У более высокоорганизованных растений и животных половые клетки неодинаковы по размеру. Одни гаметы богаты запасными питательными веществами и неподвижны – яйцеклетки; другие, маленькие, подвижные – сперматозоиды. Гаметы образуются в специализированных органах – половых железах. У высших животных женские гаметы (яйцеклетки) образуются в яичниках, мужские (сперматозоиды) – в семенниках.

Широко распространенным вариантом полового размножения является партеногенез, при котором развитие нового организма происходит из неоплодотворенной яйцеклетки. У дафний (небольших пресноводных рачков) и тлей партеногенетически размножаются несколько летних поколений, состоящих из одних самок. В конце лета из части яиц развиваются не только самки, но и самцы. В результате полового процесса самки откладывают оплодотворенные яйца, которые перезимовывают и переносят пересыхание водоема, высокие температуры. Весной из перезимовавших яиц развиваются самки, дающие летом многочисленные партеногенетические поколения самок. Иногда можно искусственно вызвать партеногенез тех видов животных, у которых в природе он либо не происходит, либо происходит очень редко. Так, если уколоть иглой неоплодотворенное яйцо лягушки, то можно стимулировать его развитие и получить взрослую лягушку, которая возникнет только из одной яйцеклетки

и будет обладать признаками матери.

Выдающийся отечественный генетик Б.Л.Астауров разработал метод получения партеногенетически особей тутового шелкопряда. Этот метод заключается в том, что неоплодотворенные яйца тутового шелкопряда подвергались непродолжительному нагреванию до 46 °С, благодаря чему было получено много ценных в генетическом отношении самок тутового шелкопряда, которые размножались партеногенетически. Таким образом, знания о механизмах размножения и наследовании признаков широко используются в практической деятельности.

1.6.2. Гаметогенез и оплодотворение

Половое размножение имеет важное эволюционное преимущество по сравнению с бесполом, так как потомки генетически обладают комбинацией признаков двух своих родителей. Это повышает возможности их приспособления к окружающей среде.

Сперматогенез и овогенез. В мужских половых железах по рассмотренной выше схеме мейоза идет образование мужских половых клеток – сперматогенез у животных и человека. В процессе образования половых клеток имеется несколько стадий. Сперматогенез начинается с того, что незрелая (первичная) половая клетка увеличивается в размерах и приступает к первому делению мейоза. Из исходной образуются две клетки, которые претерпевают второе деление мейоза. В результате двух следующих друг за другом мейотических делений из каждой незрелой мужской половой клетки образуются четыре зрелые половые клетки с гаплоидным набором хромосом (n). Превращение этих клеток в сперматозоиды связано с их ростом и специализацией, но не сопровождается клеточным делением (Рис.17.).

Образование женских половых гамет – яйцеклеток называется овогенезом и происходит в женских половых органах – яичниках по той же общей схеме, что и сперматогенез, но с существенными отличиями.

В результате неравномерного распределения цитоплазмы в дочерних клетках как при первом, так и при втором делениях мейоза только в одной клетке оказывается большой запас питательных веществ, необходимых для развития будущего зародыша. Образуется только одна зрелая яйцеклетка с гаплоидным (n) набором хромосом и

три маленькие клеточки, которые впоследствии исчезают (Рис.17.). При овогенезе, когда происходит созревание яйцеклетки, значительно увеличивается ее объем.

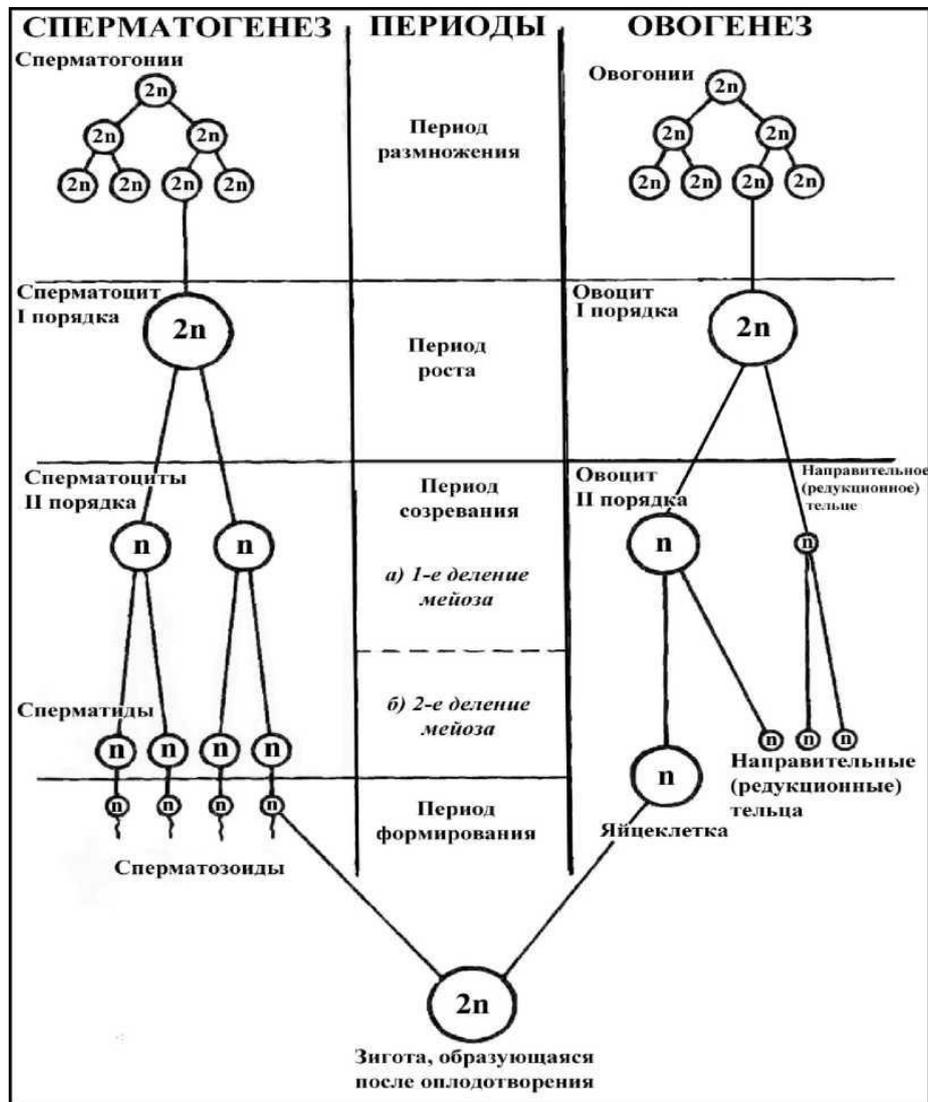


Рис. 17. Гаметогенез

Описанное выше различие сперматогенеза и овогенеза обеспечивает образование во много раз большего числа сперматозоидов, чем яйцеклеток. Это необходимо для оплодотворения наибольшего числа яйцеклеток и, следовательно, для сохранения вида.

Строение половых клеток. Яйцеклетки разных животных различаются по своему строению и размерам. Так, у домашней мыши яйцеклетка имеет диаметр около 60 мкм, у человека – 150–200 мкм, у страуса – несколько сантиметров. Форма яйцеклетки обычно округлая, в ее цитоплазме находятся митохондрии, рибосомы и много запасных питательных веществ в виде желточных зерен и белка.

Сперматозоиды намного мельче яйцеклеток. У большинства животных каждый сперматозоид имеет головку и хвостик. При созревании сперматозоидов после мейоза происходит уменьшение их размеров. Ядро уменьшается и перемещается в головку сперматозоида, большая часть цитоплазмы исчезает, остается лишь комплекс Гольджи, который участвует в растворении оболочки яйцеклетки при оплодотворении. Митохондрии сосредоточены у основания хвостика и поставляют энергию для его колебаний. Благодаря колебаниям хвостика зрелые сперматозоиды активно движутся и достигают яйцеклеток.

1.6.3. Индивидуальное развитие организма

Индивидуальное развитие организма от возникновения зиготы после оплодотворения яйцеклетки до смерти называется онтогенезом (от греч. *on*, род. падеж *ontos* – сущее и *genesis* – происхождение). Этот термин был введен в науку известным немецким биологом Э. Геккелем (1866). Онтогенез включает все преобразования, которые происходят с организмом: рост, формирование, дифференцировка частей тела. По современным представлениям в клетке, с которой начинается онтогенез, заложена программа развития в виде кода наследственной информации. В процессе развития эта программа реализуется при взаимодействии между ядром и цитоплазмой в каждой клетке зародыша, между разными его клетками, клеточными комплексами, тканями, органами. В наследственной информации закодирован синтез специфических белковых молекул, определено общее направление развития, которое (в пределах наследственно закрепленной нормы реакции) реализуется при воздействии внешних условий.

Исследованием зародышевого этапа индивидуального развития многоклеточных организмов занимается эмбриология (от греч. *embryon* – зародыш и *logos* – наука).

1.6.4. Эмбриональный этап онтогенеза

Многоклеточные организмы в эмбриональном развитии проходят одни и те же стадии: дробление, гастрюляцию и органогенез.

Дробление зиготы. Развитие любого организма начинается с одной-единственной клетки – зиготы с диплоидным набором хромосом. Через несколько минут у одних организмов или часов у других после оплодотворения начинается дробление, в результате которого

зигота митотически делится на две клетки. Образуется две клетки, называемые бластомерами (от греч. *bastos* – зародыш, *meros* – часть), которые не расходятся. Затем каждый бластомер продольно делится, образуется 4 клетки, далее происходит поперечное деление и образуется 8 клеток, потом 16, 32, 64, 128 и более бластомеров (клеток). В качестве модели эмбрионального развития обычно рассматривают развитие самого примитивного хордового животного – ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*). Описание развития этого животного используют потому, что в его яйце мало запасных питательных веществ (мало желтка) и дробление яйца полное и равномерное. Так поступим и мы, и дальнейшее описание относится к эмбриональному развитию ланцетника. У других животных (рыб, рептилий, птиц и др.) в яйце много желтка. Дробление клеток у них происходит только на анимальном полюсе, где образуется зародышевый диск. Дробление следует одно за другим и происходит очень быстро, и бластомеры становятся все более мелкими. Они отодвигаются от центра зародыша, образуют сферу, внутри которой возникает полость – бластоцель (от греч. эмбрионального развития зародыша, состоящего из сотен мелких клеток, расположенных сферически в один слой (у ланцетника около 3 тыс. клеток), называется бластулой. По своим размерам бластула почти не отличается от размеров зиготы. Естественно, что все клетки бластулы имеют диплоидный набор хромосом и несколько различаются по количеству питательных веществ.

Гастрюляция. Вслед за формированием однослойного зародыша наступает следующая стадия его развития – гастрюла (от греч. *gaster* – желудок). Продолжается митотическое деление клеток и образование второго внутреннего клеточного слоя. Зародыш становится двухслойным. У ланцетника и многих других многоклеточных организмов гастрюляция происходит путем впячивания части стенки бластулы в первичную полость тела (в бластоцель) зародыша. При этом наружный слой клеток гастрюлы называют эктодермой (от греч. *ekios* – вне, снаружи и *derma* – кожа), внутренний – энтодермой (от греч. *entos* – внутри и *derma* – кожа), образовавшаяся путем впячивания и ограниченная энтодермой полость (гастроцель) представляет собой полость первичной кишки. Она открывается наружу первичным ртом (гастропором-бластопором). Эктодерму и энтодерму называют зародышевыми листками (Рис.18.).

Дальнейшее развитие двухслойного зародыша связано с образованием третьего зародышевого листка – мезодермы (от греч. *mesos* – средний, промежуточный и *derma* – кожа), обособлением хорды, центральной нервной системы, кишечника.

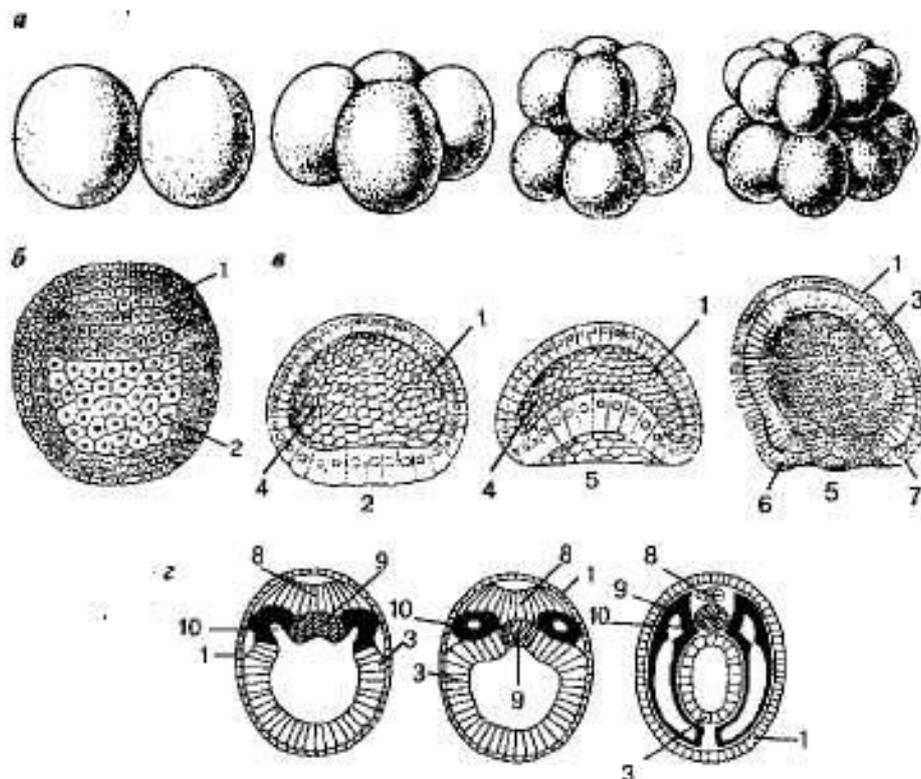


Рис. 18. Начальные стадии развития ланцетника: а – дробление (стадия двух, четырех, восьми, шестнадцати бластомеров); б – бластула; в – гастрюляция; г – схематический поперечный разрез через зародыш ланцетника; ! – эктодерма; 2 – вегетативный полюс бластулы; 3 – энтодерма; 4 – бластоцель; 5 – рот гастрюлы (бластопор); 6,7 – спинная и брюшная губы бластопора; 8 – образование нервной трубки; 9 – образование хорды; 10 – образование мезодермы

Органогенез (от греч. *organou* – орудие, инструмент и *genesis* – происхождение, возникновение). Этот процесс, еще называемый дифференцировкой (от лат. *differentia* – различие), представляет собой нарастание структурных и функциональных различий между клетками и частями зародыша. Дифференцирование, обособление выражается в том, что в теле зародыша образуется несколько различных по строению и функции типов клеток. Функционально специализация клеток выражается в синтезе определенных белков, свойственных только типу клеток, которые становятся клетками кожи, синтезируется кератин, в островковых клетках энтодермы, формирующей стенки

кишечника, образуется инсулин и т.д. У разных животных одни и те же зародышевые листки дают начало одним и тем же органам и тканям. Эти органы и ткани имеют сходное строение и общее происхождение – они гомологичны (от греч. *homologia* – согласие, сходство). Гомология органов свидетельствует о единстве животного мира.

Рассмотрим последовательно дальнейшее развитие зародыша. При завершении стадии гастролы клетки эктодермы, расположенные у первичного рта (гастропора), начинают быстро делиться и образуют нервную пластинку, которая тянется по всей спинной стороне зародыша. По краям нервной пластинки возникают нервные валики, развивающиеся в направленные вверх складки. Центральная часть нервной пластинки прогибается, образуя нервный желобок. Он углубляется, складки нарастают навстречу друг другу и смыкаются над ним. Нервный желобок превращается в лежащую над эктодермой нервную трубку – зачаток центральной нервной системы. Передний конец нервной трубки расширен. У позвоночных животных на последующих этапах развития он превращается в головной мозг. Остальная часть эктодермы служит основой для кожного эпителия. От спинной стороны энтодермы прямо под нервной трубкой отшнуровывается плотный упругий тяж – хорда, которая служит осевым скелетом. По бокам от зачатка хорды (у хордовых и иглокожих) в виде двух карманообразных выступов обособляется третий зародышевый листок – мезодерма. Из оставшейся части энтодермы формируется эпителий кишечника. Эта стадия развития зародыша носит название нейрулы (от лат. *neurula*, уменьшит, от греч. *neuron* – нерв). В это время меняется и внешний вид зародыша. Он удлиняется, обособляются головной и туловищные отделы. Кишечник сначала имеет вид прямой трубки.

На месте гастропора возникает анальное отверстие; на противоположном ему конце формируется ротовое отверстие. У позвоночных животных из выростов стенок кишечной трубки развиваются желудок, печень и другие органы пищеварительной системы. В передней части кишечной трубки, в месте контакта энтодермы с эктодермой, прорываются жаберные щели, формируются жабры. У ланцетника и рыб жабры функционируют в течение всей жизни. У наземных позвоночных эмбриональные образования в процессе развития редуцируются. Легкие наземных позвоночных возникают как брюшные выро-

сты переднего конца кишечной трубки. Из мезодермы, составляющей значительную часть массы эмбриона на стадии нейрулы, формируются мускулатура, хрящевые и костные элементы скелета, кровеносная система, органы выделения и размножения.

Взаимодействие частей развивающегося зародыша. Развитие всех частей зародыша происходит согласованно и синхронно. На определенной стадии развития зародыша возникает специфичность деятельности клеток в зачатках органов. Прослежено, из каких групп клеток эктодермы, энтодермы и мезодермы формируются те или иные органы. Есть участки, которые способны влиять на развитие соседних органов. Сведения о таком взаимном влиянии были получены в результате пересадки участков одного зародыша другому.

А вот культивирование изолированных клеток вне зародыша не приводит к образованию типичных тканей и органов, как в целом зародыша. Подобные опыты широко проводятся на лягушках, тритонах, аксолотлях. Были проведены такие эксперименты. На стадии ранней гаструлы брался участок хорды с зачатком мезодермы у одного зародыша и пересаживался под эктодерму другого зародыша. В месте контакта пересаженного участка хорды и зачатка мезодермы с эктодермой второго зародыша в ней возникала дополнительная нервная трубка, а из пересаженного участка развивались хорда и мезодерма. В других опытах из пересаженного участка хорды и мезодермы возникал комплекс осевых органов. Если на стадии ранней гаструлы у зародыша полностью удалить зачаток хорды, то нервная трубка не развивается. И хорда, в свою очередь, для развития нуждается во влиянии зачатка нервной трубки. Такое влияние одного зачатка на другой называется эмбриональной индукцией.

Влияние внешних условий на эмбриональное развитие организма. Огромное влияние на развитие зародыша оказывают условия внешней среды: температура, свет, влажность, воздействие химических веществ и т.д. Вредное воздействие на развитие зародыша человека оказывают употребление родителями алкоголя, наркотических веществ, курение табака – ядов, которые не только подрывают здоровье взрослых людей, но и могут вызвать необратимые изменения ДНК хромосом половых клеток. Это влияет на жизнеспособность зародыша и вызывает его ненормальное развитие. Употребление будущей

матерью алкоголя, наркотиков, курение могут привести к нарушениям развития эмбриона будущего ребенка.

1.6.5. Постэмбриональное развитие

Постэмбриональный, или послезародышевый, период развития начинается со времени выхода развивающегося организма из яйцевых оболочек или после рождения у живородящих животных. Различают два вида постэмбрионального развития: прямое и непрямое. При прямом развитии родившийся организм сходен со взрослым. При непрямом развитии эмбриогенез приводит к образованию личинки, которая отличается от взрослого организма по многим признакам. Прямое развитие возникло в процессе эволюции у ряда беспозвоночных: у пиявок, многоножек, пауков, некоторых насекомых, прямое развитие характерно для большинства позвоночных: пресмыкающихся, птиц, млекопитающих. Непрямое развитие характерно для кишечнополостных, плоских, кольчатых червей, ракообразных, насекомых, некоторых других беспозвоночных, а из позвоночных – для амфибий. У этих животных из яйца появляются личинки, которые ведут отличный от взрослых образ жизни. Строение их более простое, чем у взрослых животных. У них развиваются особые личиночные органы, которых нет у взрослых. Так, у головастиков лягушек есть наружные жабры – хвост. Превращение личинки во взрослое животное сопровождается глубокой перестройкой внешнего и внутреннего строения. При метаморфозе у головастиков развиваются конечности, исчезает хвост, они начинают дышать легкими. Сеголетки лягушки переходят к жизни на суше.

Непрямое развитие дает животным существенные преимущества. Личинка представляет такую стадию развития, которая приспособлена для активного питания и роста. Как правило, личинки и взрослые особи одного вида живут в разных условиях и поэтому не конкурируют друг с другом за место и пищу. У некоторых животных личинки обеспечивают распространение вида. Например, у многих сидячих и малоподвижных червей, моллюсков и оболочников личинки свободно плавают и занимают новые места обитания.

Контрольные вопросы

1. Каковы различия в строении женских и мужских половых клеток?
2. В чем преимущество внутреннего оплодотворения по сравнению с наружным?
3. Что представляет собой редукционное деление?
4. Как развиваются сперматозоиды и яйцеклетки?
5. Что значит «двойное оплодотворение» у растений?
6. Какое значение имеет эндосперм у цветковых растений?
7. В чем биологическое значение оплодотворения?
8. Какие стадии проходит организм в своем развитии?
9. Чем отличаются следующие стадии эмбрионального развития: бластула, гаструла, нейрула?
10. В чем принципиальное сходство начальных этапов эмбрионального развития всех живых организмов?
11. Какие органы называются гомологичными?
12. Какое развитие организма называется постэмбриональным?
13. Чем отличаются прямое постэмбриональное развитие от непрямого?
14. В чем биологическое значение непрямого развития?

Глава 2. ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ

Генетика – наука о наследственности и изменчивости живых организмов. Как наука генетика существует с 1900 г., когда несколькими учеными (Х. Де Фриз, К. Корренс, Э. Чермак) независимо друг от друга были переоткрыты закономерности наследования родительских признаков, которые экспериментально установил еще в 1865 г. чешский естествоиспытатель Г. Мендель. На основе проведенного статистического анализа результатов скрещиваний гороха с разными признаками он сформулировал несколько правил, которые впоследствии получили название законов Менделя. Тогда же вспомнили о работах В. Ру, О. Гертвига, Э. Страсбургера, А. Вейсмана, в которых была сформулирована «ядерная гипотеза» наследования признаков, ставшая в будущем основой хромосомной теории наследственности (Т. Морган и др.). Название науки «генетика» предложил в 1906 г. английский биолог У. Бэтсон.

Селекция – наука о методах создания сортов, гибридов растений и пород животных, штаммов микроорганизмов с нужными человеку признаками. Породой и сортом называют популяцию растений или животных, созданную человеком для удовлетворения своих потребностей; они характеризуются специфическим генофондом, наследственно закрепленными признаками. У микроорганизмов чистую культуру называют штаммом. Иногда они бывают чистыми линиями – генотипически однородным потомством, полученным за счет самооплодотворения. Теоретической основой селекции является генетика. Методы селекционной работы – отбор, гибридизация, полиплоидия, мутагенез.

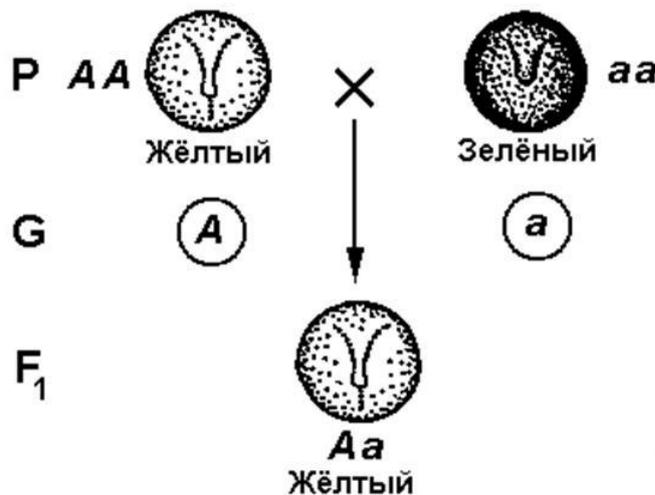
2.1. Закономерности наследственности

2.1.1. Законы Менделя

Иоганн Грегор Мендель (1822 – 1884) – аббат монастыря в Брно (Чехия) по праву считается основателем генетики. В результате опытов над горохом он сформулировал законы наследственности, разработал концепцию доминантных и рецессивных генов.

Первый закон Менделя – закон единообразия гибридов первого поколения. Свои опыты Г. Мендель начал с того, что скрещивал сорта гороха, которые различались лишь по одной паре альтернативных (наиболее контрастирующих) признаков. Такое скрещивание называется *моногибридным*. Для первого эксперимента естествоиспы-

татель выбрал сорта гороха, различающиеся по цвету семян: желтые и зеленые. Поскольку горох является самоопыляющимся растением, то у растений одного сорта все семена были зелеными, у другого – только желтые. В первой серии опытов все остальные признаки растения во внимание не принимались и при анализе не учитывались. Г. Мендель провел искусственное перекрестное опыление и скрестил сорта, различающиеся по цвету семян. Была выявлена интересная закономерность: к какому бы сорту не принадлежало материнское растение (с желтыми или с зелеными семенами), семена гибридного растения



оказывались только желтыми. Во второй серии опытов ученый использовал сорта гороха, различающиеся по текстуре поверхности семян: гладкие и морщинистые. И здесь получилась сходная картина: при любых вариантах скрещивания у гибридных растений семена были только гладкими. Мендель сделал вывод, что у гибридов

Рис. 19. Первый закон Менделя

первого поколения проявляются признаки только одного

из родителей (Рис.19.). Такие признаки были названы *доминантными*, а не проявляющиеся признаки – *рецессивными*. Обнаруженная закономерность была сформулирована как *единообразие гибридов первого поколения*.

В опытах Менделя в результате скрещивания различных сортов гороха было обнаружено *полное доминирование*, когда гибридные растения имели *фенотип* (совокупность внешних признаков) только одного из родителей. Более поздние исследования показали, что иногда наблюдается *неполное доминирование*, когда гибриды обладают промежуточным фенотипом. Так, при скрещивании растений ночной красавицы с красными цветками с растениями, имеющими белые цветки, все гибриды первого поколения имеют розовые цветки.

Элементарными единицами наследственности являются *гены*. Существование каких-то дискретных наследственных факторов в половых клетках было предположительно высказано Г. Менделем еще в 1865 г. В 1909 г. датский биолог Вильгельм Иогансен назвал дискретные наследственные факторы генами. Теперь стало известно, что ген

представляет собой участок молекулы ДНК. Совокупность генов организма называют *генотипом*. Генотип и внешняя среда определяют и формируют *фенотип* организма – совокупность морфологических, физиологических, поведенческих и др. признаков и свойств организма. Совокупность всех генов гаплоидного набора хромосом называют *геномом*.

Гены, определяющие развитие альтернативных признаков и расположенные в идентичных участках гомологичных хромосом, т.е. парные гены, называют *аллелями*, или *аллельными генами*. При диплоидном наборе хромосом в любой клетке животного или растения всегда имеется по два аллеля любого гена. В половых клетках (*гаметах*) в результате мейоза содержится только гаплоидный набор хромосом (n) и только по одному аллелю. При слиянии двух родительских гамет образуется клетка с диплоидным набором хромосом ($2n$) – *зигота*. Если у образовавшейся зиготы гомологичные хромосомы несут идентичные аллели, то это *гомозигота*. Этот термин был введен генетиком У. Бэтсоном в 1902 г. Под гомозиготностью понимают наследственно однородные организмы, в потомстве которых не происходит расщепления признаков. Горох, как самоопыляемое растение, гомозиготен. В отличие от гомозиготы, у *гетерозиготы* в гомологичных хромосомах локализованы разные аллели каждого гена, отвечающие за альтернативные признаки: например, горох с гладкими и морщинистыми семенами. Потомства *гетерозиготных особей* проявляют разные признаки. Как правило, гетерозиготные особи наиболее жизнеспособны.

Второй закон Менделя – расщепление признаков у гибридов второго поколения. Из гибридных семян гороха были выращены растения, которые затем были размножены естественным для гороха способом – путем самоопыления и таким образом получены семена второго поколения, не только желтые, но и зеленые. Соотношение желтых и зеленых семян в собранном урожае составило 6022:2001 соответственно, т.е. 3:1. Следовательно, при скрещивании гибридов первого поколения между собой во втором поколении произошло расщепление признаков по фенотипу 3:1. Аналогичные результаты были получены по паре признаков «гладкие и морщинистые семена», «пурпурная и белая окраска венчика». Данные экспериментов свидетельствовали о том, что у гибридов второго поколения проявляется рецессивный признак, скрытый в первом поколении.

Из полученной последовательности зигот F_2 (AA , Aa , Aa , aa , или AA , $2Aa$, aa) видно, что соотношение 3:1 по фенотипу объясняется тем, что в гомозиготе AA представлен только доминантный аллель A , отвечающий за желтый цвет семян, в гетерозиготах Aa доминирует аллель A и подавляет проявление рецессивного (a) фенотипа, т.е. зеленого цвета семян. Только в зиготе aa в фенотипе проявляется рецессивный признак – зеленый цвет семян. И совершенно очевидно, что соотношение по генотипу соответствует соотношению 1:2:1 ($AA:2Aa:aa$).

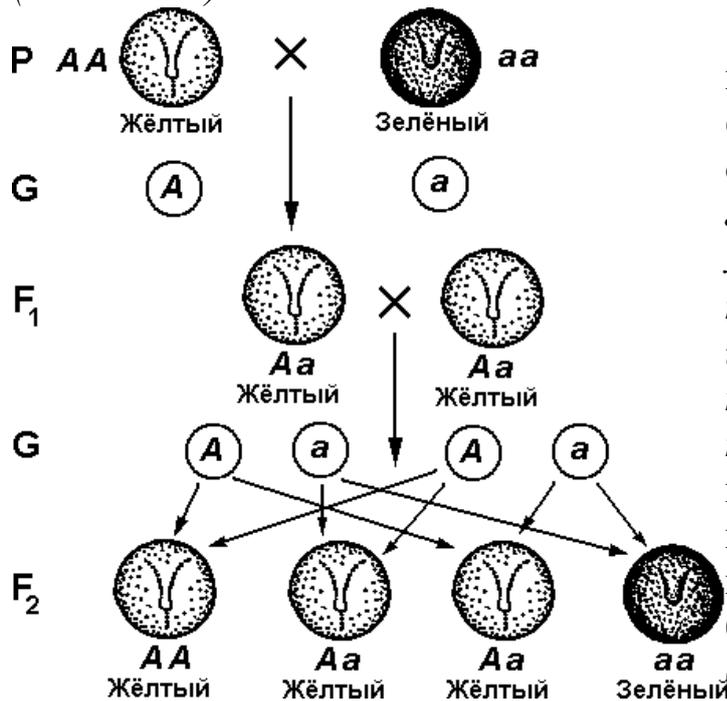


Рис. 20. Второй закон Менделя

Второй закон Менделя, или закон расщепления, формулируется следующим образом: *при скрещивании гибридов первого поколения между собой во втором поколении наблюдается расщепление в соотношении 3:1 по фенотипу и 1:2:1 по генотипу* (Рис.20.). У растения ночная красавица при скрещивании гибридов первого поколения (F_1) получены гибриды второго поколения (F_2), дающие расщепление и по фенотипу, и по генотипу 1:2:1. Следовательно, при

неполном доминировании в потомстве F_2 расщепление по фенотипу и генотипу совпадает (1:2:1).

Правило, или принцип, чистоты гамет. Для того чтобы объяснить явление расщепления у гибридов второго поколения, Г. Мендель предложил *гипотезу чистоты гамет*. Через гаметы при половом размножении организмов осуществляется связь между поколениями. Через гаметы передаются материальные наследственные факторы – гены, определяющие и контролируемые тот или иной признак или свойство организма. Гаметы генетически чисты, т.е. несут только один ген из аллельной пары (например, A или a). В зиготе, образующейся при слиянии гамет, присутствует пара аллелей того или иного гена. Так, гетерозиготная форма Aa содержит доминантный (A) и рецессивный (a) аллели. Гаметы, участвующие в образовании гетерози-

готы Aa , содержат только по одному аллелю: A и a . Слияние гамет и образование гетерозиготы можно записать как: $A \times a = Aa$. В зиготе аллели не смешиваются и ведут себя как независимые единицы. Согласно гипотезе чистоты гамет, у гетерозиготной особи Aa будут с одинаковой вероятностью формироваться гаметы с геном A и гаметы с геном a , а гомозиготные особи AA или aa будут давать гаметы A и a , соответственно.

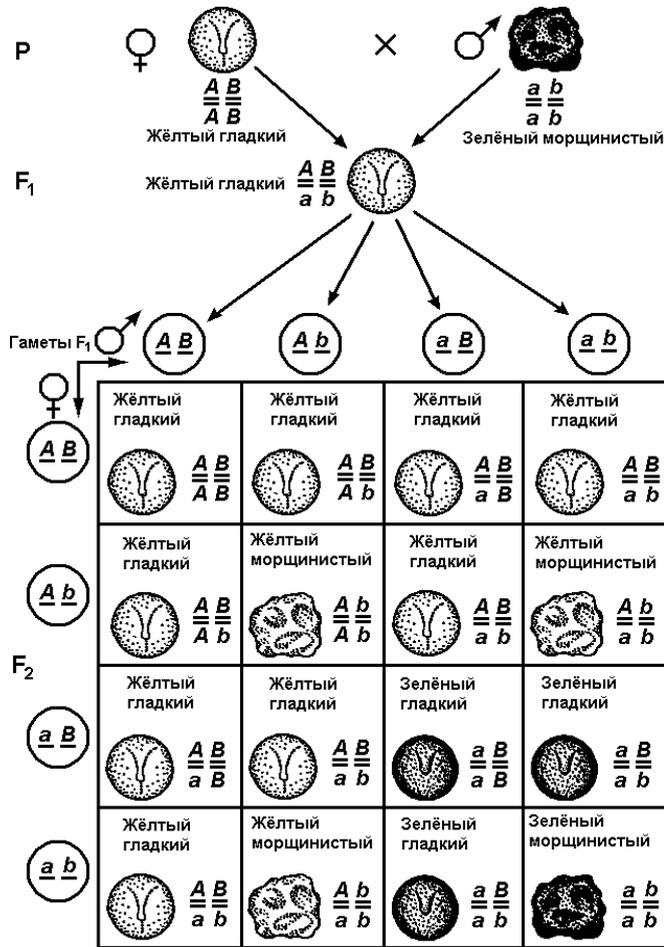
Таким образом, гетерозиготные организмы дают различающиеся по аллелям гаметы и поэтому в их потомстве наблюдается расщепление. Гомозиготные особи образуют один вид гамет и поэтому при самоопылении не дают расщепления. В настоящее время благодаря исследованиям митоза, мейоза гипотеза чистоты гамет, предложенная Г. Менделем, получила неоспоримое цитологическое подтверждение.

Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя. С помощью моногибридного скрещивания Г. Мендель установил закономерности наследования одного отдельно взятого признака. В природных условиях могут скрещиваться особи, различающиеся по двум и более признакам. Для таких более сложных случаев существуют свои закономерности наследования признаков.

Вслед за опытами по моногибридному скрещиванию Мендель стал исследовать наследование признаков, за которые отвечают уже две пары аллелей. В частности, ученый наблюдал наследование не только окраски семян гороха (желтые – A , зеленые – a), но и одновременно с этим характер их поверхности (гладкая – B , морщинистая – b). Скрещивание особей, отличающихся по двум парам аллелей, называется *дигибридным скрещиванием*. Одна пара аллелей (Aa) контролирует окраску семян, другая пара (Bb) – характер их поверхности. В рассматриваемой серии опытов Г. Мендель скрещивал растения гороха, с одной стороны, с желтыми (A), гладкими (B) семенами, с другой стороны – с зелеными (a) и морщинистыми семенами (b). В первом поколении все гибриды, как и ожидалось, имели желтые гладкие семена. Во втором поколении произошло независимое расщепление признаков – согласно гипотезе чистоты гамет, аллельные гены ведут себя как независимые, цельные единицы. Было получено: 315 желтых гладких семян (генотипы: $AABB$, $AaBb$, $AaBB$, $AABb$), 108 – зеленых гладких ($aaBB$, $aaBb$), 101 – желтых морщинистых ($AAbb$, $Aabb$), 32 – зеленых морщинистых ($aabb$). В целом расщепление по фенотипу дало 4 группы особей: с желтыми гладкими семенами – 9, с желтыми морщинистыми семенами – 3, с зелеными гладкими семенами – 3, с зелеными морщинистыми семенами – 3.

ми – 3, с зелеными морщинистыми семенами – 1. Более кратко это можно записать как $9AB:3Ab:3aB:1ab$.

Доминирование по рассматриваемым признакам определяется доминантными аллелями A и B , наличие которых и обуславливает соответствующий фенотип (Рис.21.). По этой причине различные генотипы могут дать один и тот же фенотип. Например, растения с жел-



тыми гладкими семенами (один фенотип) образованы четырьмя различными генотипами (гомозигота $AABB$, гетерозигота по обоим парам аллелей $AaBb$, гетерозигота по признаку окраски семян $AaBB$, гетерозигота по признаку поверхности семян $AABb$). Растения с зелеными морщинистыми семенами могут быть получены лишь при соединении рецессивных аллелей в гомозиготе ($aabb$), т.е. такие растения всегда гомозиготны. Полученные при дигибридном скрещивании количественные соотношения между числом фенотипов и генотипов во втором поколении справедливы для аллелей с полным доминированием. При промежуточном

характере наследования число фенотипов будет значительно больше. При неполном доминировании по обоим рассматриваемым признакам

Рис. 21. Третий закон Менделя число фенотипов и генотипов равно между собой.

Результаты проведенных экспериментов показаны в таблице, известной под названием *решетки Пеннета*, названной так по имени английского генетика Реджиналда Пеннета (1875– 1967). С помощью решетки Пеннета легко установить все возможные сочетания мужских и женских гамет. Гаметы родителей указываются по верхнему и левому краям решетки, а в ячейки решетки вписываются генотипы зигот, образовавшихся при слиянии гамет. Установлено, что при

дигибридном скрещивании, так же, как и при моногибридном скрещивании, каждая пара аллелей ведет себя независимо от другой пары.

Третий закон Менделя, или закон независимого комбинирования (наследования) признаков, формулируется следующим образом: *расщепление по каждой паре генов идет независимо от другой пары генов*. Из этого следует, что каждая пара альтернативных признаков ведет себя в ряду поколений независимо друг от друга. Среди потомков второго поколения появляются особи с новыми (по отношению к родительским) комбинациями признаков.

Статистический характер законов Г.Менделя. В опытах с горохом при моногибридном скрещивании Г.Мендель получил соотношение по изучаемому признаку 3,0095:1,0, т.е. близкое к теоретически ожидаемому 3:1. Ученый оперировал сравнительно крупными числами (им было проанализировано более 8 тыс. семян), поэтому его результат был близок к расчетному. Более или менее точное выполнение соотношения 9:3:3:1 при дигибридном скрещивании также возможно лишь при анализе большого фактического материала. В частности, Г. Менделем было получено соотношение 9,84:3,38:3,16:1,0. Результаты такого анализа не свидетельствуют о невыполнении законов Менделя. Законы генетики носят статистический характер. Из этого следует, что чем больше материала по расщеплению признаков будет рассмотрено и проанализировано, тем точнее будут выполняться данные статистические закономерности. При локализации генов в половых хромосомах или в ДНК пластид, митохондрий и других органоидов, результаты скрещиваний могут не следовать законам Менделя.

2.1.2. Хромосомная теория Т. Моргана и сцепленное наследование

Дальнейшие многочисленные опыты над душистым горошком подтвердили справедливость законов Менделя. Этим был показан всеобщий характер законов Менделя. Но Г. Мендель изучал наследование только семи пар признаков у душистого горошка. Позже было обнаружено, что окраска цветков и форма пыльца душистого горошка полностью наследуются потомками, т.е. эти признаки не дают независимого распределения в потомстве. Со временем таких исключений из закона независимого распределения (комбинирования) признаков накапливалось все больше и больше. Явление независимого распределения генов базируется на том, что гены разных аллелей размещены в разных парах гомологичных хромосом. Однако извест-

но, что число генов в любом организме значительно превышает количество хромосом и в одной хромосоме расположено много генов. Каковы же правила наследования признаков, если разные (неаллельные) гены локализованы в одной паре гомологичных хромосом?

Закономерности наследования неаллельных генов исследовал американский генетик Томас Гент Морган (1866–1945). Опытами над дрозофилой Т. Морганом было детально показано, что гены, локализованные в одной хромосоме, сцеплены между собой и наследуются совместно (сцеплено), а не распределяются независимо. Они составляют группу сцепления. Количество групп сцепления соответствует числу парных хромосом, т.е. числу хромосом в гаплоидном наборе. Например, у человека 23 группы сцепления, у гороха – 7, а у дрозофилы – только 4. *Сцепленные гены* расположены в хромосоме в линейном порядке. Впервые явление сцепления обнаружили в 1906 г. У. Бэтсон и Р. Пеннет в опытах по скрещиванию душистого горошка. Сцепленные гены изображаются символами. Особь, обладающая генотипом AB/ab , производит в равных количествах гаметы AB и ab , а также некоторое число новых гамет Ab и aB , с комбинациями генов, отличающимися от родительских хромосом. Причиной возникновения новых гамет являются *перекрест (кроссинговер) гомологичных хромосом* и взаимный обмен гомологичными участками. В результате явления кроссинговера происходит перекомбинация аллелей разных генов. Обычно этот перекрест гомологичных хромосом наблюдается при мейозе. В результате возникают новые хромосомы, качественно отличные от исходных. Частота кроссинговера между сцепленными неаллельными генами, расположенными в одной хромосоме, пропорциональна расстоянию между ними. Естественно, что чем ближе друг от друга расположены гены, тем они более тесно сцеплены и тем меньше вероятность их разделения при кроссинговере. Если же расстояние между генами в хромосоме велико, сцепление между ними ослаблено и вероятность кроссинговера существенно повышается.

Благодаря перекресту гомологичных хромосом происходит процесс *рекомбинации генов*. Перераспределение генетического материала родителей в потомстве приводит к наследственной *комбинативной изменчивости* живых организмов и служит важным материалом для дальнейших эволюционных преобразований. Биологическое значение кроссинговера, или перекреста, гомологичных хромосом заключается в возможности создания новых наследственных комбинаций.

ций генов и повышения тем самым уровня наследственной изменчивости.

Изучение групп сцепления привело ученых к построению схемы взаимного расположения в хромосоме генов, находящихся в одной группе сцепления. Такая схема получила название *генетической карты хромосомы*. Идея построения хромосомных карт организмов оказалась возможной благодаря исследованиям явления кроссинговера, проведенным Т. Морганом и его сотрудниками. Расстояние между генами на генетической карте хромосомы определяют по частоте (проценту) перекреста (кроссинговера) между ними. За единицу расстояния на генетической карте принята *морганида*, которая соответствует 1% кроссинговера. Самые полные генетические карты составлены для дрозофилы (изучено более 1000 мутантных генов) и кукурузы (более 400 генов в 10 группах сцепления). Составлены генетические карты для томата, пшеницы, гороха, лабораторной мыши, различных вирусов и пр. (рис. 2.5). Генетические карты не только имеют огромное теоретическое значение (появилась возможность сравнения строения генома у различных видов), но и позволяют более обоснованно строить селекционную работу, проводить эволюционные исследования, выяснять филогенетические связи групп организмов. Одним из основных методов такой работы является геномный анализ (определение совокупности генов гаплоидного набора хромосом) родственных групп организмов.

2.1.3. Генетика пола. Сцепленное с полом наследование

В природе для большинства видов раздельнополых организмов характерно приблизительно равное соотношение между особями мужского (самцами) и женского (самками) пола. Расщепление по признаку пола в потомстве происходит в соотношении 1:1. Что же определяет появление особей того или иного пола? Оказывается хромосомный набор самцов и самок неодинаков. Например, в соматических клетках (т.е. в клетках тела) дрозофилы имеется четыре пары хромосом. Из них три пары у особей мужского и женского пола идентичные – это *аутосомы*. Аутосомы не отвечают за определение пола. По четвертой паре хромосом у самцов и самок плодовых мушек видны четкие различия. Именно хромосомы этой пары отвечают за наследование того или иного пола. Такие хромосомы были названы *половыми хромосомами*. В соматических клетках самок дрозофилы хромосомы четвертой пары (половые хромосомы) одинаковы и по форме напо-

минают букву X. Их называют *X-хромосомами* и обозначают как XX. В соматических клетках самца дрозофилы половые хромосомы различны по форме: одна X-хромосома и одна хромосома, похожая на латинскую букву Y и названная *Y-хромосомой*. Следовательно, набор половых хромосом самца обозначается как XY. Поскольку диплоидный набор хромосом особей женского пола всегда представлен парными AA-хромосомами, яйцеклетки в результате мейоза получают по одному набору аутосом и одной половой X-хромосоме, т.е. гаплоидный набор хромосом. У самцов дрозофилы при мейозе образуются половые клетки (сперматозоиды) с гаплоидным набором хромосом и различающиеся по половым хромосомам: сперматозоиды с X-хромосомой и сперматозоиды с Y-хромосомой. Яйцеклетка имеет одинаковую вероятность оплодотворения спермиями с X- и Y-хромосомами. Таким образом, реализуются две равновероятные комбинации (1:1) половых хромосом: XX (самки) и XY (самцы).

Женский пол гомогаметен (дает только гаметы X), а мужской – гетерогаметен (дает гаметы двух видов: X и Y). Для птиц, пресмыкающихся, некоторых бабочек наоборот характерна гетерогаметность самок и гомогаметность самцов.

Пол организма определяется при оплодотворении (при образовании зиготы) и зависит от хромосомного набора гаметы самца. Таков же механизм определения пола у человека. В диплоидном наборе у человека 46 хромосом, или 23 пары. Из них 22 пары – это аутосомы и одна пара – половые хромосомы: у мужчин XY, у женщин AA. У некоторых насекомых Y-хромосома отсутствует. У самцов насекомых присутствует только одна половая хромосома – X-хромосома. При оплодотворении яйцеклетки (в ней имеется одна X-хромосома) мужской гаметой с A'-хромосомой образуется зигота XX, из которой развивается самка, а гаметой без половой хромосомы – зигота X, из которой развивается самец.

Признаки, определяемые генами аутосом, наследуются независимо от того, кто из родителей является их носителем. Некоторые признаки контролируются генами, локализованными в половых хромосомах. Наследование таких признаков связано с полом.

Наследование признаков, гены которых локализованы в X- и Y-хромосомах, называют наследованием, сцепленным с полом. Хрестоматийным примером сцепленного наследования служит пример наследования черепаховой окраски у кошек. Черепаховая окраска – сочетание черных и желтых участков – встречается только у кошек.

Котов с черепаховой окраской нет. Этот факт смогли объяснить лишь после изучения явления наследования, сцепленного с полом. Установлено, что черная и рыжая окраска определяется аллелями, локализованными в X-хромосоме: черная окраска кошек определяется геном В, рыжая – геном b. В Y-хромосоме эти гены отсутствуют. X-хромосома, несущая аллель В, обозначается как X^B , а X-хромосома, несущая аллель b, – X^b . Только сочетание $X^B X^b$ дает черепаховую окраску. Одновременно аллели В и b могут быть лишь при сочетании XX, т. е. только у кошек. Коты (XY) могут быть либо черными ($X^B Y$), либо рыжими ($X^b Y$).

Тяжелое наследственное заболевание человека – гемофилия (несвертываемость крови) – наследуется сцепленно с полом. Болеть гемофилией, за редчайшими исключениями, могут только мужчины. Заболевание обусловлено рецессивным геном h, локализованным в X-хромосоме. Ген нормальной свертываемости крови H также локализован в X-хромосоме. Поэтому даже гетерозиготные по этому признаку женщины ($X^H X^h$) обладают нормальной свертываемостью крови. В генотипе мужчины-гемофилика присутствует сочетание $X^h Y$.

2.1.4. Сцепление генов и кроссинговер

Рассматривая 2-й закон наследственности, мы видели, что перераспределение генов имеет независимый характер и связано с прохождением отцовского и материнского членов каждой пары хромосом при мейозе в разные гаметы. Следовательно, в независимое перераспределение или рекомбинацию генов вовлекаются те наборы генов, которые располагаются на разных хромосомах. Такую рекомбинацию называют свободной рекомбинацией. Однако еще в 1910 г. Т. Морган установил, что гены, располагающиеся на одной хромосоме, сцеплены между собой, причем степень сцепления генов зависит от расстояния между ними. Следовательно, Т. Морган установил, что 2-му закону наследственности подчиняются лишь гены, локализованные на разных хромосомах. Однако значение этих наблюдений заключалось также и в том, что они послужили основой для формулирования в дальнейшем Т. Морганом и его сотрудниками представлений о линейном расположении генов на хромосомах. На основе этих представлений стали создавать генетические карты хромосом не только дрозофилы, но и других организмов.

Сцепление генов хорошо изучено в случаях многих видов животных и растений, показано, что оно присуще как женским, так и мужским особям. Чтобы лучше понять природу сцепления, рассмотрим его на описанном шведским генетиком Хатчисоном примере сцепления генов, детерминирующего форму и окраску семян кукурузы.

Обозначим символом C доминантный аллель, детерминирующий окраску семян, символом c – рецессивный аллель, детерминирующий отсутствие окраски семян, символом S – доминантный аллель, детерминирующий нормальную форму семян и символом s – рецессивный аллель, детерминирующий морщинистость семян. Если скрещивать растения CS/CS и cs/cs , то гибриды F_1 , обладая генотипом CS/cs , будут давать окрашенные семена нормальной формы. В соответствии со вторым законом наследственности при независимом перераспределении генов C и S гибриды F_1 должны были продуцировать гаметы CS , Cs , cS и cs , причем в равных количествах, оплодотворение которых гаметами организмов cs (скрещивание гибридов F_1 с исходным родителем cs) должно было дать потомство четырех фенотипических типов в отношении 1:1:1:1. Между тем скрещивание гибридов F_1 с исходными родительскими организмами cs приводило к получению организмов в совершенно иных количественных отношениях, а именно:

- растения CS/cs (окрашенные семена нормальной формы) – 4032,
- растения Cs/Cs (окрашенные сморщенные семена) – 149,
- растения cS/cs (бесцветные семена нормальной формы) – 152 и
- растения cs/cs (бесцветные сморщенные семена) – 4035.

Легко видеть, что среди 8368 растений преобладали организмы, дающие окрашенные нормальные по форме и бесцветные сморщенные семена ($4032 + 4035 = 8067$, или 96,4%), т. е. характеризующиеся комбинациями родительских признаков. Что касается остальной части растений ($149 + 152 = 301$, или 3,6% от 8368), которые давали окрашенные сморщенные и бесцветные нормальной формы семена, то они обладали рекомбинантными признаками. Если бы растения этих четырех типов встречались в равных количествах, то это означало бы независимое перераспределение (рекомбинацию) генных пар $C-c$ и $S-s$. Между тем полученные результаты свидетельствовали о том, что пе-

пераспределение этих генных пар является зависимым, ибо комбинации родительских генов встречаются чаще, чем в 50% случаев. Другими словами, последние сцеплены между собой в 96,4% случаев.

То, что данные две пары генов имеют зависимое распределение, нашло также подтверждение в экспериментах по скрещиванию кукурузы, одни из которых дают бесцветные нормальной формы семена, а другие – окрашенные сморщенные семена. Следовательно, любые родительские комбинации двух пар генов, локализованных на одной и той же хромосоме, благодаря сцеплению оказываются вместе в одинаковом количестве гамет, продуцируемых гетерозиготами.

Рассмотренный пример сцепления двух генов является самым простым. Между тем можно предположить далее, что если ген А сцеплен с генами В и С, тогда последние также сцеплены между собой. Изучение сцепления генов у многих организмов путем скрещивания и определения независимого или зависимого (сцепленного) характера в распределении их генов позволило установить, что сцепление встречается между многими генами, а сцепленные гены составляют группы сцепления. Следовательно, геномы состоят из групп сцепленных генов или просто групп сцепления, причем количество групп сцепления обычно соответствует количеству хромосомных пар. У дрозофилы, имеющей 4 пары хромосом, установлено 4 группы сцепления, у кукурузы – 10 хромосомных пар и 10 групп сцепления, у садового гороха – 7 пар хромосом и 7 групп сцепления.

В случае животных, у которых пол детерминируется генетически, следует рассматривать гены, расположенные на X- и Y-хромосомах, в качестве самостоятельных групп сцепления.

Как мы уже отмечали, в соответствии с заключением Т. Моргана гены сцеплены тогда, когда локализованы на одной хромосомной паре. Допуская, что хромосомы остаются интактными при вступлении их в гаметы, локализованные на них гены всегда наследуются вместе. В этом случае можно говорить об их полном сцеплении. Однако, рассматривая сцепление генов у кукурузы, мы видели, что полного сцепления генов не бывает, поскольку происходит формирование гамет не только двух родительских типов, но и гамет рекомбинантных типов (вследствие рекомбинации генов). Об отсутствии полного сцепления свидетельствуют также данные, полученные при изучении других организмов, механизм этого явления заключается в том, что в процессе

гаметогенеза хромосомы клеток могут подвергаться разрывам в одном или нескольких местах, а сегменты, образующиеся в результате разрыва одной хромосомы, могут смыкаться с сегментами гомологичной хромосомы при условии, что в последней тоже были разрывы, причем в аналогичных местах. Как мы видели, гены С и S у кукурузы в 97% случаев (гамет) остаются сцепленными в родительских комбинациях и примерно в 3% случаев (гамет) они не связаны между собой и находятся в рекомбинантных сочетаниях. Обмен между хромосомными сегментами гомологичных хромосом, сопровождаемый рекомбинацией сцепленных генов, получил название кроссинговера (Т. Морган), а явление, обусловленное этим механизмом, называют генетической рекомбинацией. В результате рекомбинации из двух исходных комбинаций генов создается новая комбинация. Возвращаясь к случаю рекомбинации генов у кукурузы, можно сказать, что кроссинговер произошел в сегменте хромосомы между локусами (местами), занимаемыми генами С и S, вследствие двух разрывов в этих участках хромосомы у отдельных клеток.

Кроссинговер начинается с того, что гомологичные хромосомы спариваются. После этого каждый гомолог спаренных хромосом расщепляется на две хроматиды, удерживаемые центромерой, причем между двумя хроматидами из четырех устанавливаются так называемые хиазмы (X-образные фигуры или перекресты). В дальнейшем в этих двух хроматидах происходят разрывы, за которыми наступает воссоединение концов разорванных хроматид. Благодаря разрыву и воссоединению сегментов происходит формирование новых хроматид (Рис.22.). Важно подчеркнуть, что хиазмы обуславливают перекресты лишь двух хроматид из четырех, не нарушая при этом структуры остальных двух хроматид, вследствие чего кроссинговер захватывает только две хроматиды.

Благодаря этому сформированные в процессе мейоза хромосомы несут гены, располагавшиеся до мейоза на разных членах пар гомологичных хромосом. Классическая методика измерения сцепления заключается в скрещивании организмов, различающихся между собой по двум и более сцепленным генам, в получении гетерозиготных по этим генам гибридов F1 (например, АВ/ав или Ав/aВ), в обратных скрещиваниях гибридов F1 с гомозиготными по этим генам организмами (ав/ав) и в учете особенностей потомства, полученного после

обратных скрещиваний. Установив количество особей с родительскими комбинациями генов и особей с рекомбинациями генов, определяют частоту рекомбинаций (в процентах к общему количеству организмов, полученных после обратных скрещиваний). Другие методы измерения сцепления основаны на результатах гибридизации соматических клеток или результатах клонирования генов.

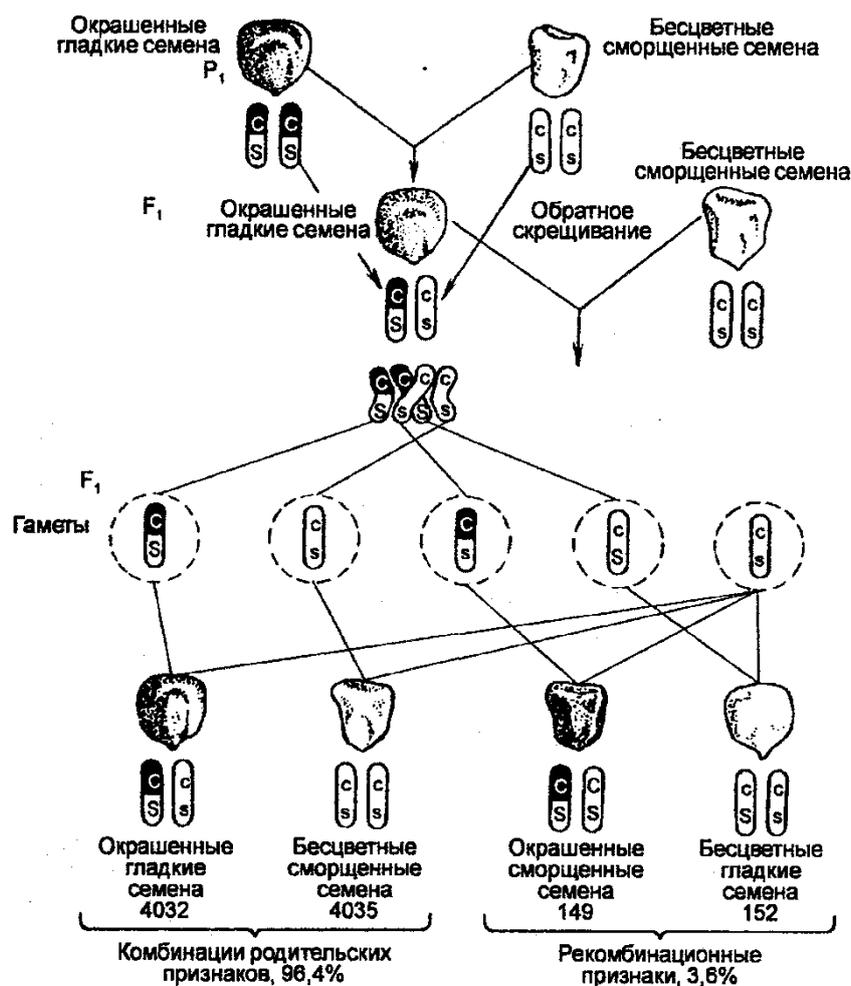


Рис.22. Сцепление генов и кроссинговер

На степень сцепления генов влияют различные факторы. Известно, что частота кроссинговера снижается с возрастом организмов, под воздействием ионизирующей радиации и других сильнодействующих факторов.

Кроссинговер, как уже отмечено, имеет место лишь в процессе гаметогенеза при мейозе. Однако он может происходить и в соматических клетках. Соматический кроссинговер установлен у растений и

животных многих видов. У организмов, размножающихся только половым путем, результаты соматического кроссинговера не наследуются.

Контрольные вопросы

1. Что изучает генетика? Когда генетика сформировалась как наука?
2. Что такое моногибридное скрещивание?
3. С каким растением проводил опыты Г. Мендель? Что вы можете сказать о Менделе как об экспериментаторе?
4. Какой закон вывел Г. Мендель на основе моногибридного скрещивания?
5. Дайте определение аллельных генов. Объясните термины «гомозигота» и «гетерозигота».
6. Что такое генотип и фенотип? Существует ли между ними связь?
7. Сформулируйте второй и третий законы Менделя.
8. В чем заключается основное отличие дигибридного скрещивания от моногибридного?
9. Каковы цитологические основы правила чистоты гамет?
10. На каких объектах проводил исследования Т.Морган?
11. Какие гены называют сцепленными?
12. При каких условиях может возникать кроссинговер?
13. Какие принципы положены в основу при составлении генетической карты хромосомы?
14. Где на практике используют генетические карты хромосомы? Что это дает?
15. Как называются хромосомы, не отвечающие за определение пола организма?
16. Как обозначают наборы половых хромосом самца и самки?
17. Какие хромосомы обеспечивают наследование признаков, сцепленных с полом?
18. Назовите тяжелое наследственное заболевание человека, сцепленное с полом?
19. Какое сочетание генов дает черепаховую окраску у кошек?
20. В результате каких процессов возникают новообразования при скрещивании?
21. При скрещивании серого и белого кроликов во втором поколении появляются черные особи – какие гены и в каком состоянии

обеспечивают черную окраску меха кроликов? Приведите варианты генотипов черных кроликов.

2.2. Закономерности изменчивости

Изменчивость как свойство приобретать новые признаки характера для всех живых организмов. Ч. Дарвин различал две формы изменчивости: наследственную и ненаследственную, или модификационную.

2.2.1. Наследственная, или генотипическая, изменчивость

Наследственная изменчивость обусловлена изменениями генов или возникновением их новых комбинаций. Наследственная изменчивость связана с изменениями генотипа организма.

Термин «мутация» (от лат. *mutatio* – изменение) долгое время использовался в биологии для обозначения любых скачкообразных изменений. Например, немецкий палеонтолог В. Вааген называл мутацией переход от одних ископаемых форм к другим. Мутацией называли также появление редких признаков, в частности, меланистических форм среди бабочек.

Современные представления о мутациях сложились к началу XX столетия. Например, российский ботаник Сергей Иванович Коржинский в 1899 г. разработал эволюционную теорию гетерогенезиса, основанную на представлениях о ведущей эволюционной роли дискретных (прерывистых) изменений.

Однако наиболее известной стала мутационная теория голландского ботаника Хьюго (Гуго) Де Фриза (1901 г.), который ввел современное, генетическое понятие мутации для обозначения редких вариантов признаков в потомстве родителей, которые не имели этого признака.

Де Фриз разработал мутационную теорию на основе наблюдений за широко распространенным сорным растением – ослинником двулетним, или энотерой (*Oenothera biennis*). У этого растения существует несколько форм: крупноцветковые и мелкоцветковые, карликовые и гигантские. Де Фриз собирал семена с растения определенной формы, высевал их и получал в потомстве 1...2% растений другой формы. В дальнейшем было установлено, что появление редких вариантов признака у энотеры не является мутацией; данный эффект обусловлен особенностями организацией хромосомного аппарата этого растения. Кроме того, редкие варианты признаков могут быть обу-

словлены редкими сочетаниями аллелей (например, белая окраска оперения у волнистых попугайчиков определяется редким сочетанием aabb).

Основные положения мутационной теории Де Фриза остаются справедливыми и по сей день (разумеется, с некоторыми современными уточнениями):

1. Мутации возникают внезапно, без всяких переходов. Существует особый тип мутаций, накапливающихся в течение ряда поколений (прогрессирующая амплификация в интронах).

2. Успех в выявлении мутаций зависит от числа проанализированных особей без изменений

3. Мутантные формы вполне устойчивы при условии 100%-ной пенетрантности (мутантному генотипу соответствует мутантный фенотип) и 100%-ной экспрессивности (одна и та же мутация проявляется у разных особей в равной степени).

4. Мутации характеризуются дискретностью (прерывистостью); это качественные изменения, которые не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг среднего типа (моды), существуют лицевые мутации, в результате которых происходит незначительное изменение характеристик конечного продукта

5. Одни и те же мутации могут возникать повторно. Это касается генных мутаций; хромосомные aberrации уникальны и неповторимы.

6. Мутации возникают в разных направлениях, они могут быть вредными и полезными. Сами по себе мутации не носят адаптивный характер; только в ходе эволюции, в ходе отбора оценивается «полезность», «нейтральность» или «вредность» мутаций в определенных условиях; при этом «вредность» и «полезность» мутаций зависит от генотипической среды. В настоящее время принято следующее определение мутаций:

Мутации – это качественные изменения генетического материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организма.

Организм, во всех клетках которого обнаруживается мутация, называется мутантом. Это происходит в том случае, если данный организм развивается из мутантной клетки (гаметы, зиготы, споры). В ряде случаев мутация обнаруживается не во всех соматических клетках организма; такой организм называют генетической мозаикой. Это происходит, если мутации появляются в ходе онтогенеза – индивидуального развития. И, наконец, мутации могут происходить только в

генеративных клетках (в гаметах, спорах и в клетках зародышевого пути – клетках-предшественницах спор и гамет). В последнем случае организм не является мутантом, но часть его потомков будет мутантами.

Различают «новые» мутации (возникающие *de novo*) и «старые» мутации. Старые мутации – это мутации, появившиеся в популяции задолго до начала их изучения; обычно о старых мутациях идет речь в генетике популяций и в эволюционной теории. Новые мутации – это мутации, появляющиеся в потомстве немутантных организмов ($\text{♀ AA} \times \text{♂ AA} \rightarrow \text{Aa}$); обычно именно о таких мутациях идет речь в генетике мутагенеза.

Мутация – это случайное явление, т.е. невозможно предсказать: где, когда и какое изменение произойдет. Можно только оценить вероятность мутации в популяциях, зная фактические частоты определенных мутаций. Например, вероятность появления у кишечной палочки устойчивости к тетрациклину равна 10^{-10} (одна десятиллиардная), поскольку лишь одна из 10 миллиардов клеток обнаруживает устойчивость к этому антибиотику (зато все потомство этой бактерии будет устойчивым к тетрациклину).

Установлено, что мутабельность гена (т.е. частота появления определенной мутации) зависит от природы гена: существуют гены, склонные к мутированию, и относительно стабильные гены.

Вероятность события – это математическая абстракция, математическое ожидание того, или иного события. Вероятность случайного события лежит в пределах от 0 до 1. Математическое ожидание определяется вне опыта (априорно), на основании дедуктивных рассуждений. Например, при подбрасывании монеты вероятность выпадения «орла» равна вероятности выпадения «решки» и равна 50% или 0,5: $P_O = P_P = 0,5$.

Однако в биологии вероятность многих событий не может быть найдена вне опыта, например, вероятность рождения ребенка с синдромом Дауна. Тогда понятие математической вероятности подменяется понятием статистической вероятности. Статистическая вероятность определяется опытным путем (апостериорно). Численно статистическая, или апостериорная вероятность события равна относительной частоте этого события. Например, на 700 новорожденных приходится один ребенок с болезнью Дауна. Тогда статистическая вероятность рождения ребенка с этим заболеванием равна $1/700 \approx 0,0014$.

Относительная частота колеблется около некоторого постоянно-го числа, которое и является математическим ожиданием события. Чем больше проведено наблюдений, тем больше апостериорная вероятность приближается к математическому ожиданию данного события.

В одной и той же клетке может произойти несколько мутаций. Однако единичная мутация – это редкое событие. Поэтому для нахождения вероятности одновременного появления двух, трех и более мутаций нельзя использовать правило перемножения вероятностей. Вероятность того, что в клетке не произойдет ни одной мутации, произойдет одна мутация или более рассчитывается по закону Пуассона (чем выше вероятность одиночной мутации, тем более симметричной становится кривая распределения):

Множественные аллели и генокопии

В одном и том же гене могут возникать разные мутации: тогда возникают серии множественных аллелей. Например, у мушки дрозофилы ген white («уайт» – белый), определяющий окраску глаз представлен последовательно доминирующими аллелями: w^+ (темно-красные глаза) $>$ w^{ch} (вишневые) $>$ w^a (абрикосовые) $>$ w^{bf} (тускло-желтые) $>$ w (белые) и т.д. У кроликов ген, определяющий степень выраженности альбинизма, представлен последовательно доминирующими аллелями: C (нормальная, неальбинистическая окраска) $>$ c^{sh} (шиншиловая) $>$ c^{h} (горностаевая) $>$ c (полный альбинизм). У мышей ген, определяющий общую окраску тела, также представлен последовательно доминирующими аллелями: A^Y (желтая) $>$ A^L (агути со светлым брюхом) $>$ A (агути, норма) $>$ a^t (черная с подпалинами) $>$ a (черная). Исходное, нормальное состояние аллеля традиционно называется дикими типом (часто обозначается символом $+$). Диким типом называют также нормальный генотип и нормальный фенотип. Сочетание двух мутантных аллелей называется компаундом (например, $w^{ch} // w^{bf}$ или $a^t // a$).

В то же время, в неаллельных, т.е. в разных генах (или в разных участках одного и того же гена) могут возникать мутации со сходным фенотипическим эффектом. Такие мутации называются генокопиями. Генокопии необходимо учитывать в здравоохранении (сходные наследственные заболевания – например, гемоглобинопатии – могут быть обусловлены разными мутациями), в селекционном процессе

(например, мутациями в разных генах может быть обусловлена устойчивость к фитопатогенным грибам у разных сортов растений).

Общие свойства мутаций

В настоящее время считается, что многие мутации не оказывают существенного влияния на жизнеспособность особей; такие мутации называются нейтральными. Нейтральность мутаций часто обусловлена тем, что большинство мутантных аллелей рецессивно по отношению к исходному аллелю. Однако существуют мутации, приводящие к гибели организма (летальные) или заметно снижающие его жизнеспособность (полуметальные). В определенных условиях мутации могут повышать жизнеспособность организмов (как в примере с серповидноклеточной анемией).

По способности передаваться при половом размножении различают соматические и генеративные мутации. Соматические мутации не затрагивают половые клетки и не передаются потомкам. В результате соматических мутаций возникают генетические мозаики. Генеративные мутации происходят в половых клетках и могут передаваться потомкам. При участии мутантных половых клеток образуются полностью мутантные организмы.

Мутации возникают как в аутосомах, так и в половых хромосомах; соответственно различают аутосомные мутации и мутации, сцепленные с полом. Кроме того, по возможности проявления в фенотипе различают доминантные, полудоминантные и рецессивные мутации (заметим, что подавляющее большинство мутаций является рецессивными).

Мутантный аллель может возвращаться в исходное состояние. Тогда первоначальная мутация называется прямой (например, переход $A \rightarrow a$), а другая – обратной мутацией, или реверсией (например, обратный переход $a \rightarrow A$).

Классификации мутаций

Мутации классифицируют на основании различных критериев. Например, по уровню фенотипического проявления различают следующие мутации: биохимические (изменяется структура белков); физиолого-биохимические (изменяется обмен веществ); онтогенетические (изменяется характер онтогенеза); физиолого-репродуктивные (изменяются плодовитость, границы репродуктивного периода); ана-

томо-морфологические (изменяется внутреннее и внешнее строение организмов); этологические (поведенческие).

По уровню организации генетического материала, затронутого изменением, все мутации делят на генные, хромосомные и геномные.

Генные мутации выражаются в изменении структуры отдельных участков ДНК. По своим последствиям генные мутации делятся на две группы: мутации без сдвига рамки считывания и мутации со сдвигом рамки считывания.

Мутации без сдвига рамки считывания происходят в результате замены нуклеотидных пар, при этом общая длина ДНК не изменяется. В результате возможна замена аминокислот, однако из-за вырожденности генетического кода возможно и сохранение структуры белка.

Пример 1. Замена аминокислотного остатка в составе полипептида (миссенс-мутации). В состав молекулы гемоглобина человека входят две α -цепи (α -цепь закодирована в 16-ой хромосоме) и две β -цепи (β -цепь закодирована в 11-ой хромосоме). В состав β -цепи входит 146 аминокислотных остатков, при этом в нормальной β -цепи шестым аминокислотным остатком является глутаминовая кислота. С участием нормальной β -цепи образуется нормальный гемоглобин – HbA. В нетранскрибируемой нити участка ДНК, кодирующего β -цепь, глутаминовая кислота закодирована триплетом ГАА. Если же в результате мутации в ДНК произойдет замена триплета ГАА на триплет ГТА, то на месте глутаминовой кислоты в молекуле гемоглобина в соответствии с генетическим кодом появится валин. В итоге вместо гемоглобина HbA появится новый гемоглобин – HbS. Такая замена всего лишь одного нуклеотида и одной аминокислоты приводит к развитию тяжелого заболевания – серповидноклеточной анемии.

На клеточном уровне серповидноклеточная анемия проявляется в том, что при гипоксии (недостатке кислорода) эритроциты приобретают форму серпа и теряют способность к нормальному транспорту кислорода. Гомозиготы HbS/HbS умирают в раннем детстве. Зато гетерозиготы HbA/HbS характеризуются слабо измененными эритроцитами. При этом изменение формы эритроцитов значительно повышает устойчивость гетерозигот к малярии. Поэтому в тех регионах Земли, где свирепствует малярия (например, в Африке), отбор действовал в пользу гетерозигот. Таким образом, серповидноклеточная анемия – это пример относительности «полезности» и «вредности» мутаций.

Пример 2. Мутация без замены аминокислотного остатка в составе полипептида (сеймсенс-мутации). Если в нетранскрибируемой

нити участка ДНК кодирующего β -цепь гемоглобина, произойдет замена триплета ГАА на триплет ГАГ, то из-за избыточности генетического кода замены глутаминовой кислоты не произойдет. В итоге структура β -цепи гемоглобина не изменится, и в эритроцитах будет обнаруживаться только нормальный гемоглобин HbA. Таким образом, вовсе не любая генная мутация проявляется в фенотипе.

Особую группу образуют ликовые мутации, в результате которых происходит незначительное изменение характеристик конечного продукта. Это связано с заменой аминокислотных остатков в пассивной части белка: такие замены не оказывают существенного влияния на структуру и функции белка.

Мутации со сдвигом рамки считывания (фреймшифты) происходят в результате вставки или потери нуклеотидных пар, при этом общая длина ДНК изменяется. В результате происходит полное изменение структуры белка.

Однако если после вставки пары нуклеотидов происходит потеря пары нуклеотидов (или наоборот), то аминокислотный состав белков может восстановиться. Тогда две мутации хотя бы частично компенсируют друг друга. Это явление называется внутригенной супрессией.

Мутации со сдвигом рамки считывания составляют $\sim 80\%$ от всех генных мутаций. Вставки иначе называются инсерциями, а потери – эксцизиями. Процесс образования вставок называется инсерционным мутагенезом. Инсерционный мутагенез необходимо учитывать в генной инженерии.

Нонсенс-мутации. Особую группу генных мутаций составляют нонсенс-мутации с появлением стоп-кодонов (замена смыслового кодона на стоп-кодон). Нонсенс-мутации могут возникать как вследствие замен нуклеотидных пар, так и с потерями или вставками. С появление стоп-кодонов синтез полипептида вообще обрывается. В результате могут возникать нуль-аллели, которым не соответствует ни один белок. Соответственно, возможно и обратное явление: замена нонсенс-кодона на смысловой кодон. Тогда длина полипептида может увеличиваться.

Существуют особые мутации, влияющие на экспрессию генов у эукариот:

1. Мутации, изменяющие степень компактизации ДНК. В гигантских политенных хромосомах и в хромосомах типа ламповых щеток описаны мутации, инактивирующие ген, расположенный в каком-

либо одном участке ДНК, т.е. блокирующие декомпактизацию хроматина. Скрещивание гетерозигот по таким регуляторным мутациям в F₂ дает расщепление 3:1, указывая на то, что они затрагивают единичные менделирующие факторы.

2. Гомеозисные мутации. Изменяют порядок экспрессии генов. Фенотипический эффект гомеозисных мутаций заключается в превращении одних органов в другие. Например, у мушки дрозофилы мутация группы *bithorax*, контролирующей развитие грудных и брюшных сегментов у дрозофилы, может приводить к появлению крылоподобных образований вместо галтеров; мутации группы *antennapedia* выражаются в том, что у насекомых на месте антенн вырастают ножки; мутации *ophthalmoptera* – развитие крыла из имагинального диска глаза; мутации *proboscipedia* – развитие ноги или части антенны (в зависимости от температуры) вместо хоботка; у мушкетеров *tumorous head* ткани головы замещаются другими типами тканей, включая структуры, характерные для гениталий.

Некоторые мутации обладают плеiotропным действием, т.е. приводят к изменению сразу нескольких признаков:

Пример 1. Ароматические аминокислоты – триптофан, фенилаланин, тирозин – образуются из хоризмовой кислоты. Если некоторая мутация заблокирует хотя бы один этап синтеза хоризмовой кислоты, то клетка (организм) утрачивает способность к синтезу сразу трех аминокислот.

Пример 2. Один и тот же фермент (трансаминаза) контролирует синтез валина (из α -кетоиэовалериановой кислоты) и изолейцина (из α -кетоб-метилвалериановой кислоты). Если некоторая мутация нарушит функции этого фермента, то клетка (организм) утрачивает способность к синтезу сразу двух аминокислот.

Пример 3. Один и тот же полипептид (продукт экспрессии одного гена) может входить в состав разных ферментов. Например, белок-апофермент липоатдегидрогеназы кишечной палочки в качестве субъединицы входит в состав других ферментов: пируватдегидрогеназы, 2-оксоглутаратдегидрогеназы, глицинового расщепляющего комплекса. Тогда мутация в гене LDH скажется на активности всех перечисленных ферментов.

Мутация в одном гене может подавлять мутации, происходящие в других (неаллельных) генах. Это явление называется межгенной супрессией.

Методы выявления генных мутаций

Сложность выявления генных мутаций связана, во-первых, с рецессивностью большинства мутаций (вероятность их фенотипического проявления ничтожно мала), а во вторых с летальностью многих из них (мутанты не выживают).

Все множество методов выявления генных мутаций можно разделить на две группы: методы генетического анализа и биохимические методы.

1. Методы генетического анализа основаны на скрещивании возможных носителей мутации с тестерными линиями (линиями-анализаторами). Самый простой метод – это скрещивание носителей предполагаемой мутации с соответствующей рецессивно-гомозиготной линией, т.е. обычное анализирующее скрещивание.

Однако этот метод не позволяет выявить неизвестные мутации, а также летальные мутации. Поэтому создаются специальные тестерные линии для учета летальных мутаций.

Например, у мушки дрозофилы синтезирована тестерная линия М-5 (Мёллер-5), которая характеризуется особой структурой X-хромосом у самок. В этих хромосомах имеются аллели с определенным фенотипическим проявлением (доминантный аллель В – полосковидные глаза; рецессивный аллель *wa* – абрикосовые глаза; кроме того, имеется еще один аллель – *sc*, контролирующий отсутствие щетинок, но он в анализе обычно не учитывается). В хромосомах М-5 изменен порядок генов: имеется одна большая инверсия и одна малая, расположенная внутри большой (инверсии будут рассмотрены ниже); такое строение хромосом исключает появление кроссоверных особей при скрещивании мушек М-5 с другими линиями.

Для выявления мутаций используются самцы дикого типа – с нормальными X-хромосомами (аллели V^+ и w^+ – нормальные красные глаза, sc^+ – нормальные щетинки; нормальный порядок генов). Эти самцы подвергаются обработке мутагенами (факторами, повышающими частоту мутаций). В результате в их половых клетках часть X-хромосом мутирует, т.е. в них возникают мутации. Обработанные самцы скрещиваются с самками М-5. В первом поколении (F1) все самки имеют полосковидные темно-красные глаза, а самцы – абрикосовые полосковидные глаза. Кроме того, часть самок получает от отцов по нормальной X-хромосоме, а часть – по мутантной X-хромосоме. Все самцы получают от матерей М-5 только немутантные хромосомы с аллелями В и *wa*. В F1 рецессивные мутации у самок,

даже если они есть, не дают летального эффекта, поскольку они находятся в гетерозиготном состоянии: мутантная X-хромосома дикого типа от отца сочетается с немутантной M-5-хромосомой от матери.

Затем гибриды первого поколения скрещиваются между собой, и потомство каждой самки выращивается отдельно. Часть самок несет немутантную X-хромосому дикого типа, и в их потомстве обнаруживаются немутантные самцы дикого типа. Однако некоторая часть самок несет мутантную X-хромосому дикого типа с летальной мутацией; соответственно их сыновья, получившие такие хромосомы, не выживают, и самцы дикого типа в потомстве самок-носительниц не обнаруживаются.

В настоящее время, кроме тестерной линии M-5 используются и другие тестерные линии мушек дрозофил и других модельных объектов. Например, существуют тест-системы, позволяющие выявлять мутации X-хромосомах самцов в первом же поколении, а также мутации в аутосомах. Применение этих линий позволяет изучать закономерности мутационного процесса, однако классический генетический анализ далеко не всегда можно использовать для выявления мутаций в популяциях человека и многих других организмов.

2. Биохимические методы выявления мутаций исключительно разнообразны и основаны на применении различных методик.

а) Методики, основанные на выявлении определенных биохимических продуктов мутантных генов. Легче всего выявлять мутации по изменению активности ферментов или по утрате какого-либо биохимического признака. Например, у микроорганизмов на селективных питательных средах выявляются ауксотрофные формы, не способные синтезировать определенные вещества (по сравнению с нормальными, прототрофными формами).

б) Методики, основанные на непосредственном выявлении измененных нуклеиновых кислот и белков с помощью гелеэлектрофореза в сочетании с другими методиками (блот-гибридизации, авторадиографии).

Общие закономерности мутационного процесса.

Механизмы возникновения генных мутаций

По причинам возникновения различают спонтанные и индуцированные мутации.

Спонтанные (самопроизвольные) мутации возникают без видимых причин. Эти мутации иногда рассматривают как ошибки трех Р:

процессов репликации, репарации и рекомбинации ДНК. Это означает, что процесс возникновения новых мутаций находится под генетическим контролем организма. Например, известны мутации, которые повышают или понижают частоту других мутаций; следовательно, существуют гены-мутаторы и гены-антимутаторы.

В то же время, частота спонтанных мутаций зависит и от состояния клетки (организма). Например, в условиях стресса частота мутаций может повышаться. Индуцированные мутации возникают под действием мутагенов.

Мутагены – это разнообразные факторы, которые повышают частоту мутаций.

Впервые индуцированные мутации были получены отечественными генетиками Г.А. Надсоном и Г.С. Филипповым в 1925 г. при облучении дрожжей излучением радия.

Различают несколько классов мутагенов:

- Физические мутагены: ионизирующие излучения, тепловое излучение, ультрафиолетовое излучение.
- Химические мутагены: аналоги азотистых оснований (например, 5-бромурацил), альдегиды, нитриты, метилирующие агенты, гидроксилламин, ионы тяжелых металлов, некоторые лекарственные препараты и средства защиты растений.
- Биологические мутагены: чистая ДНК, вирусы, антивирусные вакцины.
- Аутомутагены – промежуточные продукты обмена веществ (интермедиаты). Например, этиловый спирт сам по себе мутагеном не является. Однако в организме человека он окисляется до ацетальдегида, а это вещество уже является мутагеном.

Общие закономерности мутагенеза

Мутации возникают не мгновенно. Вначале под воздействием мутагенов возникает предмутационное состояние клетки. Различные репарационные системы стремятся устранить это состояние, и тогда мутация не реализуется. Основу репарационных систем составляют различные ферменты, закодированные в генотипе клетки (организма). Таким образом, мутагенез находится под генетическим контролем клетки; это – не физико-химический, а биологический процесс.

Например, ферментные системы репарации вырезают поврежденный участок ДНК, если повреждена только одна нить (эту операцию выполняют ферменты эндонуклеазы), затем вновь достраива-

ется участок ДНК, комплементарный по отношению к сохранившейся нити (эту операцию выполняют ДНК-полимеразы), затем восстановленный участок сшивается с концами нити, оставшимися после вырезания поврежденного участка (эту операцию выполняют лигазы).

Существуют и более тонкие механизмы репарации. Например, при утрате азотистого основания в нуклеотиде происходит его прямое встраивание (это касается аденина и гуанина); метильная группа может просто отщепляться; однонитевые разрывы сшиваются. В некоторых случаях действуют более сложные, малоизученные системы репарации, например, при повреждении обеих нитей ДНК.

Однако при большом числе повреждений ДНК они могут стать необратимыми. Это связано с тем, что: во-первых, репарационные системы могут просто не успевать исправлять повреждения, а во-вторых, могут повреждаться сами ферменты систем репарации, необратимые повреждения ДНК приводят к появлению мутаций – стойких изменений наследственной информации.

К физическим мутагенам относятся: ионизирующее излучение (альфа-, бета-, гамма-, нейтронное и рентгеновское излучение), коротковолновое ультрафиолетовое излучение, СВЧ-излучение, действие экстремальных температур.

Действие ионизирующего излучения основано на ионизации компонентов цитоплазмы и ядерного матрикса. При ионизации возникают высокоактивные химические вещества (например, свободные радикалы), которые различным образом действуют на клеточные структуры. Рассмотрим наиболее изученные механизмы мутагенного воздействия ионизирующего излучения.

1. Непосредственное воздействие частиц с высокой энергией на ДНК, которое приводит к ее разрывам: одиночным (под воздействием гамма-квантов, рентгеновских лучей) или множественных (под воздействием альфа-частиц, нейтронного излучения). Это универсальный механизм возникновения хромосомных перестроек на всех стадиях клеточного цикла, но он действует очень грубо – обычно клетки теряют способность к нормальному делению и погибают. К разрывам ДНК приводит и ультрафиолетовое облучение.

2. Опосредованное воздействие ионизирующих факторов связано с нарушением структуры ферментов, контролирующих репликацию, репарацию и рекомбинацию ДНК. Этот механизм наиболее эффективно действует на синтетической стадии интерфазы. При больших дозах мутагенов клетки погибают. (Поскольку раковые клетки

делятся непрерывно, то облучение является универсальным средством подавления развития метастазов при онкологических заболеваниях – непрерывно делящиеся раковые клетки более уязвимы, чем медленно пролиферирующие или непролиферирующие нормальные клетки.)

Опосредованное воздействие ионизирующих факторов индуцирует самые разнообразные генные и хромосомные мутации. При опосредованном действии ионизирующих факторов их мутагенный эффект может быть снижен с помощью специальных веществ – радиопротекторов. К радиопротекторам относятся различные антиоксиданты, взаимодействующие с продуктами ионизации. В то же время, мутагенный эффект может быть усилен, например, высокая температура повышает мутагенный эффект радиации.

3. Особенности мутагенного действия ультрафиолетовых лучей. ДНК интенсивно поглощает жесткий ультрафиолет с длиной волны ≈ 254 нм. Основным продуктом является образование нуклеотидных димеров: два нуклеотида, расположенных рядом в одной цепи ДНК, «замыкаются» сами на себя, образуя пары «тимин–тимин» или «тимин–цитозин». При репликации ДНК напротив такой пары в достраиваемой цепи могут стать два любых нуклеотида, т.е. принцип комплементарности не выполняется. Ультрафиолетовый свет – это сравнительно мягкий мутаген, поэтому его широко используют в селекции растений, облучая проростки.

4. Особенности мутагенного действия экстремальных температур. Собственный мутагенный эффект экстремальных температур не доказан. Однако очень низкие или очень высокие температуры нарушают деление клетки (возникают геномные мутации). Экстремальные температуры усиливают действие других мутагенов, поскольку снижают ферментативную активность репарационных систем.

К химическим мутагенам относятся самые разнообразные вещества. Рассмотрим мутагенное действие некоторых из них.

Алкилирующие агенты. Вызывают алкилирование ДНК (например, метилирование, этилирование и т.д.). В результате при репликации ДНК нарушается принцип комплементарности, и происходит замена нуклеотидных пар: ГЦ \rightarrow АТ; ГЦ \rightarrow ЦГ; ГЦ \rightarrow ТА

Некоторые из алкилирующих агентов в природе не встречаются, их не распознают ферменты защитных систем. Такие вещества называются супермутагенами (например, N-метил-N-нитрозомочевина). Супермутагены применяются в селекции растений для получения ин-

дуцированных мутаций; их используют также как стимуляторы роста (в сверхмалых концентрациях).

Гидроксиламин. Избирательно аминирует цитозин, что также нарушает принцип комплементарности при репликации ДНК. В результате происходит замена ГЦ → АТ.

Нитриты. Осуществляют окислительное дезаминирование гуанина, аденина, цитозина. Также нарушается принцип комплементарности при репликации ДНК. В результате происходит замена АТ → ГЦ.

Аналоги оснований. Это вещества, сходные с «обычными» азотистыми основаниями. Однако они способны образовывать комплементарные пары с разными «нормальными» основаниями. Например, при репликации ДНК напротив гуанина вместо цитозина достраивается 5-бромурацил (аналог тимина). В дальнейшем напротив 5-бромурацила достраивается аденин, а напротив аденина – обычный тимин. Этот же процесс может идти и в противоположную сторону. В результате происходят замены: ГЦ → АТ или АТ → ГЦ.

Существует множество иных химических факторов, обладающих мутагенным, канцерогенным и тератогенным действием. Например, ионы тяжелых металлов, связываясь с ферментами репликации, репарации и рекомбинации, снижают их ферментативную активность. Таким образом, не являясь собственно мутагенами, ионы тяжелых металлов способствуют появлению мутаций. Кроме того, нужно учесть, что воздействие совершенно разных мутагенов может приводить к сходным результатам.

Опасность загрязнения окружающей среды мутагенами Проблемы генетической безопасности

Во второй половине XX века над биосферой нависла угроза загрязнения мутагенами. Любая популяция способна выдержать лишь определенный груз мутаций. Увеличение частоты мутаций может привести к снижению устойчивости популяций из-за нарушения генетического гомеостаза.

Необходимо дальнейшее усиление эколого-генетического мониторинга – контроля за состоянием окружающей среды на популяционно-генетическом уровне.

В качестве профилактических мер следует использовать развитие «безотходных» технологий, ограничение производства веществ с мутагенным действием, усиление всех видов контроля за состоянием

потенциально опасных предприятий: АЭС, химические и микробиологические производства, научно-промышленные установки биотехнологического характера.

Существуют факторы, которые снижают частоту мутаций – антимутагены. К антимутагенам относятся некоторые витамины–антиоксиданты (например, витамин Е, ненасыщенные жирные кислоты), серосодержащие аминокислоты, а также различные биологически активные вещества, которые повышают активность репарационных систем.

Установлено, что мутагены при определенных условиях оказывают канцерогенное и тератогенное действие. Канцерогены – это факторы, провоцирующие развитие онкологических заболеваний; тератогены – это факторы, провоцирующие развитие различных аномалий, уродств. Тератогенный эффект дают многие лекарственные препараты. Например, в 1960-е гг. на Западе широко использовалось снотворное талидомид, применение которого привело к рождению большого числа детей с недоразвитыми конечностями.

Наряду с тератами – уродствами – часто встречаются морфозы – изменения, которые не ведут к утрате органом его функций. Отличить мутагенное действие от тератогенного сравнительно легко: тераты (уродства) являются ненаследственными модификациями, они предсказуемы (направлены) и не сохраняются в последующих поколениях. Например, серая окраска тела у дрозофилы – это нормальный признак. В то же время известна мутация yellow – желтое тело (эту мутацию легко получить искусственно, обрабатывая родительских особей различными мутагенами; при этом разные мутагены могут давать одинаковый фенотипический эффект). Если же личинкам дрозофилы добавлять в корм азотнокислое серебро, то все эти личинки разовьются в мух с желтым телом. Но, если от этих желтых мух получить потомство и выращивать его на обычной питательной среде, то все потомки вновь станут серыми. Таким образом, в данном случае «пожелтение» тела мух – это не мутация, а модификация, или фенкопия (модификация, по фенотипу копирующая мутацию); азотнокислое серебро в данном случае является не мутагеном, а тератогеном.

Геномные мутации

Самые существенные изменения генетического аппарата происходят при **геномных мутациях**, т.е. при изменении числа хромосом в

наборе (Рис.23.). Они могут касаться либо отдельных хромосом (**анеуплоидия**), либо целых геномов (**эуплоидия**).



Рис.23. Классификация геномных мутаций

У животных основным является диплоидный уровень плоидности, что связано с преобладанием у них полового способа размножения. Полиплоидия у животных встречается крайне редко, например у круглых червей и коловраток. Гаплоидия на организменном уровне у животных также редка (например, трутни у пчел). Гаплоидными являются половые клетки животных, что имеет глубокий биологический смысл: за счет смены ядерных фаз стабилизируется оптимальный уровень плоидности – диплоидный. Гаплоидное количество хромосом называют основным числом хромосом.

У растений гаплоиды спонтанно возникают в популяциях с низкой частотой (у кукурузы 1 гаплоид на 1000 диплоидов). Фенотипические особенности гаплоидов определяются двумя факторами: внешним сходством с соответствующими диплоидами, от которых они отличаются меньшими размерами, и проявлением рецессивных генов, находящихся у них в гомозиготном состоянии. Гаплоиды обычно стерильны, т.к. у них отсутствуют гомологичные хромосомы и мейоз не может протекать нормально. Фертильные гаметы у гаплоидов могут формироваться в следующих случаях: а) при расхождении хромосом в мейозе по типу 0-*n* (т.е. весь гаплоидный набор хромосом отходит к одному полюсу); б) при спонтанной диплоидизации половых клеток. Их слияние приводит к образованию диплоидного потомства.

У многих растений существует широкий диапазон уровней плоидности. Например, в пределах рода *Рoa* (мятлик) число хромосом колеблется от 14 до 256, т.е. основное число хромосом ($n = 7$) увеличивается в несколько десятков раз. Однако не все числа хромосом являются оптимальными и обеспечивают нормальную жизнеспособность особей. Существуют биологически оптимальный и эволюцион-

но оптимальный уровни пloidности. У половых видов они, как правило, совпадают (диплоидия). У факультативно апомиктичных видов эволюционно оптимальным часто является тетраплоидный уровень, который допускает возможность сочетания полового размножения и апомиксиса (т.е. партеногенеза). Именно наличием апомиктической формы размножения объясняется широкое распространение полиплоидии у растений, т.к. у половых видов полиплоидия обычно ведет к стерильности из-за нарушений мейоза, а у апомиктов мейоза при образовании гамет нет, и они часто являются полиплоидами.

В некоторых родах растений виды составляют полиплоидные ряды с числами хромосом, кратными основному числу. Например, такой ряд существует у пшеницы: *Triticum monosocum* $2n = 14$ (пшеница-однозернянка); *Tr. durum* $2n = 28$ (твердая пшеница); *Tr. aestivum* $2n = 42$ (мягкая пшеница). Различают автополиплоидию и аллополиплоидию.

Автополиплоидия – это увеличение числа гаплоидных наборов хромосом одного вида. Первый мутант – автотетраплоид – был описан в начале XX в. Г. де Фризом у энотеры. У него было 14 пар хромосом вместо 7. Дальнейшее исследование числа хромосом у представителей разных семейств выявило широкое распространение автополиплоидии в растительном мире. При автополиплоидии происходит либо четное (тетраплоиды, гексаплоиды), либо нечетное (триплоиды, пентаплоиды) увеличение наборов хромосом. Автополиплоиды отличаются от диплоидов более крупными размерами всех органов, в том числе репродуктивных. В основе этого лежит увеличение размера клеток при возрастании пloidности (ядерно-плазменный индекс).

Растения по-разному реагируют на увеличение числа хромосом. Если в результате полиплоидии число хромосом становится выше оптимального, то автополиплоиды, проявляя отдельные признаки гигантизма, в целом развиты более слабо, как, например, 84-хромосомные пшеницы. Автополиплоиды часто проявляют ту или иную степень стерильности из-за нарушений мейоза при созревании половых клеток. Иногда высокополиплоидные формы вообще оказываются нежизнеспособными и бесплодными.

Автополиплоидия является результатом нарушения процесса клеточного деления (митоза или мейоза). Митотическая полиплоидия возникает в результате нерасхождения дочерних хромосом в профазе. Если оно имеет место при первом делении зиготы, то все клетки зародыша будут полиплоидными; если на более поздних стадиях, то обра-

зуются соматические мозаики – организмы, участки тела которых состоят из полиплоидных клеток. Митотическая полиплоидизация соматических клеток может происходить на разных стадиях онтогенеза. Мейотическая полиплоидия наблюдается при выпадении мейоза или замене его митозом или каким-либо другим типом нередукционного деления при образовании половых клеток. Ее результатом является формирование нередуцированных гамет, слияние которых приводит к появлению полиплоидного потомства. Такие гаметы чаще всего формируются у апомиктических видов, а у половых – как исключение. Очень часто автотетраплоиды не скрещиваются с диплоидами, от которых они произошли. Если же скрещивание между ними все-таки удастся, то в результате возникают автотриплоиды. Нечетные полиплоиды, как правило, высокостерильны и не способны к семенному воспроизводству. Но для некоторых растений триплоидность является, по-видимому, оптимальным уровнем плоидности. Такие растения проявляют признаки гигантизма по сравнению с диплоидами. Примерами служат триплоидная осина, триплоидная сахарная свекла, некоторые сорта яблони. Воспроизводство триплоидных форм осуществляется либо за счет апомиксиса, либо посредством вегетативного размножения.

Для искусственного получения полиплоидных клеток используют сильный яд – колхицин, получаемый из растения безвременника осеннего (*Colchicum autumnale*). Его действие поистине универсально: можно получить полиплоиды у любого растения.

Аллополиплоидия – это удвоение набора хромосом у отдаленных гибридов. Например, если гибрид имеет два разных генома АВ, то геном полиплоида будет ААВВ. Межвидовые гибриды часто оказываются стерильными, даже если виды, взятые для скрещивания, имеют одинаковые числа хромосом. Это объясняется тем, что хромосомы разных видов не являются гомологичными, и поэтому процессы конъюгации и расхождения хромосом нарушены. Нарушения еще более сильно выражены, когда числа хромосом не совпадают. Если же у гибрида произойдет спонтанное удвоение хромосом в яйцеклетке, то получится аллополиплоид, содержащий два диплоидных набора родительских видов. В этом случае мейоз протекает нормально, и растение будет плодовитым. Подобные аллополиплоиды С.Г. Навагин предложил называть амфидиплоидами.

В настоящее время известно, что многие существующие в природе полиплоидные формы произошли в результате аллополиплоид-

дии, например 42-хромосомная мягкая пшеница представляет собой амфидиплоид, который возник от скрещивания тетраплоидной пшеницы и диплоидного родственного вида эгилопса (*Aegilops* L.) с последующим удвоением набора хромосом триплоидного гибрида. Аллополиплоидная природа установлена у целого ряда видов культурных растений, таких как табак, рапс, лук, ива и др. Таким образом, аллополиплоидия у растений является, наряду с гибридизацией, одним из механизмов видообразования.

Анеуплоидией обозначают изменение в кариотипе числа отдельных хромосом. Возникновение анеуплоидов является следствием неправильного расхождения хромосом в процессе клеточного деления. Анеуплоиды часто возникают в потомстве автополиплоидов, у которых из-за неправильного расхождения мультивалентов возникают гаметы с отклоняющимися от нормы числами хромосом. В результате их слияния возникают анеуплоиды. Если одна гамета имеет набор хромосом $n + 1$, а другая $-n$, то от их слияния образуется **трисомик** – диплоид с одной лишней хромосомой в наборе. Если гамета с набором хромосом $n - 1$ сливается с нормальной (n), то образуется **моносомик** – диплоид с нехваткой одной хромосомы. Если в наборе отсутствуют две гомологичные хромосомы, то такой организм называется **нуллисомиком**. У растений и моносомики, и трисомики часто жизнеспособны, хотя потеря или добавление одной хромосомы вызывает определенные изменения в фенотипе. Эффект анеуплоидии зависит от числа хромосом и генетического состава лишней или утраченной хромосомы. Чем больше хромосом в наборе, тем менее чувствительны растения к анеуплоидии. Трисомики у растений несколько менее жизнеспособны, чем нормальные особи, и плодовитость у них снижена.

Моносомики у культурных растений, например, у пшеницы, находят широкое применение в генетическом анализе при определении локализации различных генов. У пшеницы, а также у табака и других растений, созданы моносомные серии, состоящие из линий, в каждой из которых утрачена какая-либо хромосома нормального набора. У пшеницы известны также нуллисомики с 40 хромосомами (вместо 42). Их жизнеспособность и плодовитость снижены в зависимости от того, какая из 21-й пары хромосом отсутствует.

Анеуплоидия у растений тесно связана с полиплоидией. Это хорошо видно на примере мятликов. Внутри рода *Poa* известны виды, составляющие полиплоидные ряды с числами хромосом, кратными

одному основному числу ($n = 7$): 14, 28, 42, 56. У мятлика лугового эуплоидность почти утрачена и заменена анеуплоидией. Числа хромосом у разных биотипов этого вида варьируют от 50 до 100 и не являются кратными основному числу, что связано с анеуплоидией. Сохраняются анеуплоидные формы благодаря тому, что они размножаются партеногенетически. Как считают генетики, у растений анеуплоидия является одним из механизмов эволюции генома.

У животных и человека изменение числа хромосом имеет гораздо более серьезные последствия. Примером моносомии является дрозофила с недостаточностью 4-й хромосомы. Это самая маленькая хромосома в наборе, но она содержит ядрышковый организатор и, следовательно, формирует ядрышко. Ее отсутствие вызывает уменьшение размеров мух, снижение плодовитости и изменение ряда морфологических признаков. Однако мухи жизнеспособны. Потеря же одного гомолога из других пар хромосом имеет летальный эффект.

У человека геномные мутации обычно приводят к тяжелым наследственным заболеваниям. Так, моносомия по X-хромосоме ведет к синдрому Шерешевского-Тернера, характеризующемуся физическим, умственным и половым недоразвитием носителей этой мутации. Аналогичный эффект имеет и трисомия по X-хромосоме. Присутствие в кариотипе лишней 21-й хромосомы ведет к развитию известного синдрома Дауна.

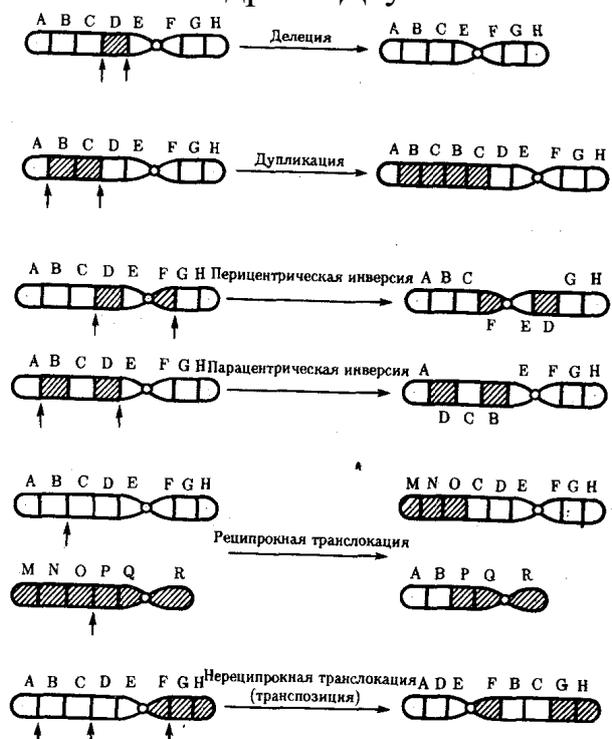


Рис. 24. Виды хромосомных мутаций

Хромосомные мутации

Хромосомные мутации (по-другому их называют абберациями, перестройками) – это непредсказуемые изменения в структуре хромосом (Рис.24.). Чаще всего они вызываются проблемами, возникающими в процессе деления клетки. Воздействие иницирующих факторов среды – это еще одна возможная причина хромосомных мутаций. Мутации могут быть:

- Внутрихромосомные – преобразование генетического материала в пределах одной хромосомы.

- **Межхромосомные** – перестройки, в результате которых две негомологичные хромосомы обмениваются своими участками. Негомологичные хромосомы содержат разные гены и не встречаются в процессе мейоза. Точные причины хромосомных мутаций в каждом конкретном случае нельзя назвать определённо. Вообще мутации ДНК являются инструментом естественного отбора и непременным условием эволюции. Они могут иметь положительное, нейтральное или отрицательное значение и передаются по наследству.

Виды хромосомных мутаций

Делеция – утрата одного из участков хромосомы (внутреннего или терминального), что может стать причиной нарушения эмбриогенеза и формирования множественных аномалий развития (например, делеция в регионе короткого плеча хромосомы 5, обозначаемая как 5p-, приводит к недоразвитию гортани, ВПР сердца, отставанию умственного развития). Этот симптомокомплекс обозначен как синдром кошачьего крика, поскольку у больных детей из-за аномалии гортани плач напоминает кошачье мяуканье.

Инверсия – встраивание фрагмента хромосомы на прежнее место после поворота на 180°. В результате нарушается порядок расположения генов.

Дупликация – удвоение (или умножение) какого-либо участка хромосомы (например, трисомия по короткому плечу хромосомы 9 приводит к появлению множественных ВПР, включая микроцефалию, задержку физического, психического и интеллектуального развития).

Межхромосомные абберации (транслокации) – обмен фрагментами между негомологичными хромосомами. Они получили название транслокаций. Различают три варианта транслокаций: реципрокные (обмен фрагментами двух хромосом), нереципрокные (перенос фрагмента одной хромосомы на другую), Робертсоновские (соединение двух акроцентрических хромосом в районе их центромер с потерей коротких плеч, в результате образуется одна метацентрическая хромосома вместо двух акроцентрических). **Изохромосомные мутации** – образование одинаковых, но зеркальных фрагментов двух разных хромосом, содержащих одни и те же наборы генов. Это происходит в результате поперечного разрыва хроматид через центромеры (отсюда другое название – центрическое соединение). **Хромосомные болезни** – наследственные заболевания, которые обусловлены геномными (изменение числа хромосом) и хро-

мосомными (изменение структуры хромосом) мутациями. Хромосомные болезни, как правило, не передаются потомству и встречаются в семьях как спорадические случаи. Основная причина возникновения хромосомных болезней – нерасхождение хромосом в мейозе во время гаметогенеза у одного из родителей. Они возникают вследствие мутаций в гаметах одного из здоровых родителей или в зиготе на первых стадиях дробления. Если мутация, возникшая в гаметах, – это полная форма болезни, то на стадии дробления зиготы – мозаичная форма болезни. В отличие от генных, хромосомные мутации охватывают значительно больший объем генетического материала и характеризуются множественными поражениями. Именно они вызывают около 45 % случаев гибели плода после имплантации и 60-70 % – 2-4-недельных выкидышей. Больные хромосомными болезнями занимают почти 25 % госпитализированных пациентов в мире.

Синдром Дауна (трисомия по хромосоме 21) – одна из форм геномной патологии, при которой чаще всего кариотип представлен 47 хромосомами вместо нормальных 46, поскольку хромосомы 21-й пары, вместо нормальных двух, представлены тремя копиями (трисомия). Кариотипы больных – 47, XX, 21+ или 47, XY, 21+. Частота 1:1100, а в некоторых регионах – 1:700- 1:800 новорожденных. Риск рождения детей с синдромом Дауна возрастает с возрастом матери. На частоту их рождения не влияют половые, расовые, географические и популяционные отличия. Комплекс врожденных пороков развития, характерных для синдрома Дауна, обуславливает клиническую картину “все дети из одной семьи”. Существует ещё две формы данного синдрома: транслокация хромосомы 21 на другие хромосомы (чаще на 15, реже на 14, ещё реже на 21, 22 и Y-хромосому) – 4 % случаев, и мозаичный вариант синдрома – 5 %. Транслокационная форма не зависит от возраста матери, поэтому есть высокий риск повторного рождения больного ребенка в семье. Синдром получил название в честь английского врача Джона Дауна впервые описавшего его в 1866 году. Связь между происхождением врождённого синдрома и изменением количества хромосом была выявлена только в 1959 году французским генетиком Жеромом Леженом.

Синдром Патау (трисомия-13). Трисомия 13 впервые описана Эразмусом Бартолином в 1657. Хромосомную природу заболевания выявил доктор Клаус Патау в 1960. Заболевание названо в его честь. Синдром Патау также был описан для племен с островов Тихого океана. Считается, что эти случаи были вызваны радиационным зараже-

нием, появившимся в результате испытаний ядерного оружия в регионе. Встречается с частотой 1:7000-1:14000. Имеются два цитогенетических варианта синдрома Патау: простая трисомия и робертсоновская транслокация. Другие цитогенетические варианты (мозаицизм, изохромосома, неробертсоновские транслокации) обнаружены, но они встречаются крайне редко. Клиническая и патологоанатомическая картины простых трисомных форм и транслокационных не различается. 75 % случаев трисомии хромосомы 13 обусловлено появлением дополнительной хромосомы 13. Между частотой возникновения синдрома Патау и возрастом матери прослеживается зависимость, хотя и менее строгая, чем в случае синдрома Дауна. 25 % случаев СП – следствие транслокации с вовлечением хромосом 13-й пары, в том числе в трех из четырёх таких случаев мутация *de novo*. В четверти случаев транслокация с вовлечением хромосом 13-й пары имеет наследственный характер с возвратным риском 14 %. Соотношение полов при синдроме Патау близко к 1:1. Дети с синдромом Патау рождаются с истинной пренатальной гипоплазией (на 25 – 30 % ниже средних величин), которую нельзя объяснить небольшой недоношенностью (средний срок беременности 38,5 недель). Кариотип 47, XX, 13+ или 47, XY, 13+. Частота 1:5000 - 1:7000 новорожденных. Цитогенетические варианты разные. Полная трисомия-13 как следствие нерасхождения хромосом в мейозе в одного из родителей встречается в 80-85 % больных. Другие случаи обусловлены робертсоновскими транслокациями типа D/13 и G/13. Мозаицизм встречается редко. Клинические диагностические признаки: щели верхней губы и неба («заячья губа» и «волчья пасть»), уменьшенный объем черепа, перекошенный, низкий лоб, микрофтальмия, анофтальмия (отсутствие одного или обеих глазных яблок), переносица запавшая, деформированные ушные раковины, полидактилия; врожденные пороки сердца, других внутренних органов. Большинство детей умирает в первые недели или месяцы. Однако некоторые больные живут в течение нескольких лет. Более того, в развитых странах отмечаются тенденция увеличения продолжительности жизни больных синдромом Патау до 5 лет (около 15 % детей) и даже до 10 лет (2 – 3 % детей). Оставшиеся в живых страдают глубокой идиотией. Решающим в диагностике является цитогенетическое исследование. Исправить хромосомные нарушения невозможно. Комплексная работа группы различных специалистов заключается в постоянном контроле за состоянием здоровья больного и поддержке семьи.

Синдром Эдвардса (синдром трисомии 18) – хромосомное заболевание, характеризуется комплексом множественных пороков развития и трисомией 18 хромосомы. Описан в 1960 году Джоном Эдвардсом (John H. Edwards). Популяционная частота примерно 1:7000. Дети с трисомией 18 чаще рождаются у пожилых матерей, взаимосвязь с возрастом матери менее выражена, чем в случаях трисомии хромосомы 21 и 13. Для женщин старше 45 лет риск родить больного ребёнка составляет 0,7 %. Девочки с синдромом Эдвардса рождаются в три раза чаще мальчиков. Кариотип 47, XX, 18+ или 47, XY, 18+. Соотношения больных мальчиков и девочек равняется 1:3. Дети с трисомией 18 рождаются с низким, в среднем 2177 г. весом. При этом длительность беременности – нормальная или даже превышает норму. Фенотипические проявления синдрома Эдвардса многообразны. Чаще всего возникают аномалии мозгового и лицевого черепа, мозговой череп имеет долихоцефалическую форму. Нижняя челюсть и ротовое отверстие маленькие. Глазные щели узкие и короткие. Ушные раковины деформированы и в подавляющем большинстве случаев расположены низко, несколько вытянуты в горизонтальной плоскости. Мочка, а часто и козелок отсутствуют. Наружный слуховой проход сужен, иногда отсутствует. Грудина короткая, из-за чего межреберные промежутки уменьшены и грудная клетка шире и короче нормальной. В 80 % случаев наблюдается аномальное развитие стопы: пятка резко выступает, свод провисает (стопа-качалка), большой палец утолщен и укорочен. Из дефектов внутренних органов наиболее часто отмечаются пороки сердца и крупных сосудов: дефект межжелудочковой перегородки, аплазии одной створки клапанов аорты и лёгочной артерии. У всех больных наблюдаются гипоплазия мозжечка и мозолистого тела, изменения структур олив, выраженная умственная отсталость, снижение мышечного тонуса, переходящее в повышение со спастикой. Клинический и даже патологоанатомический диагноз синдрома сложно установить. Поэтому во всех случаях показано цитогенетическое исследования.

Синдром "кошачьего крика" связан с делецией короткого плеча 5-й хромосомы. Впервые описан Дж. Леженом в 1963 г. Признаком его служит необычный плач детей, напоминающий мяуканье или крик кошки. Это связано с патологией гортани или голосовых связок. Однако с возрастом этот крик исчезает. Клиническая картина синдрома значительно варьирует. Наиболее типичным, помимо "кошачьего крика", является умственное и физическое недоразвитие, микро-

цефалия (аномально уменьшенная голова). Своеобразен внешний вид больных: лунообразное лицо, микрогения (маленькие размеры верхней челюсти), эпикант (вертикальная складка кожи у внутреннего угла глазной щели), высокое небо, плоская спинка носа, косоглазие. Ушные раковины расположены низко и деформированы. Отмечаются также врожденные пороки сердца, патология костно-мышечной системы, синдактилия стоп (полное или частичное сращение соседних пальцев), плоскостопие, косолапость и др.), мышечная гипотония. Большинство детей умирает в раннем возрасте. Вместе с тем известны описания больных старше 50 лет. Популяционная частота синдрома "кошачьего крика" 1:40000 - 1:50000 новорожденных.

Синдром Шерешевского-Тёрнера (моносомия X). Впервые эта болезнь как наследственная была описана в 1925 г. Н. А. Шерешевским, который считал, что она обусловлена недоразвитием половых желёз и передней доли гипофиза и сочетается с врождёнными пороками внутреннего развития. В 1938 г. Тёрнер выделил характерную для этого симптомокомплекса триаду симптомов: половой инфантилизм, кожные крыловидные складки на боковых поверхностях шеи и деформацию локтевых суставов. В России этот синдром принято называть синдромом Шерешевского – Тёрнера. Этиология заболевания (моносомия по X-хромосоме) была раскрыта Ч. Фордом в 1959 г. Нарушение формирования половых желёз при синдроме Тёрнера обусловлено отсутствием или структурными дефектами одной половой хромосомы (X-хромосомы). У эмбриона первичные половые клетки закладываются почти в нормальном количестве, но во второй половине беременности происходит их быстрая инволюция (обратное развитие), и к моменту рождения ребёнка количество фолликулов в яичнике по сравнению с нормой резко уменьшено или они полностью отсутствуют. Это приводит к выраженной недостаточности женских половых гормонов, половому недоразвитию, у большинства больных – к первичной аменорее (отсутствию менструаций) и бесплодию. Карิโอ-тип 45,(X0)=70% / 46,(XX)=30% – мозаичная форма синдрома Тёрнера. Наиболее важны изменения костно-суставной системы – укорочение пястных и плюсневых костей, аплазия (отсутствие) фаланг пальцев, деформация лучезапястного сустава, остеопороз позвонков. Рентгенологически при синдроме Тёрнера турецкое седло и кости свода черепа обычно не изменены. Отмечаются пороки сердца и крупных сосудов (коарктация аорты, незаращение боталлова протока, незаращение межжелудочковой перегородки, сужение устья аорты), пороки

развития почек. Проявляются рецессивные гены дальтонизма и других заболеваний. Синдром Шерешевского-Тёрнера встречается много реже, чем трисомия X, синдром Клайнфельтера (XXY, XXXY), а также XYY, что указывает на наличие сильного отбора против гамет, не содержащих половых хромосом, или против зигот XO. Это предположение подтверждается достаточно часто наблюдаемой моносомией X среди спонтанно абортированных зародышей. В связи с этим допускается, что выжившие зиготы XO являются результатом не мейотического, а митотического нерасхождения, или утраты X-хромосомы на ранних стадиях развития. Моносомии YO у человека не обнаружено. Популяционная частота 1:1500. Кариотип 45,X0. В клетках отсутствуют тельца полового хроматина. Клинические диагностические признаки: женский фенотип; низкий рост, короткая шея с латеральными складками кожи (шея сфинкса), низкая граница роста волос на затылке, грудная клетка щитообразной формы с широко расставленными сосками, дисгенезия гонад, первичная аменорея, бесплодие. Отставание больных с синдромом Тёрнера в физическом развитии заметно уже с рождения. Примерно у 15 % больных задержка наблюдается в период полового созревания. Для доношенных новорождённых характерна малая длина (42–48 см) и масса тела (2500–2800 г и менее). Характерными признаками синдрома Тёрнера при рождении являются избыток кожи на шее и другие пороки развития, особенно костно-суставной и сердечнососудистой систем, «лицо сфинкса», лимфостаз (застой лимфы, клинически проявляющийся крупными отёками). Для новорождённого характерны общее беспокойство, нарушение сосательного рефлекса, срыгивание фонтаном, рвота. В раннем возрасте у части больных отмечают задержку психического и речевого развития, что свидетельствует о патологии развития нервной системы. Наиболее характерным признаком является низкорослость. Рост больных не превышает 135–145 см, масса тела часто избыточна. Синдром дисомии по Y-хромосоме.

Синдром дисомии по Y-хромосоме (47,XYY) встречается с частотой 1:1000 новорождённых мальчиков. Большинство мужчин с таким набором хромосом не отличаются от нормальных индивидов по физическому и умственному развитию, имеют рост немного выше среднего. Заметных отклонений ни в половом развитии, ни в гормональном статусе, ни в плодовитости у большинства XYY-индивидов нет. Не исключены некоторые особенности поведения таких лиц: при соответствующих условиях они склонны к агрессивным и даже кри-

минальным поступкам. Синдром дисомии по Y-хромосоме впервые описали А.А. Сандберг с соавторами в 1961 г., кариотип больных с этим заболеванием – 47, XYU. Частота этого синдрома среди новорожденных мальчиков составляет 1:1000 и возрастает до 10 % у высокорослых мужчин (выше 200 см). У большинства больных отмечается ускорение темпов роста в детском возрасте. Средний рост у взрослых мужчин составляет 186 см. В большинстве случаев по физическому и умственному развитию больные не отличаются от нормальных индивидов. Заметных отклонений в половой и в эндокринной сфере нет. В 30 – 40 % случаев отмечаются определенные симптомы – грубые черты лица, выступающие надбровные дуги и переносица, увеличенная нижняя челюсть, высокое нёбо, аномальный рост зубов с дефектами зубной эмали, большие ушные раковины, деформация коленных и локтевых суставов. Интеллект или негрубо снижен, или в норме. Характерны эмоционально-волевые нарушения: агрессивность, взрывчатость, импульсивность. В то же время для этого синдрома характерны подражательность, повышенная внушаемость, причем больные наиболее легко усваивают негативные формы поведения. Заметных отклонений в половом и гормональном статусе не выявляется. Характерна повышенная агрессивность.

Синдром Клайнфельтера – генетическое заболевание, характеризующееся наличием дополнительной женской половой хромосомы X (одной или нескольких) в мужском кариотипе XY, и проявляющееся, в первую очередь, эндокринными нарушениями по типу первичного мужского гипогонадизма (недостаточности образования половых гормонов непосредственно в мужских половых железах – яичках). По медицинской традиции синдром получил свое название в честь автора, в 1942 году впервые описавшего клиническую картину патологии. Как известно, генетический набор человека насчитывает 46 хромосом, из которых 22 пары называются соматическими, а 23-я – половая, несущая гены, определяющие в дальнейшем принадлежность индивида к мужскому или женскому полу. Женщины имеют пару половых хромосом XX, а мужчины – XY. Особенностью синдрома Клайнфельтера является обязательное наличие мужской Y хромосомы, поэтому, несмотря на дополнительные X хромосомы, пациенты всегда являются мужчинами. По количеству дополнительных X хромосом различают следующие варианты синдрома Клайнфельтера: 1. Наиболее часто встречающийся классический синдром Клайнфельтера: 47XXY. 2. 48XXXY. 3. 49XXXXY. Кроме того, к синдрому Клайнфельтера так-

же относят мужские кариотипы, включающие, помимо дополнительных X хромосом, дополнительную Y хромосому – 48XXYU. И наконец, среди пациентов с синдромом Клайнфельтера встречаются лица с мозаичным кариотипом 46XY/47XXY (часть клеток имеет нормальный хромосомный набор). Распространенность заболевания Синдром Клайнфельтера является одним из наиболее распространенных генетических заболеваний. Около 0,2% мужского населения Земли страдает этой патологией. Кроме того, синдром Клайнфельтера – третья по распространенности эндокринная патология у мужчин (после сахарного диабета и гиперфункции щитовидной железы). На сегодняшний день синдром Клайнфельтера является наиболее частой причиной врожденного нарушения репродуктивной функции у мужчин. По статистическим данным, около половины случаев синдрома Клайнфельтера остаются нераспознанными. Нередко такие пациенты обращаются за помощью по поводу различных нарушений (бесплодие, нарушения эректильной функции, гинекомастия, остеопороз и др.), однако основное заболевание остается недиагностированным.

2.2.2. Модификационная, или ненаследственная, изменчивость

Под модификационной изменчивостью понимают ненаследственные изменения фенотипа под действием условий существования организма. При модификационной изменчивости генотип не затрагивается, в то время как глубина модификаций может определяться генотипом. Модификации – изменения фенотипа организма, вызванные факторами внешней среды и не затрагивающие генотипа.

Следует подчеркнуть адаптивный и обратимый характер модификаций. В качестве примера можно привести такое явление, как усиление пигментации кожи человека (загар) под действием УФлучей (длинноволновой части спектра). Интенсивность загара строго индивидуальна. После прекращения воздействия лучей загар со временем исчезает. Модификации – это изменения в пределах нормы реакции, которая в свою очередь контролируется генотипом. Другими словами, пределы модификационной изменчивости признака и есть его норма реакции. Существуют признаки с широкой и узкой нормой реакции. Например, у коров молочность – признак с широкой нормой реакции, окраска шерсти – с узкой. У человека такие признаки, как рост, масса и т.п., обладают широкой нормой реакции, а цвет глаз – значительно более узкой. Причем установлено, что наследуется не сколько при-

знак, как таковой, а норма реакции по этому признаку, т.е. способность генотипа давать определенный фенотип. Так, не может наследоваться конкретный рост и вес. Эти показатели проявляются лишь при определенных условиях, а наследуется лишь диапазон этих изменений, т.е. их норма реакции. Широкая норма реакции по многим признакам может иметь важное значение для сохранения и прогрессивного развития того или иного вида.

Как правило, модификации не наследуются, хотя существуют так называемые длительные модификации, которые после исчезновения действия вызвавшего их фактора исчезают только в течение нескольких поколений. Некоторые ученые предполагают, что длительные мутации обусловлены небольшими изменениями цитоплазматических структур.

Модификации позволяют организму адаптироваться к условиям изменяющейся окружающей среды, а естественный отбор может благоприятствовать организмам, обладающим широтой нормы реакции.

Статистические закономерности модификационной изменчивости. Какие бы признаки и в каких бы популяциях растений или животных мы не измеряли, обнаруживается их изменчивость. Если данные измерений признака записать в порядке его нарастания, то получится вариационный ряд. Вариационный ряд – ряд изменчивости данного признака: например, размеры листьев с одного и того же дерева, рост или масса людей какого-нибудь города и т.п.

Любое единичное выражение развития признака – варианта. Если измерять массу людей с точностью до 1 кг, то 40, 41, 42...91, 92 кг и т.д. как раз и будут вариантами вариационного ряда. При измерении листьев яблони или, например, лавровишни с точностью до 1 мм – 60, 61, 62 мм и т.д. – также получают варианты вариационного ряда размеров листьев. Подсчет числа вариантов показывает, что частота их встречаемости неодинакова.

Частота встречаемости средних вариант ряда наибольшая, а встречаемость вариант в начале или конце вариационного ряда – наименьшая. Распределение вариант в вариационном ряду изображается в виде одновершинной вариационной кривой.

Основной причиной такого распределения вариант в вариационном ряду считают реакцию организма на окружающую его среду. Например, листья одного дерева имеют одинаковые генотипы, но

условия их развития в различных участках кроны дерева далеко не одинаковы, в частности, по условиям освещенности, защищенности от неблагоприятных воздействий и пр. Результатом развития листьев в различных условиях и является их разнокачественность по тем или иным признакам.

Чем однообразнее условия существования, тем слабее выражена модификационная изменчивость и тем короче будет вариационный ряд по рассматриваемым признакам. Разнообразные условия внешней среды способствуют более широкому проявлению модификационной изменчивости. Диапазон вариации признака в значительной степени определяется генотипом.

Онтогенетическая изменчивость. Под онтогенетической изменчивостью понимают закономерные изменения в ходе индивидуального развития (онтогенеза) организма или клеток. Онтогенетические изменения детерминированы (определены) генетическими факторами, но сам генотип при этом остается неизменным. Основной причиной онтогенетической изменчивости является то, что на различных этапах развития организма функционируют различные наборы генов, причем порядок их функционирования наследуется при делении клеток или половом размножении организмов.

2.2.3. Генетика человека

Одним из основных объектов генетических исследований служит сам человек. На нашей планете проживает 6 млрд человек, и все они разные. Не существует, за исключением однойцевых близнецов, обладающих одним и тем же генотипом, двух совершенно одинаковых людей. Уже в момент оплодотворения зиготы будущий человек генетически уникален. Даже если бы родители отличались друг от друга лишь по одному гену каждой пары хромосом и не было бы перекреста гомологичных хромосом, то и при этих условиях количество возможных генотипических комбинаций выражается астрономическим числом 2^{23} . В действительности таких комбинаций на много порядков больше, поскольку различий по каждой гомологичной паре хромосом может быть гораздо больше, чем по одному гену, и, как мы уже знаем, в природе широко распространено явление кроссинговера, или перекреста хромосом. Действие законов наследственности рас-

пространяется на всех представителей растительного и животного мира, в том числе на человека.

Среди химических препаратов, выпускаемых промышленностью и применяемых в сельском хозяйстве, фармакологии, космической индустрии, есть такие, которые вызывают мутации. Действие подобных мутагенов может представлять опасность для здоровья человека и его потомства.

Генетика человека развивается все возрастающими темпами. Уже сейчас мы знаем о характере наследования у человека более чем 2000 признаков (Таблица 5). Известно, что некоторые заболевания обусловлены наследственными факторами. Правильная диагностика наследственных болезней важна для их правильного лечения.

Методы изучения наследственности человека. Методы экспериментальной генетики, возможные при исследовании процессов наследственной изменчивости у микроорганизмов, растений и целого ряда видов животных, неприемлемы по отношению к человеку. Помимо чисто этических норм одна из основных проблем – низкая скорость воспроизведения человека и относительно малочисленное потомство от одной супружеской пары. Поэтому методы медицинской генетики имеют свою особую специфику. В настоящее время в генетике человека применяют следующие основные методы изучения наследственности: генеалогический, близнецовый, цитогенетический и биохимический.

Таблица 5

Наследование некоторых признаков у человека

Признаки	Доминантный	Рецессивный
Волосы	Курчавые	Волнистые
	Волнистые	Прямые
	Облысение (у мужчин)	Норма
	Норма	Облысение (у женщин)
	Белая прядь	Норма
	Преждевременное поседение	Норма
	Обильная волосатость тела	Мало волос на теле
	Широкие пушистые брови	Норма

Признаки	Доминантный	Рецессивный
Кожа	Темная кожа	Светлая кожа
	Толстая	Тонкая
	Веснушки	Отсутствие веснушек
Руки	Праворукость	Леворукость
	Кисть с 6 или 7 пальцами	Кисть с 5 пальцами
	Указательный палец длиннее безымянного (у мужчин)	Указательный палец длиннее безымянного (у женщин)
Прочие	Предрасположенность к кариесу	Здоровые зубы
	Низкий рост	Высокий рост
	Нормальная свертываемость крови	Гемофилия
	Абсолютный слух	Его отсутствие
	Нормальная пигментация	Альбинизм

Генеалогический метод обычно используют для изучения наследственных заболеваний и наследования различных признаков. Метод основан на поколенном изучении родословной семей. Генетикам удалось установить характер наследования различных нормальных и патологических признаков у человека: цвета глаз, цвета и структуры (формы) волос, тембра голоса, роста, числа пальцев и т.д. Причем эти и другие признаки передаются по наследству по законам Менделя.

Семьи с хорошо отслеженной родословной представляют особый интерес. Так, выяснен характер наследования гена гемофилии. В английской королевской семье носителем гена гемофилии была королева Виктория (1819–1901). Все потомки мужского пола, которые получили Z-хромосому с мутантным геном (включая царевича Алексея в России), страдали тяжелой наследственной болезнью – гемофилией, или слабой свертываемостью крови. Генеалогическим методом был доказано наследование таких заболеваний, как сахарный диабет (рецессивный признак), врожденная глухота (рецессивный), шизофрения (рецессивный). Выявлена наследственная предрасположенность к заболеванию туберкулезом.

Музыкальные, математические и некоторые другие способности также могут передаваться по наследству. Например, в многочисленном роду Бахов из Тюрингии (Германия) на протяжении XVII – XVIII

веков было несколько поколений музыкантов, в том числе и великий композитор Иоганн Себастьян Бах (1685– 1750). Известными немецкими музыкантами были и сыновья Баха – Вильгельм Фридеман и Иоганн Кристиан Бах.

Сущность *близнецового метода* заключается в изучении развития признаков у близнецов. У человека бывают близнецы двух типов: разнотельные, или неидентичные, и одноблизнецовые, или идентичные. Разнотельные близнецы появляются при оплодотворении несколькими сперматозоидами соответствующего числа яйцеклеток (чаще двух, значительно реже трех и даже четырех-пяти). У человека одна двойня приходится на 80 – 85 одноплодных родов, одна тройня – на 6 – 8 тыс. Разнотельные близнецы могут быть как однополыми, так разнополыми и похожими друг на друга не более, чем обычные братья и сестры. Иногда одна яйцеклетка дает начало двум (реже 3 – 5) эмбрионам-близнецам. Из такой оплодотворенной яйцеклетки и развиваются одноблизнецовые близнецы, всегда относящиеся к одному полу и похожие друг на друга как две капли воды; у них одинаковая группа крови. Они имеют один и тот же генотип, различия между ними обусловлены исключительно влиянием среды. Одноблизнецовые близнецы составляют 15 % от всех многоплодных родов. Изучение идентичных близнецов дает ценнейший фактический материал о роли окружающей среды в развитии физических и психических свойств личности, поскольку на двух людей не могут действовать абсолютно одинаковые факторы среды на протяжении всей их жизни. *Цитогенетический метод* основывается на микроскопическом исследовании числа и структуры хромосом. Хромосомные структуры лучше всего отслеживаются на стадии метафазы митоза. У человека 46 хромосом в диплоидном наборе. Хромосомы человека невелики по размерам. Их изучают под микроскопом, используя метод окрашивания, а также готовят специальные препараты из лейкоцитов крови, по которым легко определять число хромосом и их структуру.

С помощью *биохимического метода* выявляют патологии человека, связанные с нарушениями нормального хода обмена веществ: углеводного, аминокислотного, липидного, кетонного и других типов обмена. Известно несколько десятков таких наследственно обусловленных патологических отклонений.

2.2.4. Генетика и медицина

В последние годы медицинская генетика развивается особенно интенсивно. Это связано не только с совершенствованием техники исследований (изучение ультраструктуры клеточных органоидов), но и с тем, что целый ряд отклонений от нормы и заболеваний человека имеет генотипическую природу. Установлено, что многие наследственные заболевания связаны с изменением числа хромосом или с изменением структуры отдельных хромосом. Речь идет о группе *хромосомных мутаций*. У человека известно свыше 100 аномалий, связанных с изменением числа хромосом и их строения. Подобные нарушения обуславливают заболевания, называемые *хромосомными болезнями*. Например, такое наследственное заболевание, как синдром Дауна, связано с появлением третьей лишней хромосомы в 21 паре хромосом. В диплоидном наборе такого больного 47 хромосом. Люди, страдающие синдромом Дауна, характеризуются умственной отсталостью, низким ростом, короткими конечностями, специфическим выражением лица. Большинство таких хромосомных нарушений связано со случайными отклонениями в процессе мейоза. Для данного случая известно, что если при мейозе обе гомологичные хромосомы отойдут к одному полюсу, то образуется гамета с одной лишней хромосомой. При ее слиянии с нормальной гаметой образуется зигота с $2n = 47$.

Ярким примером наследственно обусловленного отклонения в нарушении обмена служит диабет, или сахарная болезнь. Заболевание связано со снижением функции поджелудочной железы, выделяющей в кровь гормон инсулин. Недостаток гормона приводит к избыточной концентрации сахара в крови. Введение в организм инсулина снижает содержание сахара в крови и тем самым нормализует ход обмена веществ. Такие меры, естественно, не затрагивают генотип, а лишь контролируют его фенотипическое проявление. Сам ген диабета остается и может быть передан по наследству.

С помощью медицинской генетики возможно прогнозировать вероятность рождения детей с наследственными заболеваниями, причем в некоторых случаях передающихся через поколение. У абсолютно здоровых родителей могут быть дети, страдающие наследственными заболеваниями их дедушек и бабушек. В 1869 г. английским антропологом Фрэнсисом Гальтоном было создано учение о наследственном здоровье человека и путях его улучшения, получившее впо-

следствии название *евгеники*. В современной науке эти проблемы решаются в рамках медицинской генетики. В связи с этим большое значение приобретает *медико-генетическое консультирование*. Показано, что в крови «резус» – ген, ответственный за резус-фактор, бывает в двух состояниях: «резус +» и «резус -». Если, например, женщина резус-отрицательна, а мужчина резус-положителен, то плод может быть резус-положителен.

Такой плод выделяет в кровеносную систему матери антиген, а организм матери начинает вырабатывать защитные антитела, разрушающие кроветворную систему плода. Подобная реакция может привести к гибели плода и отравлению материнского организма. Такие браки нежелательны. Также нежелательны браки между близкими родственниками – двоюродными братьями и сестрами. В изолированных популяциях (изолятах) в силу географических, социальных и других причин частота близкородственных браков бывает значительно выше, чем в обычных, так называемых открытых популяциях. Вероятность передачи наследственных заболеваний при браках между близкими родственниками резко повышается (в десятки, иногда даже в сотни раз). Особенно неблагоприятны близкородственные браки, если супруги гетерозиготны по одному и тому же рецессивному вредному гену.

Курение и употребление алкоголя родителями резко повышает вероятность появления на свет потомства, пораженного тяжелыми формами наследственных заболеваний. Особо следует отметить влияние на генетическое здоровье населения загрязнения воды, воздуха, почвы химическими реагентами, обладающими мутагенными (вызывают возникновение мутаций) и канцерогенными (вызывают злокачественное перерождение клеток) свойствами. Важна тщательная проверка на «генетическую безвредность» всех лекарственных препаратов, продуктов питания, косметических средств и препаратов бытовой химии.

Контрольные вопросы

1. Что такое мутации и какие факторы приводят к их появлению?
2. В чем заключается значение мутаций для эволюционного процесса.

3. Назовите причины возникновения и виды геномных мутаций. Дайте примеры заболеваний у человека.

4. Назовите причины возникновения и виды хромосомных мутаций. Дайте примеры заболеваний у человека.

5. Назовите причины возникновения и виды генных мутаций. Дайте примеры заболеваний у человека.

Глава 3. ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

3.1. Общая характеристика биологии в додарвиновский период

3.1.1. Эволюционные идеи в античном мире

История развития естествознания в античный период тесно связана с развитием философии. Известные греческие философы-материалисты V–II вв. до н.э. были одновременно и естествоиспытателями. Они пытались понять и объяснить различные природные явления.

Развитие научных представлений происходило в борьбе с религиозно-мифологическими верованиями. В религиозных мифах причудливо соединялись фантастика и результаты простейших наблюдений над жизнью природы, все проявления которой объяснялись деятельностью разных богов. Считалось, что от воли богов зависит и жизнь людей. Этим фантастическим верованиям первые философы-материалисты противопоставляли свои взгляды, носившие стихийно-диалектический характер. Они полагали, что в природе существуют бесконечные сплетения связей и взаимодействий, в ней происходит постоянное движение, изменение всего существующего. Мир не создан богами, а возник из хаоса и с тех пор находится в постоянном движении. Все, что существует в природе, согласно их воззрениям, определяют четыре стихии: земля, вода, воздух, огонь. Каждая из этих стихий олицетворяет определенное состояние материи. Так, земля как стихия понималась в смысле твердой субстанции материи, вода – жидкой, воздух – газообразной. Огонь, по представлению античных философов, олицетворял более тонкую и легкую субстанцию, чем воздух. Эти стихии, видоизменяясь, переходят друг в друга. Так, Гераклит Эфесский (VI в. до н.э.) считал, что мир не создан никем из богов. В нем нет ничего застывшего, все находится в постоянном движении. Все течет, все изменяется, как вода в реке. Известно, что нельзя дважды войти в одну и ту же реку, так как в ней текут уже другие воды. По мнению Гераклита, все живые существа, и человек в том числе, развились естественным путем из первичной материи. В трудах великого философа и естествоиспытателя древности Аристо-

теля (384 – 322 гг. до н.э.) имеются высказывания о развитии живой природы, основанные на знании общего плана строения высших животных (в книгах Аристотеля упоминается около 500 разных видов), гомологии и корреляции их органов. Аристотель считал материальную субстанцию пассивной и развитие ее объяснял действием неведущего активного начала – души. Вся природа, по его мнению, одушевлена. В живых организмах душа является животворящим началом, которое приводит материю к осуществлению внутренней цели, к завершению развития организма определенной формы.

Живое, по Аристотелю, характеризует три основных признака: питание, необходимое для роста и размножения; ощущение, заставляющее организмы двигаться; мышление. Эти признаки определяются свойствами души. Души разных организмов различны: есть душа питающая (у растений), душа чувствующая (у животных) и душа разумная (у человека). Каждая из них по-своему определяет целеустремленное развитие живого тела. Исходя из представлений о душе, Аристотель объяснял необходимость полового размножения тем, что самка дает потомкам пассивную материю, нужную для развития зародыша, а самец – животворящее начало. Аристотель допускал самозарождение растений и некоторых животных (губок, кишечнополостных, моллюсков, насекомых и рыб). Он признавал существование промежуточных форм между растениями и животными.

В древности была глубоко разработана идея единства всей природы. Ярким выражением такого подхода стала знаменитая «лестница существ» Аристотеля, начинающаяся минералами и кончающаяся человеком. Однако в этой объединяющей «лестнице» не было идеи развития: существование высших ступеней не предполагало их развитие из низших. Животных Аристотель разделил на две большие группы: «обладающих кровью» и имеющих спинной хребет (позвоночные – в современном понимании) и «бескровных», к которым относятся все беспозвоночные. Так впервые произошло деление животных на позвоночных и беспозвоночных, сохранившееся до нашего времени. Отвлеченно-умозрительный характер взглядов древних философов и

естествоиспытателей не привел к объединению плодотворной идеи единства природы с идеей ее развития от простого к сложному.

Как Аристотель в зоологии, основу ботанических знаний античности создал его ученик и последователь Теофраст (372 – 287 гг. до н.э.). Он описал 400 видов растений, исследовал их органы. В его трактатах содержатся сведения о жизнедеятельности (физиологии) растений, их практическом значении. Фундаментальные труды Аристотеля «О частях животных», «История животных» и Теофраста «Исследования о растениях», обобщающие биологические знания того времени, оказали решающее влияние на последующее развитие биологии. Позже известный естествоиспытатель Древнего Рима Плиний Старший создал 37 томов «Естественной истории» фундаментальных, хотя и компилятивных, а местами фантастических сочинений, излагающих известные тогда научные сведения о почве, растениях и животных. Он описал еще 155 видов животных, не известных Аристотелю, дал, видимо, первую экологическую классификацию животных, разделив их на наземных, водных и воздушных.

Труды Плиния Старшего, погибшего в Помпее при извержении Везувия, были изданы его племянником Плинием Младшим. Наряду с сочинениями Аристотеля, Теофраста труды Плиния Старшего и римских философов и естествоиспытателей стали основой, с которой начали свои исследования европейские ученые эпохи Возрождения. Итак, за тысячелетие античная цивилизация дала миру следующие важнейшие естественно-научные идеи (по Н.Н. Воронцову, 1999): единство и материальность мира; естественность возникновения жизни на Земле; возможность трансформации одних форм в другие; существование градации форм от высших к низшим («лестница существ» Аристотеля); представления о целостности организма и о существовании в нем коррелятивных связей органов и их частей; усложнение организации в процессе индивидуального развития организма и приобретение зародышем специфических черт на поздних этапах развития.

3.1.2. Состояние естественно-научных знаний в Средние века и эпоху Возрождения

После успешного развития естествознания в древнем мире в Западной Европе (V–VI вв. н.э.) наступило мрачное средневековье, «темная ночь для естественной истории», продлившаяся до XIV–XV вв., до эпохи Возрождения, поэтому средние века немного добавили к научному познанию органического мира по сравнению с античностью. Огромную роль в большинстве европейских стран стала играть католическая церковь, активно насаждавшая религиозное мировоззрение. Людей преследовали не только за высказывание своего мнения о развитии природы, но и за чтение книг древних философов. Насильственное внедрение веры в науку превратило ее в придаток религии. Изучение природы было фактически запрещено. Сотни талантливых ученых были уничтожены, сожжены тысячи древних книг. Только в Испании при господстве инквизиции (от лат. *inquisitio* – расследование, трибунал католической церкви по борьбе с инакомыслием, действовавший с XIII в.) были сожжены на кострах 35 тыс. человек и 300 тыс. подвергнуты пыткам. В 1600 г. после долгих пыток на костре инквизиции был сожжен величайший мыслитель своего времени Джордано Бруно, посмеявшийся вопреки запретам церкви утверждать, что мир бесконечен и Солнце не единственная звезда во вселенной. В таких условиях естественно-научные знания накапливались очень медленно, развитие науки искусственно тормозилось.

На более высоком уровне находились культура и наука в арабском мире. Например, известный труд Авиценны (Ибн-Сины) «Канон медицины» содержит не только комментарии к трудам античных авторов, но и оригинальные мысли об изучении растений, животных и самого человека. Последние костры для сжигания «еретиков» были зажжены по приказу испанской инквизиции еще в 1826 г. Однако они не могли заставить науку двигаться вспять. Развитие биологической науки в то время было связано с практической деятельностью людей: обработкой почвы, выращиванием культурных растений, содержанием и разведением домашних животных, рыболовством, охотой на зверей и птиц. Развитие астрономии и физики привело к совершенство-

ванию оптических приборов, которые стали использовать для рассматривания мелких объектов. Изобретение микроскопа позволило открыть удивительный мир невидимых человеку мельчайших организмов. В результате многочисленных путешествий в тропические районы Африки и Юго-Восточной Азии в Европу стали привозить неизвестные ранее растения и животных. Их демонстрировали публике на выставках, для них создавали специальные музеи. После открытия Америки в Европе стали возделывать картофель, табак, кукурузу, европейцы познакомились с кофе и какао. История биологии в позднем средневековье связана с развитием образования и появлением в Западной Европе высших школ – университетов, где изучали естественно-научные дисциплины.

Возникновение университетов объясняется необходимостью подготовки специалистов для развивающейся промышленности, торговли, культуры. Первые университеты возникли в Италии, Франции, Испании, Великобритании в XI – XIII вв. в Болонье, Салерно, затем в Пизе, Орлеане, Лиссабоне, Севилье, Оксфорде, Кембридже и других городах. Биология успешно развивалась на медицинских и философских факультетах созданных тогда университетов. История современного естествознания фактически начинается со второй половины XV века, начала эпохи Возрождения, ставшей великим поворотом в развитии науки. Эпоха Возрождения, или Ренессанс (от фр. *Renaissance* – возрождение), – переходный период (XIV–XVI вв.) в истории науки и культуры стран Западной Европы от Средневековья к Новому времени. Это название стали употреблять итальянские и французские ученые и просветители, подчеркивая тем самым восстановление, возрождение гуманистических, светских традиций античности. Были переведены на европейские языки и изданы труды античных авторов. Этому способствовало развитие книгопечатания. Получила распространение новая философия природы – натурфилософия. Признается существование объективных законов природы, а высшую силу – бога рассматривали как нечто независимое от природы. Прекрасны и точны анатомические рисунки великого итальянского художника и ученого Леонардо да Винчи (1452 – 1519). На его картинах изображены свое-

образные летательные аппараты, дающие представление о глубине биологических интересов этого величайшего художника эпохи Возрождения.

Успешно развивается зоология. Швейцарец Конрад Геснер (1516–1565) издал 4 тома «Истории животных» (1551 – 1558). Он расположил материал по томам в систематическом порядке: млекопитающие, птицы, рептилии и амфибии, рыбы и другие водные животные. Внутри каждого тома виды располагались в алфавитном порядке. «История животных» Геснера в эпоху Возрождения сыграла ту же роль, что «Естественная история» Плиния Старшего в античное время. В этот период развиваются также описательная зоология и ботаника.

С созданием микроскопа расширяются возможности исследований живых организмов. Изучаются клеточное строение растений (Р. Гук, 1665), микроскопические организмы, эритроциты, сперматозоиды (А.Левенгук, 1683), движение крови по капиллярам (М.Мальпиги, 1661). К концу Ренессанса устанавливается относительный компромисс между научными достижениями и официальной религиозной позицией. Признается, что все живое на Земле было создано богом – такое направление и период в развитии биологии называется *креационизмом* (от лат. *creatio* – создание, творение). Важно, что накопленные в этот период конкретные сведения о растениях и животных нуждались в обобщении и создании естественной классификации. В XVI в. после снятия запрета на вскрытие трупов людей блестящих успехов достигает анатомия. Оригинальный и хорошо иллюстрированный труд «О строении человеческого тела» (1543) создает А. Везалий (1514–1564), заложивший основы анатомии человека. Мигель Сервет (1509–1574), исследовавший кровообращение, закладывает основы физиологии (ученый был сожжен кальвинистами). В 1628 г. свое учение о кровообращении публикует У. Гарвей. Великие географические открытия, привоз многочисленных коллекций растений и животных способствовали созданию в XVI в. первых гербариев, ботанических, зоологических садов, кунсткамер и музеев. Швейцарский ученый Каспар Баугин (1560–1624) описал около 6000 видов расте-

ний. Задолго до К.Линнея он стал использовать бинарную номенклатуру, но применял ее не всегда последовательно. Баугин заложил и основу иерархической системы растений, создав 12 книг. Каждую книгу он разделил на секции, те – на роды, роды – на виды. Были предложены и экологические классификации растений, когда их делили на деревья, кусты, полукустарники, луковичные, ядовитые и неядовитые, хорошо пахнущие и без запаха и т.д.

3.1.3. Предшественники дарвинизма

К концу XVII в. число описанных форм растений и животных стало таким огромным, что специалисты каждый раз испытывали трудности в поисках сведений о каком-либо растении или животном и определении его места в очередной искусственной системе органического мира. Признание божественного происхождения живых организмов затрудняло выяснение родственных связей между ними. Понадобился гений великого шведского натуралиста Карла Линнея (1707–1778), который своим трудом «Система природы» (I издание 1735 г. состояло из 14 страниц, X, последнее прижизненное, издание 1758 г. имело 1384 страницы) внес порядок в накопленный к тому времени фактический материал о растениях, животных и минералах. Создание основ систематики было первым существенным вкладом в фундамент будущей эволюционной теории.

Сын своего времени К.Линней рассматривал вид как стабильный (неизменный) элемент природы, верил в библейскую легенду о сотворении видов. Лишь в последние годы он пришел к ограниченному признанию эволюции, считая, что близкие виды одного рода могли развиваться естественным путем, без участия божественной силы. Каждое из трех царств природы (растений, животных, минералов) Линней разделил на иерархически соподчиненные категории: классы, отряды, роды, виды. Растения он разделил на 24 класса и 116 отрядов на основе строения органов размножения: числа тычинок и пестиков. Животные были разделены на 6 классов: млекопитающие, птицы, амфибии, рыбы, черви, насекомые. Первые три рассматриваются сейчас почти в тех же объемах, в которых определил их в свое время

К.Линней. Как известно, Линней отнес человека к миру животных и поместил его в один отряд с обезьянами. Это вызвало раздражение ученых-клерикалов, и с 1758 по 1777 г. печатное и устное изложение системы К.Линнея было запрещено римским папой. Установив принцип иерархичности систематических категорий, Линней способствовал утверждению того, что соседние таксоны связаны не только сходством, но и родством, и чем дальше в системе расположены таксоны, тем меньше степень их родства. *Бинарная номенклатура* для обозначения названий растений, впервые предложенная Каспаром Баугином в 1623 г., была введена Линнеем как обязательное условие для описания любого вида растений и животных. При этом вначале необходимо было писать латинское название рода, потом вида, затем фамилию автора, впервые описавшего этот вид.

В книге «Критика ботаники» (1737) Линней сформулировал в тезисной форме правила номенклатуры (названий видов растений), которые положены в основу современных кодексов научной биологической номенклатуры. Линнеем был введен принцип синонимии: необходимость ссылок на другие (если такие были) латинские названия описываемого вида живого организма. Кроме обязательного описания особенностей морфологии вида Линней предполагал использование и физиологического критерия: возможность получения плодovитого потомства при естественном размножении (скрещивании) особей одного и того же вида. Научное наследие К.Линнея включает 180 опубликованных работ. После смерти ученого его коллекции и научный архив были проданы в Англию, где с того времени хранятся в специально созданном Линнеевском обществе – одном из наиболее авторитетных научных обществ мира. В этом обществе в 1858 г. были доложены результаты эволюционных исследований Ч.Дарвина и А.Уоллеса. В доме К.Линнея, на его родине в г. Упсала (под Стокгольмом) в 1937 г. шведским Линнеевским обществом открыт мемориальный музей.

Историческое значение К.Линнея заключается в том, что он выдвинул иерархический принцип систематических категорий: объединил виды в роды, роды в отряды, отряды в классы.

Развитие эволюционных идей в XVIII – начале XIX в.

Открытие с помощью микроскопа в конце XVII в. яйцеклеток и сперматозоидов привело в науке к возрождению идеи античных философов о «вложении» одного маленького организма в другой (как матрешка). Предполагалось, что вложенное в яйцеклетку или сперматозоид миниатюрное существо при формировании взрослого организма лишь растёт, разворачивается. Сторонников этой точки зрения стали называть преформистами (от лат. *preformare* – преобразовывать). Их представления не противоречили официальной позиции креационистов о происхождении органического мира в результате одного или нескольких актов творения. В конце XVIII – начале XIX в. обострилась борьба между сторонниками креационизма, согласно которому органический мир создан творцом, и трансформистами, отстаивавшими мнение о естественном происхождении живых организмов. Самыми известными учеными-естествоиспытателями того времени были Жорж Кювье, Жоффруа Сент-Илер и Жан Батист Ламарк. Длительное время они жили в одном доме и совместно работали в Национальном музее естественной истории в Париже. Ж. Б. Ламарк возглавлял кафедру зоологии беспозвоночных (согласно системе К. Линнея, объединившей тогда «червей» и «насекомых»). Жоффруа Сент-Илер стал главой кафедры зоологии позвоночных. Кювье занимался сравнительной анатомией и палеонтологией. Несмотря на разницу в политических и философских взглядах, они вписали блестящие страницы в историю биологии. Ж.Кювье (1769–1832) был крупнейшим специалистом в области палеонтологии и сравнительной анатомии. Он создал поразительную по точности и полноте коллекцию сравнительно-анатомических рисунков, качество которых не превзойдено и поныне и которые не требуют исправлений и дополнений.

На большом фактическом материале Кювье установил сходство между ископаемыми и современными животными. Он отстаивал идею о неизменности видов животных и их принадлежности к одному из четырех изначальных типов согласно общему для них плану строения: позвоночных, членистых, мягкотелых и лучистых. Кювье дока-

зал существование «корреляций частей тела организма», которые, по его мнению, свидетельствуют о наличии «конечных причин» в необходимости достижения предоставленной богом гармонии в природе. Чтобы объяснить историческую смену флор и фаун на Земле на границах геологических периодов и эпох, Кювье разработал *«теорию катастроф»*, которые в прошлом уничтожали всех животных, и после каждой катастрофы происходило сотворение новых живых организмов. Жоффруа Сент-Илер (1772–1844) придерживался противоположных взглядов. Факты, которые Кювье использовал для подтверждения деятельности творца, он рассматривал в качестве доказательства естественного происхождения и изменения живых организмов (*трансформизм*). Так, общность строения тела животных он использовал для доказательства общности их происхождения; отличие современных организмов от ископаемых убеждало его в их способности изменяться под влиянием внешних и внутренних естественных причин. Разногласия между Ж.Кювье и Ж. Сент-Илером вылились в 1830 г. в острую публичную дискуссию между ними на заседаниях Парижской академии наук, которая длилась шесть недель. Признанную победу в споре одержал Кювье. Несмотря на неоднократно высказывавшиеся гениальные догадки о естественном развитии организмов, эволюции живой природы, в науке до начала XIX в. господствовало мнение о целесообразности установленных в природе порядков, неизменности созданных творцом видов. Впервые целостное эволюционное учение было создано Ж. Б.Ламарком.

Эволюционная теория Ж. Б.Ламарка. Первое целостное эволюционное учение как система доказательств естественного развития органического мира было создано в первой половине XIX в. трудами известного французского биолога и философа Жана Батиста Ламарка (1744–1829) и рядом других ученых, непосредственных предшественников дарвинизма. Как и многие естествоиспытатели того времени, Ламарк не сразу пришел к занятиям биологией. В течение многих лет он проводил наблюдения за состоянием погоды и начиная с 1799 г. издал 11 томов метеорологических ежегодников, опубликовал фундаментальный труд «Гидрогеология». Однако наибольшую извест-

ность Ж. Б. Ламарку принесли биологические труды. Им же было впервые предложено для науки, изучающей живые организмы, название «биология», сохранившееся до настоящего времени. Из ботанических работ ученого наиболее популярной стала «Флора Франции» (1778), в которой был дан определитель растений, где впервые использовался дихотомический принцип; по нему построены все современные определители растений и животных. Ко времени издания фундаментального труда по эволюции органического мира «Философия зоологии» (1809) Ж. Б. Ламарк, будучи уже хорошо известным ученым, опубликовал 14 томов ботанических сочинений и 13 томов трудов в области метеорологии и геологии.

С 1793–1794 гг. Ламарк начал заниматься зоологией, возглавив кафедру беспозвоночных («на 24 лет. Он описал множество новых форм, создал фундаментальные труды: «Философия зоологии» (1809) в 2 томах и «Естественная история беспозвоночных животных» (1815–1822) в 7. В них впервые беспозвоночные животные были разделены на 14 классов и 6 ступеней («лестницы существ»), показана близость в организации кольчатых червей, моллюсков и членистоногих. Эти труды, содержащие основы эволюционного учения, оказали существенное влияние на дальнейшее развитие биологии. Идея эволюции была тщательно разработана и подкреплена многочисленными примерами. В основу учения положено представление о постепенном естественном развитии организмов во времени от простого к сложному и роль внешней среды в этом процессе.

По мнению Ламарка, эволюция организмов происходит на основании внутреннего стремления организма к прогрессу. Другой принцип, положенный Ламарком в основу эволюционного учения, состоит в изначальной целесообразности ответных реакций организмов на изменения среды и их возможности прямого приспособления к этим изменениям. Ламарк полагал, что вслед за изменением условий среды следует изменение привычек животных; посредством упражнения их органы изменяются в нужном направлении. Так, стремясь сохранить тело сухим, околотовные птицы вытягивают ноги и упражняют их. В результате привычки постоянно вытягивать и удлинять ноги у них

образовались длинные, лишенные перьев конечности. Длинная шея, свойственная многим околоводным птицам, развилась в результате тренировки при доставке и корма со дна водоема, а желание удлинить шею вызывало прилив к ней крови и ее усиленный рост. В качестве примера изменчивости органов у растения под влиянием определенных условий среды Ламарк приводит водяной лютик (*Ranunculus aquatilis*). Когда растение развивается под водой, его листья имеют сильно рассеченные на нитевидные доли листовые пластинки. Листья, развившиеся над водой, имеют широкие округлые лопастные листовые пластинки. Приобретенные в результате упражнений в течение жизни признаки организма передаются по наследству.

С этих же позиций Ламарк объясняет происхождение пород домашних животных и сортов культурных растений. По его мнению, природные процессы протекают длительное время, а люди изо дня в день произвольно меняют условия содержания домашних животных и выращивания культурных растений. Поэтому в природе нет такого огромного разнообразия пород собак, которые существуют в домашних условиях. Видимо, когда-то существовала одна изначальная порода собак, близкая к волку, от которой в различных домашних условиях произошли все существующие породы собак. Путем воспитания в разных странах и разных условиях люди получили множество пород домашних кур и голубей. Таким же путем были получены современные сорта пшеницы, капусты и других культурных растений.

Важнейшей заслугой Ламарка является создание первого целостного эволюционного учения. Он развил идею об изменчивости видов. Рассматривая эволюцию органического мира как длительный исторический процесс развития организмов от простого к сложному, Ламарк впервые поставил вопрос о факторах эволюции, считая, что решающее влияние на изменчивость организмов оказывают условия среды. При несомненной общей прогрессивности взглядов Ламарка его объяснение причин эволюции внутренним стремлением организмов к прогрессу, изначальной целесообразностью реакций организмов на изменения условий среды явно имело черты идеализма. Ламарк неверно понимал причины возникновения приспособленности

организмов под прямым влиянием внешней среды и способность их передавать приобретенные в результате упражнения органов признаки своим потомкам. Из-за слабой доказательности эволюционная теория Ламарка не получила широкого признания современников. Через 50 лет после издания Ламарком «Философии зоологии» (1809) в «Происхождении видов» (1859) Ч.Дарвин писал о том, что его предшественнику, Ж. Б.Ламарку, принадлежит великая заслуга: он высказал мысль, что все изменения в органическом мире происходят на основании естественных законов природы, а не вследствие чудесного вмешательства.

Контрольные вопросы

1. Чем характеризуется развитие биологии в античный период?
2. Какие ученые внесли значительный вклад в изучение биологии?
3. Какова роль Аристотеля в развитии биологии?
4. Какие основные эволюционные идеи сложились в античное время?
5. Каково состояние естественно-научных знаний в Средние века?
6. Каков вклад ученых эпохи Возрождения в развитие биологии?
7. Каких ученых справедливо считают предшественниками дарвинизма?
8. Какое значение для развития эволюционных идей имели труды К.Линнея?
9. Почему Ж.Кювье, Ж.Сент-Илера и Ж.Б.Ламарка относят к предшественникам теории эволюции Ч.Дарвина?
10. Укажите заслуги Ж. Б.Ламарка в развитии эволюционных идей

3.2. Эволюционное учение Ч. Дарвина

Жизнь и научные труды Ч.Дарвина. Чарлз Роберт Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в семье врача. Дед его Эразм Дарвин был известным медиком, ученым и поэтом. Когда родился Ч.Дарвин, деда уже не было, поэтому говорить о его прямом влиянии на выбор Чарлзом своей профессии нельзя. Однако влияние семьи на склад характера и научные интересы будущего ученого несомненно. В автобиографии Ч.Дарвин о своем отце отзывался как о «самом умном человеке, какого знал, обладавшем удивительной способностью к наблюдению

и горячей симпатией к людям». Эти черты в полной мере характерны для самого Ч.Дарвина. В школьные годы Дарвин стал совершать экскурсии в природу и собирать коллекции. В 1825–1827 гг. он изучал медицину в Эдинбургском университете, а в 1827–1831 гг. – богословие в Кембриджском. В юности Ч.Дарвин верил в Библию, собирался стать сельским пастором. Натуралистическую подготовку он проходил как самостоятельно, так и под руководством ботаника и минеролога Д. С. Генсло и геолога А. Седжвика. Впоследствии Седжвик стал активным оппонентом эволюционного учения Ч.Дарвина. Большое влияние на формирование эволюционных взглядов Ч.Дарвина оказал его друг геолог Чарлз Лайель (1797–1875), создавший концепцию эволюции земной поверхности в известном труде «Основные начала геологии» (1830-1833).

В декабре 1831 г. в возрасте 22 лет Ч.Дарвин на пять лет покидает Англию и в качестве натуралиста (без жалования) отправляется в кругосветное путешествие на борту экспедиционного судна «Бигль» (ищейка). Основной задачей Чарлза Дарвина и его экспедиции были геодезическая съемка берегов и островов Южной Америки и определение времени в разных районах Земли. «Бигль» прошел вдоль берегов Южной Америки, побывал в Австралии, Новой Зеландии, обогнул с юга Африку. Во время стоянок корабля Ч.Дарвин совершал длительные сухопутные экскурсии, проводил геологические наблюдения, собирал зоологические, ботанические и палеонтологические коллекции. Особый интерес у него вызвали палеонтологические находки в Патагонии, где были обнаружены остатки девяти гигантских млекопитающих (мегатерия, макраухении, таксодона и др.). Изучение этих находок привело ученого к заключению о родстве вымерших непонозубых с современными видами ленивцев, муравьедов, броненосцев из Южной Америки. Это свидетельствовало об эволюции животных во времени. Решающее значение для формирования эволюционных взглядов Ч.Дарвина имело посещение Галапагосских островов в целях изучения их флоры и фауны. Этот архипелаг, состоящий из 10 основных островов вулканического происхождения, расположен у экватора, в 900 км к западу от берегов Южной Америки. Флора и фауна островов были вполне оригинальными. Так, из 38 видов растений на о. Сан-Сальвадор (Джемс) 30 были эндемиками; обнаружены эндемики среди вьюрков, ящериц, черепах. По рисунку панциря гигантских слоновых черепах с разных островов Ч. Дарвин сделал вывод о том, что все они потомки одного вида, когда-то попавшего на Галапагос-

ские острова, где образовали несколько разновидностей (подвидов). Это свидетельствовало о существовании эволюции в пространстве. Дарвин приблизился к открытию принципа дивергенции – расхождению признаков у потомков одного общего предка. «Бигль» обогнул Австралию с юга и приблизился к Кокосовым островам, лежащим в Индийском океане в 600 милях от Суматры. Эти острова представляли собой коралловые рифы, многие из которых имели форму атоллов. Возникновение их связано с деятельностью кораллов; растительность островов представлена видами, занесенными сюда океаническими течениями с Малайского архипелага. К выводу о том, что с животными и растениями происходят постоянные изменения, Ч. Дарвин пришел после посещения острова Св. Елены. Описание растительности этого острова, лежащего далеко от материка в Атлантическом океане, было сделано за 120 лет до посещения его ученым. Тогда остров был покрыт густыми лесами. Однако завезенные колонистами свиньи и козы, поедая и вытаптывая растения, постепенно уничтожили древесный подрост, погубив старые деревья. На месте бывших лесов развилась жесткая травянистая растительность. Многие участки почвы обнажились и были сильно эродированы. В результате уменьшения древесной растительности на острове вымерло 8 видов наземных моллюсков, исчезло несколько видов насекомых. Вернувшись в 1836 г. в Англию, Ч. Дарвин решает, подобно Ч. Лайелю в геологии, разработать стройную теорию эволюции органического мира, основанную на рассмотрении механизмов эволюционного процесса. К этому времени для него становится понятной творческая роль естественного отбора: выживание наиболее приспособленных организмов в борьбе за существование.

Основные положения теории эволюции Ч. Дарвина. К первой четверти XIX в. в области ботаники и зоологии был накоплен обширный фактический материал, нуждающийся в систематизации. Требовалась новая эволюционная теория, которая могла бы не только объяснить многообразие растительного и животного мира Земли, но и показать механизмы и движущие силы эволюции. В хозяйственно развитых странах (в том числе в Англии) интенсивно осуществлялась практика селекции сельскохозяйственных растений и животных: создавались новые породы крупного рогатого скота, лошадей, свиней, овец, кур и др., были выведены высокопродуктивные сорта зерновых культур, овощей, плодово-ягодных и декоративных растений. Для ученых и специалистов-селекционеров все определеннее становился

факт изменчивости пород животных и сортов растений под воздействием планомерного направленного человеком отбора – искусственного отбора. Это свидетельствовало против представлений о неизменности видов. Огромную роль в появлении теории эволюции Ч.Дарвина сыграли не только труды его непосредственных предшественников, но и новые теории и открытия ученых, работающих в смежных областях науки. Ж. Кювье заложил основы геохронологии. Благодаря трудам Ж.Кювье (позвоночные), Ж.Б.Ламарка (беспозвоночные) и А. Броньяра (растения) была создана новая наука – палеонтология (наука о животных и растениях прошлых геологических времен). Немецкие ученые, ботаник М.Шлейден (1838), физиолог и цитолог Т. Шванн (1839), разработали клеточную теорию, которая приводила к мысли относительно общности происхождения растений и животных. Особую роль в формировании эволюционного мировоззрения Ч.Дарвина сыграли работы английского геолога, основателя *принципа актуализма* Ч.Лайеля (геологическое строение Земли постоянно изменяется, причем силы, действовавшие в прошлом, действуют и в настоящее время). И все же сам Дарвин особенно отмечал Ж. Б.Ламарка, ибо «Ламарк был первым, чьи выводы по этому предмету привлекли к себе большое внимание».

Главная научная заслуга Ч.Дарвина состоит в том, что он раскрыл основные механизмы и движущие силы эволюции органического мира Земли. Дарвин объяснил суть селекции: человек создает новые породы домашних животных и сорта растений на основе *наследственной изменчивости* и *искусственного отбора*. Центральным звеном в теории Дарвина по праву следует считать разработанное им учение о *естественном отборе*, который, в свою очередь, становится следствием *борьбы за существование*. Борьба за существование происходит из-за почти неограниченной способности организмов к размножению («геометрическая профессия размножения») и ограниченного пространства для их существования. В борьбе за жизнь выживают сильнейшие, а слабые элиминируются (уничтожаются) естественным отбором. Дарвин вскрыл причины приспособлений организмов и показал относительный характер приспособленности, объяснил саму суть процесса видообразования (принцип дивергенции). Практически сразу ученые многих стран приняли учение Дарвина.

Контрольные вопросы

1. Что изучает эволюционное учение?
2. С именами каких античных ученых связаны древнейшие эволюционные представления?
3. В чем суть эволюционной концепции Ж. Б. Ламарка?
4. С помощью какого механизма Ламарк объяснял происхождение длинной шеи у птиц?
5. Охарактеризуйте вклад русских ученых XVIII – XIX вв. в развитие эволюционных идей.
6. В каком труде были обобщены взгляды Ч. Дарвина на эволюцию и ее движущие силы?
7. Каковы основные положения теории Ч. Дарвина?

3.3. Микроэволюция

Под *микроэволюцией* понимают совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях вида и приводящих к изменениям генофондов этих популяций и видообразованию. Иными словами – это эволюция довидового и видового уровней. В 1927 г. отечественный генетик-эволюционист Ю. А. Филипченко предложил это понятие (наряду с термином «макроэволюция») для принципиального разграничения явлений эволюции мелкого и крупного масштаба. Современная формулировка (1937– 1938) принадлежит американскому генетику Ф. Г. Добржанскому (1900– 1975) и отечественному генетику Н. В. Тимофееву-Ресовскому (1900– 1981). Микроэволюция происходит на основе мутационной изменчивости под контролем естественного отбора. Ч. Дарвин считал, что механизмы эволюции едины. Большинство современных ученых также придерживаются представлений о единых механизмах эволюции. Поэтому исследуя движущиеся силы микроэволюции, возможно лучше оценить макроэволюционные процессы.

3.3.1. Концепция вида

Представление о виде – это тот фундамент, на котором базируются современные эволюционные теории. По-видимому, самые первые представления о виде были сформулированы в трудах Аристотеля, который понимал вид как совокупность сходных особей. Термин «вид» введен в науку английским естествоиспытателем Джоном Реем (1628– 1705) в конце XVII в. К. Линней считал, что виды реально (объективно) существуют в природе и являются некими универсаль-

ными дискретными образованиями. В пределах любого вида те или иные признаки могут изменяться, в то время как сам вид остается неизменным. Великий французский эволюционист Ж. Б. Ламарк понятие вида считал условным, поскольку все виды постоянно меняются.

Согласно *номиналистической концепции*, существование вида как такового отрицается, т.е. реальность существования вида ставится под сомнение. Номиналистическая концепция имела широкое хождение в XVIII в. во Франции. С. Бесси (1908) писал, что виды в природе реально не существуют, они были изобретены, чтобы мы могли в совокупности рассматривать большое число особей. Со временем становится очевидной несостоятельность как типологической, так и номиналистической концепций вида. В настоящее время принята *биологическая концепция* вида, сложившаяся благодаря трудам таких выдающихся биологов, как Н.И. Вавилов, Э. Майр (в 1963 г. им опубликована фундаментальная монография «Зоологический вид и эволюция»), Ф. И. Добржанский, Н.В. Тимофеев-Ресовский и др. Биологическая концепция вида признает, что виды состоят из популяций, что они реальны и имеют общую генетическую программу, исторически сложившуюся в ходе эволюции.

В соответствии с этой концепцией: 1) вид – это репродуктивное сообщество, обладающее репродуктивной изоляцией, которая понимается как наличие механизмов, препятствующих притоку других генов (в то же время существует множество механизмов, обеспечивающих размножение внутри вида); 2) вид – экологическая единица, взаимодействующая как единое целое с другими видами; 3) вид – генетическая единица, обладающая единым генофондом. Из данной теоретической концепции вытекает следующее определение: виды – это группы скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп. Каждый вид обитает на определенном пространстве, называемом ареалом вида. Принята определенная сумма показателей (критериев), по которым возможно очертить границы каждого конкретного вида и определить видовую принадлежность рассматриваемых особей.

В настоящее время приняты следующие основные критерии вида: *морфологический, физиологический, этологический, биохимический, генетический, экологический, географический.*

Популяция – это исторически сложившаяся совокупность особей данного вида, занимающая определенное пространство внутри видового ареала и в той или иной степени изолированная от аналогичных

соседних совокупностей. Изоляции популяций способствуют географические барьеры (для одних видов это пустыни, для других – реки и морские проливы, для третьих – высокие горные хребты, для четвертых – неблагоприятный климат и т.д.), биологические различия (морфологические, экологические и поведенческие), препятствующие скрещиванию, – это могут быть различия в строении полового аппарата, сроках размножения, поведении ухаживания и пр. Вид состоит из популяций, которые следует рассматривать как *элементарные единицы эволюции*. Например, известная всем деревенская ласточка (*Hirundo rustica*) как вид состоит из различных географических популяций, или подвидов. В пределах каждой географической популяции сложились свои конкретные механизмы взаимодействия с окружающей средой. В результате у птиц, относящихся к различным географическим популяциям, формируются некоторые поведенческие, экологические и даже морфологические различия. Поэтому, основываясь только на знании особенностей биологии отдельных популяций, некорректно утверждать, что рассматриваемый вид является перелетным. Так, европейские популяции этого вида перелетны, в то время как популяции ласточки в африканской части ареала – оседлы, т. е. не только гнездятся там, но и не улетают на зиму. Или, например, европейские популяции удода (*Upupa epops*) перелетны, а африканские – оседлы.

3.3.2. Механизмы эволюции. Учение об естественном отборе

В фундаментальном труде Ч. Дарвина «Происхождение видов...» (1859) основными движущими силами эволюционного процесса выделены наследственность, изменчивость и естественный отбор. *Наследственность* – свойство всех организмов сохранять и передавать свойства родителей (строение и функции) потомству. Дети всегда похожи на родителей, но не являются их копией. Материальной основой наследственности являются гены, которые локализованы в хромосомах. Ген – единица наследственности, передаваемая из поколения в поколение гаметой (функциональные половые клетки – яйцеклетки или сперматозоиды) и контролирующая развитие и конкретные признаки особи. Ген представляет собой участок молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Хромосомы есть в половых и соматических клетках. Зародыш образуется при слиянии мужских и женских гамет, поэтому его формирование и развитие определяются под влиянием генов обоих родителей. Из зерен пшеницы всегда вы-

растает пшеница, из желудя – дуб, из яиц грача вылупляется грач и т.д. Исключений здесь никаких быть не может.

Изменчивость – свойство организмов приобретать новые признаки. Внешняя и внутренняя морфология, физиологические, экологические и поведенческие признаки характеризуются изменчивостью. Вследствие этого в пределах вида (популяции) нет и не может быть абсолютно идентичных по всей совокупности признаков особей. В стаде северных оленей, в огромном муравейнике или термитнике нет ни одной абсолютно одинаковой особи. В бескрайнем поле ржи все особи растений хоть как-то отличаются друг от друга. Ч.Дарвин различал две формы изменчивости: наследственную и ненаследственную. Согласно современным знаниям, такое подразделение представляется весьма искусственным, поскольку вариации в пределах любого типа изменчивости в определенной степени обусловлены наследственными факторами. Тем не менее эта классификация достаточно удобна с методической точки зрения и отвечает на вопрос о том, какие главные факторы лежат в основе различных типов изменчивости. Подробнее о мутационной и модификационной изменчивости см. в разделе «Основы генетики и селекции». Размышляя о механизмах и движущих силах эволюции, великий английский естествоиспытатель Ч.Дарвин пришел к представлению о **борьбе за существование**. Это одно из центральных понятий в созданной им теории эволюции. Ч.Дарвин обратил внимание на факты практически «безграничного» размножения некоторых видов животных и растений. Например, известно, что самка аскариды откладывает в сутки до 200 тыс. яиц, а рыба-луна выметывает до 300 млн икринок. Только один плод кукушкиных слезок может содержать около 190 тыс. семян, а коробочка мака – 3 тыс. (на одном растении их может быть до 10). Подсчитано, что потомство одной пары воробьев за 10 лет способно воспроизвести 200 млрд особей, одуванчик – 10^{17} , луна-рыба $6 \cdot 10^{84}$ особей. Даже сравнительно медленно размножающиеся животные обладают достаточно высоким потенциалом воспроизведения себе подобных.

Так, в 1911 г. на один из островов около Аляски было завезено 25 северных оленей. Прошло чуть более 25 лет, и их численность возросла до 2000. Но в 1950 г. на острове сохранилось только 8 оленей, поскольку чрезмерно большое стадо подорвало растительную кормовую базу вида. Если бы в популяциях выживали все особи последующих поколений и продолжали размножаться с той же интенсивностью, то очень скоро на Земле не осталось бы ни одного свободного

места. Но этого никогда не происходит и не может произойти, потому что численность каждого вида регулируется борьбой за существование. Ч. Дарвин писал, что «борьба за существование неизбежно вытекает из быстрой прогрессии, в которой все органические существа стремятся размножиться». Например, численность быстро размножающихся насекомых в значительной степени регулируется насекомоядными птицами. Известно, что большая синица (*Parus major*) за сутки съедает насекомых столько, сколько весит сама.

Высока потребность в пище и у других видов птиц (рис. 3.3). Подсчитано, что желтоголовый королек (*Regulus regulus*) за год добывает до 10 млн насекомых. Черный стриж (*Apus apus*) за одну охоту добывает почти 400 мелких воздушных насекомых. Огромное количество пищевых объектов потребляют усатые киты. Однажды в желудке кита финвала (длиной более 22 м) было обнаружено 800 кг мелких рачков – их приблизительная численность оценивается более 2 млн экземпляров. Большое количество особей гибнет от неблагоприятных внешних условий, таких, как низкие или высокие температуры, изменение солености воды (для некоторых рыб и их икры) и пр. Ч. Дарвин понимал борьбу за существование как совокупность отношений между особями и различными факторами внешней среды и неоднократно подчеркивал, что термин «борьба за существование» он понимает в широком и метафорическом смысле, включая сюда не только жизнь одной особи, но и ее успех в оставлении потомства. Он писал, что растение в пустыне «ведет борьбу за жизнь против засухи, хотя правильнее было бы сказать, что оно зависит от влажности». Прогрессия размножения приводит к важным последствиям: возрастает вероятность появления новых наследственных уклонений; создается «давление жизни» и, как следствие этого, происходит борьба за существование. Дарвин различал три формы борьбы за существование: внутривидовую, межвидовую и борьбу с неблагоприятными факторами среды.

Внутривидовая борьба (конкуренция), о которой Ч. Дарвин справедливо заметил, что она «особенно упорна между особями и разновидностями одного и того же вида». Дело в том, что особи одного вида (популяции) нуждаются в одних и тех же ресурсах, подвергаются одним и тем же опасностям и обладают в принципе сходными возможностями в добывании пищи, избегании хищника, оставлении своего потомства. Растения того или иного вида в лесу «борются» за свет и влагу. Особенно резко обостряется внутривидовая конкуренция за

ресурсы (территория, пища, половой партнер и пр.) при повышении числа особей в популяции. В таких случаях плодовитость особей в популяциях снижается: нередко вспыхивают эпидемии, приводящие к массовой гибели особей, массовые выселения (инвазии) из характерных мест обитаний, в результате чего подавляющее число особей также погибает. Существует ряд приспособлений, которые помогают особям одной популяции избежать прямого столкновения между собой. Медведи, тигры и другие крупные хищники царапинами на деревьях (зрительные метки) обозначают границы участка, на котором добывают себе пищу. По зрительным меткам соперник определяет не только наличие хозяина территории, но и его размеры и силу. Псовые, кошачьи помечают свой индивидуальный кормовой участок мочой. Самцы певчих птиц (соловьи, пеночки, славки, зяблики, щеглы и др.) пением сообщают о занятости определенного участка, т.е. рекламируют территорию. Таким образом, внутривидовая борьба сопровождается понижением плодовитости и гибелью части особей вида. Однако в целом это способствует совершенствованию вида в течение многих поколений.

Межвидовая борьба за существование наблюдается между популяциями различных видов. Например, в Европе серая крыса практически вытеснила из населенных пунктов более мелкую и менее агрессивную черную крысу, которая теперь сохранилась лишь в лесных и пустынных местностях. Завезенная в Европу американская норка вытесняет аборигенный европейский вид. Ондатра (выходец из Северной Америки) составила серьезную конкуренцию для местных видов, например для русской выхухоли. Медоносная пчела, завезенная в Австралию из Европы, вытесняет аборигенную форму, отличающуюся отсутствием жала. По-видимому, попавшие в Австралию с помощью человека плацентарные хищники (собака динго) сыграли определенную роль в сокращении ареала и последующем исчезновении их сумчатого аналога – сумчатого волка. А овцы сыграли аналогичную роль в отношении аборигенных растительноядных сумчатых (например, различных видов кенгуру). Нередко быстрое размножение одного вида влечет за собой сокращение численности или полное исчезновение другого, оказавшегося в этих условиях менее конкурентоспособным. Так, дрозд деряба (*Turdus viscivorus*) в ряде мест вытесняет близкого к нему, но более мелкого певчего дрозда (*T. philomelos*).

В лесу светлюбивые виды деревьев (сосны, березы, осины), создающие благоприятные условия для развития елового подростка, со

временем выхода елей в верхние ярусы и создания плотного полога начинают уступать им жизненное пространство. Межвидовая борьба – это не только различного уровня конкурентные отношения, но и сложнейшие отношения, развивающиеся в системах «хищник – жертва» (волк и косуля, тигр и кабан, куница харза и кабарга, стрижи и воздушные насекомые, щука и пескарь и т.д.), «паразит – хозяин» (всевозможные случаи экто- и эндопаразитизма). Интересный пример привел Ч.Дарвин. Так, в Парагвае (Южная Америка) нет одичавших лошадей, рогатого скота и собак, хотя южнее и севернее их великое множество. Оказывается, здесь в громадных количествах встречается паразитическая муха, откладывающая свои яйца в пупки новорожденных животных, что в дальнейшем приводит к их гибели. По существу, нет ни одного организма, который бы жил изолированно.

Борьба с неблагоприятными условиями (абиотическими факторами, или факторами неживой природы) наблюдается при ухудшении условий существования видов. Эта борьба обостряет внутривидовую борьбу. В частности, климатические условия (зимние морозы, засушливое жаркое лето, продолжительные дожди и т.д.), как считал Дарвин, являются самым реальным препятствием для размножения. Он вспоминал случай, когда в результате суровой зимы 1854– 1855 гг. в окрестностях его усадьбы было уничтожено до 4/5 всех птиц. Известно, что в горах Швейцарии в результате продолжительных (до двух недель) дождей гибнет практически вся местная популяция белобрюхих стрижей (*Apus melba*), которые, как и все стрижи, кормятся насекомыми только в воздухе.

Контрольные вопросы

1. Что такое микроэволюция?
2. Как называется концепция вида, придающая особое значение морфологическим различиям между видами?
3. Докажите, что морфологические различия не могут быть единственным критерием вида.
4. Какие взгляды на реальность вида принадлежали представителям номиналистической концепции?
5. С именами каких ученых связана современная биологическая концепция вида?
6. По каким критериям, согласно современной концепции вида, определяется видовая принадлежность рассматриваемых особей?

7. Дайте определение популяции. Исходя из определения популяции, докажите, что выражение «популяция мышевидных грызунов Измайловского парка» в корне неверно.

8. Покажите на конкретных примерах, что элементарной единицей эволюции является популяция.

9. Какие процессы, происходящие в природных популяциях, Ч.Дарвин рассматривал в качестве основных движущих сил эволюции?

10. Дайте характеристику явления наследственности и изменчивости.

11. Как понимал Ч.Дарвин борьбу за существование? 12. Приведите примеры «неограниченного» размножения растений и животных.

13. Какие формы борьбы за существование различал Ч.Дарвин?

14. Какая форма конкуренции является наиболее острой – внутривидовая или межвидовая? Ответ проиллюстрируйте примерами.

15. В чем выражается борьба организмов с неблагоприятными условиями?

3.4. Естественный отбор в природных популяциях

Учение о естественном отборе как о движущем факторе эволюции разработано Ч.Дарвиным и независимо от него – английским натуралистом А.Уоллесом. Ч.Дарвин считал естественный отбор результатом борьбы за существование, а предпосылкой действия отбора – наследственную изменчивость организмов. Теория Дарвина получила подтверждение и дальнейшее развитие в трудах С. С. Четверикова, Р.Фишера, И. И. Шмальгаузена, Ф. Г.Добржанского, Дж. Симпсона и др. Генетическая сущность естественного отбора заключается в неслучайном сохранении в популяции определенных генотипов и в избирательном их участии в передаче генов следующим поколениям. Иными словами, естественный отбор можно определить как *избирательное воспроизведение разных генотипов*. В современной теории эволюции принято выделять несколько форм естественного отбора: движущую, дизруптивную, стабилизирующую (Рис.26.).

Движущий, или направленный, отбор. Движущий отбор – такая форма естественного отбора, которая благоприятствует лишь одному направлению изменчивости. Это типичная форма отбора, описанная еще Ч.Дарвиным. По мнению крупнейшего отечественного

биолога-эволюциониста И. И. Шмальгаузена, движущий отбор «реализуется на основе селекционного преимущества некоторых вариантов перед представителями средней нормы, установившейся в прежних условиях существования данной популяции». Несмотря на разнообразие особей в популяциях, каждая из них может быть охарактеризована средним значением того или иного признака. Изменение условий существования часто приводит к отбору особей, уклоняющихся от средней величины рассматриваемого признака. Причем от поколения к поколению происходит изменение фенотипа в данном направлении. Движущий отбор направлен на сдвиг среднего значения признака или свойства. На примере Англии описано явление так называемого «индустриального меланизма» – возникновения и отбора тем неокрашенных форм бабочек березовой пяденицы (*Biston betulaha*) в загрязненных копотью березовых рощах.



Рис.25. Светлая и темная формы бабочки березовой пяденицы на светлом (А) и темном (Б) фоне

Вплоть до середины XIX в. в Англии обыкновенно встречались светлые бабочки, имитирующие окраской и рисунком своих крыльев пятна лишайников на стволах берез. Развитие промышленности в индустриальных центрах страны, сопровождающееся загрязнением окружающей среды дымом и сажой, привело к гибели лишайников и закопчению стволов деревьев (Рис.25.). В 1848г. под Манчестером впервые была поймана необычная (черная) бабочка пяденицы. Со временем таких бабочек становилось все больше. Понадобилось ка-

ких-то 50 лет, чтобы редкая до настоящего времени темная форма стала преобладающей. Генетический анализ показал, что темный цвет обусловлен действием доминантного аллеля «С» (*carbonaria*). Эта редчайшая мутация проявлялась и раньше, но насекомоядные птицы тут же схватывали черных бабочек на белых стволах берез. Сейчас в ряде промышленных районов до 90 % всех бабочек приобрели темную окраску. Параллельно с этим выработалось приспособительное поведение – темные бабочки чаще садятся на загрязненные участки стволов (и просто на темный фон). Сущность направленного отбора заключается в следующем: естественный отбор смещает среднее значение признака или свойства в направлении, благоприятном для новых (изменившихся) условий. В результате закрепляется новая, адекватная условиям трансформированной среды норма реакции. Таким образом, движущий, или направляющий, отбор – это отбор особей с уклоняющимися признаками, подходящими для новых условий. В принципе, отбор идет по фенотипам и по генотипам, которые их определяют.

Дизруптивный, или разрывающий, отбор. Во многих природных популяциях существуют группы особей, различающиеся по какому-то определенному признаку (окраске, форме крыла и пр.) и при этом не имеющие переходных форм. Такое явление получило название *полиморфизма*. Полиморфизм характерен для колоний некоторых видов гидроидов, у которых на одном столоне могут развиваться гидранты разного строения. Хрестоматийными примерами полиморфизма служат общественные насекомые (пчелы, муравьи и т.д.), у которых наблюдается четкое разделение функций (например, муравьи-воины, муравьи-фуражиры, т.е. сборщики корма, царица – продолжательница рода) между особями одной семьи или колонии.

С генетической точки зрения, полиморфизм понимается как устойчивое поддержание в популяции двух и более генотипических классов особей, характеризующихся заметными фенотипическими различиями. Полиморфизм может быть результатом действия дизруптивного отбора, который впервые описан американским ученым К. Мазером. Например, у двухточечной божьей коровки существует сезонный полиморфизм в виде двух цветовых морф: красной и черной. «Красные» божьи коровки лучше выживают зимой, а «черные» – летом. Таким образом, дизруптивный отбор способствует существова-

нию в пределах популяции двух и более фенотипов и элиминирует («убирает») промежуточные формы. Происходит своеобразный разрыв популяции по определенному признаку.

Среди некоторых видов птиц (поморники, кукушки, соколообразные и др.) распространены цветовые морфы. Половой диморфизм (различие по облику самцов и самок, например жуков-олений, львов, курообразных и др.) – частный случай полиморфизма. Полиморфизм некоторых видов улиток обеспечивает возможность их существования на различных видах почв. В создавшихся условиях для каждой из форм начинает действовать отбор, направленный на их стабилизацию.

Стабилизирующий отбор. Теорию стабилизирующего отбора разработал выдающийся отечественный биолог-эволюционист академик И. И. Шмальгаузен (1884– 1963). Он писал, что «стабилизирующая форма естественного отбора реализуется на основе селекционного преимущества представителей средней нормы перед всеми отклонениями от этой нормы» (рис. 3.6). Хорошо известен такой пример действия направленного отбора. В Нью-Йорке (США) после сильного урагана погибло большое число городских воробьев (*Passer domesticus*). Орнитологи выяснили, что у погибших воробьев крылья либо были значительно короче, либо значительно длиннее устоявшихся средних показателей. Выжившие воробьи имели крылья средней длины. Белые трясогузки (*Motacilla alba*), охотящиеся за стрекозами, обычно добывают насекомых с уклоняющимися от средней величины признаками. Что касается человека, то даже самые незначительные нарушения по самым мелким 21–22 парам хромосом приводят к серьезному наследственному заболеванию – синдрому Дауна. Изменения в более крупных хромосомах заканчиваются гибелью оплодотворенной яйцеклетки. Стабилизирующий отбор, отбрасывая мутантные формы, направлен на защиту видов от разрушающего действия мутационных процессов. Он действует с момента начала приспособления особей к изменяющимся условиям, закрепляет приспособления, соответствующие новой обстановке, и выбраковывает отклоняющиеся формы. Эта форма отбора направлена на сужение нормы реакции и, как указывал И. И. Шмальгаузен, «проявляет свое действие при установившихся экологических условиях и биоценологических соотношениях». Стабилизирующий отбор – гарант стабильности (устойчивости) в природных популяциях. Ч.Дарвин говорил о консер-

вирующей роли естественного отбора в установившихся условиях существования.

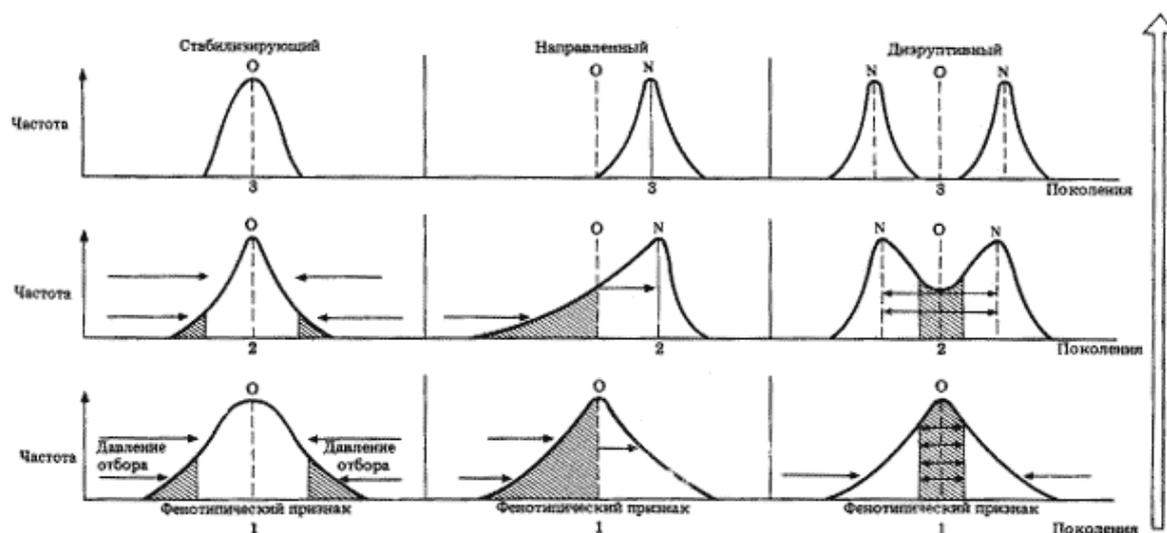


Рис. 26. Три типа отбора, действующего в популяциях: О – первоначальное положение точки соответствия оптимального фенотипа оптимальным условиям среды; N – новое положение точки соответствия. Особи в заштрихованных участках оказываются в невыгодном положении и гибнет. Цифрами 1–3 указана последовательность поколений

3.4.1. Возникновение приспособлений

В результате действия естественного отбора у растений и животных возникают приспособления, соответствующие той среде, в которой они постоянно встречаются. Известно, что птицы имеют приспособления для полета – крылья. Такие приспособления к условиям существования издавна обращали на себя внимание человека. Недаром говорят, что «крылья даны птице для полета». К водной среде прекрасно адаптированы рыбы. Здесь также уместно вспомнить выражение: «чувствовать себя как рыба в воде».

Приспособления организмов к условиям существования. Под адаптацией понимается совокупность морфофизиологических, поведенческих, популяционных и других особенностей данного биологического вида, которая обеспечивает возможность его существования в определенных условиях внешней среды. Адаптацией также называют сам процесс выработки приспособлений организмов к

условиям существования. Адаптации, или приспособления, формируются на протяжении всех стадий онтогенеза (индивидуального развития) особи вида. Обычно различают адаптации общие и частные. *Общие адаптации* – приспособления к жизни в обширной зоне среды. К адаптациям общего плана относят, например, приспособленность конечностей позвоночных к наземной среде (большинство рептилий, млекопитающих), плаванию (рыбы, китообразные, морские черепахи и пр.), полету (птицы, рукокрылые млекопитающие).

Частные адаптации – специализации к определенному образу жизни. К адаптациям общего плана относят, например, приспособленность конечностей позвоночных к бегу (антилопы, лошади, страусы и др.), роющему образу жизни (кроты, могоеры, цокоры, слепыши и др.), лазанию по деревьям (обезьяны, ленивцы, дятлы, пишухи и пр.), различным типам полета (грифы, соколы, альбатросы, утки и пр.; различное строение крыльев рассматривается как адаптации к конкретным типам полета), различным типам плавания (акулы, морские черепахи, пингвины, тюлени). Много примеров частных адаптации связано с наличием у животных так называемой *покровительственной окраски*. Условно различают несколько типов покровительственной окраски (иногда и формы): маскировку, мимикрию, демонстрацию. Между выделенными типами существует немало переходов.

Маскировка – приспособление, при котором форма тела и окраска животных сливаются с окружающими предметами. Например, гусеница бабочки пяденицы похожа на сучок, насекомое палочник – на сухую ветку, австралийские рыбы-тряпичники – на прибрежные водоросли, выделяют следующие основные типы маскирующей окраски: криптическая (обеспечивает сходство с окружающим фоном); расчленяющая («размывает» контур животного; характерна для яиц, а иногда и самих птиц, гнездящихся открыто на земле – кулики, утки, козодой и пр.); скрадывающая (основана на принципе «противотени»).

Маскирующая окраска особенно важна для защиты организма на ранних этапах индивидуального развития (яиц, личинок, птенцов, детенышей млекопитающих и т.д.). У открыто гнездящихся птиц такую окраску имеют самки, что особенно необходимо в период насиживания кладки. Расчленяющая окраска может быть у хищников, использующих длительное подкарауливание жертвы: тигр, леопард, ягуар, окунь и др. Некоторые животные способны к быстрому изменению окраски в зависимости от изменения окружающего фона,

например различные виды камбалы, хамелеонов. *Мимикрия* – сходство беззащитного и съедобного вида с одним или несколькими представителями неродственных видов, хорошо защищенных от нападения и поедания хищником (*миметизм*) или растениями и предметами окружающей среды (*мимезия*). Различные формы миметизма характерны для целого ряда видов насекомых. Хрестоматийны следующие примеры мимезии: некоторые морские коньки, например конек-тряпичник, напоминают водоросли; яйца некоторых куликов (кулики-сороки, зуйки) сходны по окраске и форме с галькой (у закрыто гнездящихся птиц, например у дуплогнездников, яйца не окрашены); гусеница бабочки пяденицы напоминает сухой сучок; насекомое палочник похоже на сухие прутики; название рыба-лист говорит само за себя; некоторые бабочки похожи на сухие листья и даже имитируют их падение при полете и пр.

Выделяют две формы мимикрии: бейтсовскую (по имени Г. Бейтса) и мюллеровскую (Ф. Мюллер). Примером бейтсовской мимикрии служит случай сходства отдельных видов бабочек белянок с несъедобными ярко окрашенными и дурно пахнущими бабочками-геликонидами. В варианте мюллеровской мимикрии несколько защищенных видов животных имеют сходную внешность и окраску – образуют совокупность видов, называемую «кольцо». Так, многие виды ос сходны между собой. Ядовитые насекомые (клопсолдатик, жука-нарывник, семиточечная божья коровка) имеют отпугивающую окраску – красную с черными пятнами. Насекомоядные птицы, вырабатывая «рефлекс отвращения» на одном виде, уже не трогают виды «кольца». Мимикрия у растений служит для отпугивания или привлечения животных. Например, лишённые нектара цветки белозора сходны с медоносными цветками и подобным образом привлекают к себе насекомых-опылителей. Ловчие приспособления насекомоядных растений «подражают» ярким цветкам других видов и таким способом заманивают в ловушку насекомых. Полагают, что возникновение мимикрии связано с избирательным истреблением животных или растений.

Демонстрация (угрожающая или предупреждающая окраска или форма). Животное с ядовитыми зубами (ядовитые змеи), жалящим приспособлением (жалящие перепончатокрылые: пчелы, осы), ядовитыми кожными железами (амфибии: огненная саламандра, жерлянки и др.) обычно «широко оповещает» об этом. Такие виды обладают отпугивающей окраской (мюллеровская мимикрия) или особым

«рисунком» (например, у некоторых змей), которые хорошо запоминаются другими животными. Ряд ядовитых змей оповещает о своем присутствии не столько окраской, сколько звуками, в основном так называемого инструментального характера, т.е. издаваемыми либо с помощью трения чешуек (эфа), либо с помощью специальной «погремушки» на кончике своего хвоста (гремучие змеи).

Происхождение приспособлений и их относительность

Эволюция направлена на приобретение приспособлений. Приоритет научного объяснения случаев приспособленности животных и растений принадлежит Ч.Дарвину. Ж. Б.Ламарк считал, что организмы обладают врожденной способностью изменяться под влиянием внешней среды и только в полезном для них направлении. Вряд ли возникновение колючек дикобразов, ежей, тенреков (мадагаскарские щетинистые ежи) непосредственно связано с проявлением условий внешней среды. Ч.Дарвин показал, что адаптации возникают в результате действия естественного отбора. Только обладатели более острых и прочных колючек выживали в борьбе с хищниками и могли оставлять жизнеспособное потомство. Так, из поколения в поколение накапливались и закреплялись те полезные наследственные изменения, которые способствовали сохранению и процветанию вида.

В результате исторического развития живых существ вся их организация оказывается глубоко адаптивной. Однако приспособленность организмов к среде, несмотря на все ее совершенство, не абсолютна, а относительна. Относительность приспособлений прежде всего связана с тем, что условия внешней среды нередко меняются значительно быстрее, чем формируются те или иные приспособления. А уже имеющиеся приспособления теряют свое значение для организма в трансформированной среде. Доказательствами относительности приспособлений могут служить следующие примеры: 1) полезный в одних условиях орган становится бесполезным и даже относительно вредным в другой среде: сравнительно длинные крылья стрижей, приспособленные к стремительному продолжительному полету, создают определенные сложности при взлете с земли; длинные крылья морской птицы – фрегата не дают ей подняться с гладкой поверхности моря; странствующий альбатрос не в состоянии взлететь с палубы корабля; 2) защитные приспособления от врагов также относительны: ядовитые змеи (например, гадюки) поедаются ежами, свиньями, которые мало восприимчивы к их яду; крупная ящерица – серый варан –

мало восприимчива к яду кобры; 3) проявление инстинктов может также оказаться нецелесообразным: например, защитная реакция (выпускание струи дурно пахнущей жидкости) скунса, направленная против идущего автомобиля (к сожалению, случается, что по этой причине на дорогах США гибнут эти зверьки); 4) наблюдаемое «переразвитие» некоторых органов, которые становятся помехой для организма (явление гиперморфоза): огромные (до 3 м и более в размахе) рога вымершего большерогого оленя (*Megaceros eurycerus*); чрезмерно развитые клыки бабируссы (дикой свиньи); устрашающие клыки-кинжалы вымерших саблезубых тигров (махайродов, смилодонов), излишне длинные бивни древних хоботных – мастодонтов.

3.4.2. Видообразование

В результате сложнейших микроэволюционных процессов, протекающих в природных популяциях, могут возникать не только новые приспособления к условиям существования, но и новые виды. На вопрос о том, как возникают новые виды, Ч.Дарвин дал ответ в самом названии своего главного труда «Происхождение видов...». Отдельную главу своей книги он посвятил обстоятельствам, благоприятствующим образованию новых форм посредством естественного отбора. В основу схемы видообразования были помещены два основополагающих принципа: *дивергенции* (или расхождения признаков) и *монофилии* (происхождения потомков от одного общего предка). Любая дифференциация внутри вида живых организмов может быть представлена как процесс обособления форм (местных, экологических, географических) и выработки некоторых различий между этими формами (Рис.27.). Начальное расхождение форм знаменует собой начальную фазу эволюционного процесса. Известно, что самая жесткая конкуренция наблюдается между наиболее близкими формами данного вида и прежде всего в силу большого сходства их жизненных потребностей (требований к условиям существования). По этой причине дочерние формы, более других отклоняющиеся от среднего значения, будут находиться в наилучших условиях. С другой стороны, предковая (материнская) и промежуточные формы, более сходные друг с другом, будут жестко конкурировать и поэтому иметь меньше шансов для победы в борьбе за существование. Итогом эволюции предковой формы станут разнообразные, заметно отличающиеся между собой потомки. Разнообразие форм обеспечивает возможность наиболее полного использования природных ресурсов, всего много-

образия окружающей среды. Ч.Дарвин писал: «Наиболее резко различающиеся разновидности какого-нибудь вида злаков будут иметь наибольшие шансы на успех и увеличение в числе,... а когда разновидности очень резко отличаются одна от другой, они переходят на степень вида». Ч.Дарвиным была предложена графическая схема дивергенции форм, наглядно демонстрирующая принципы видообразования.

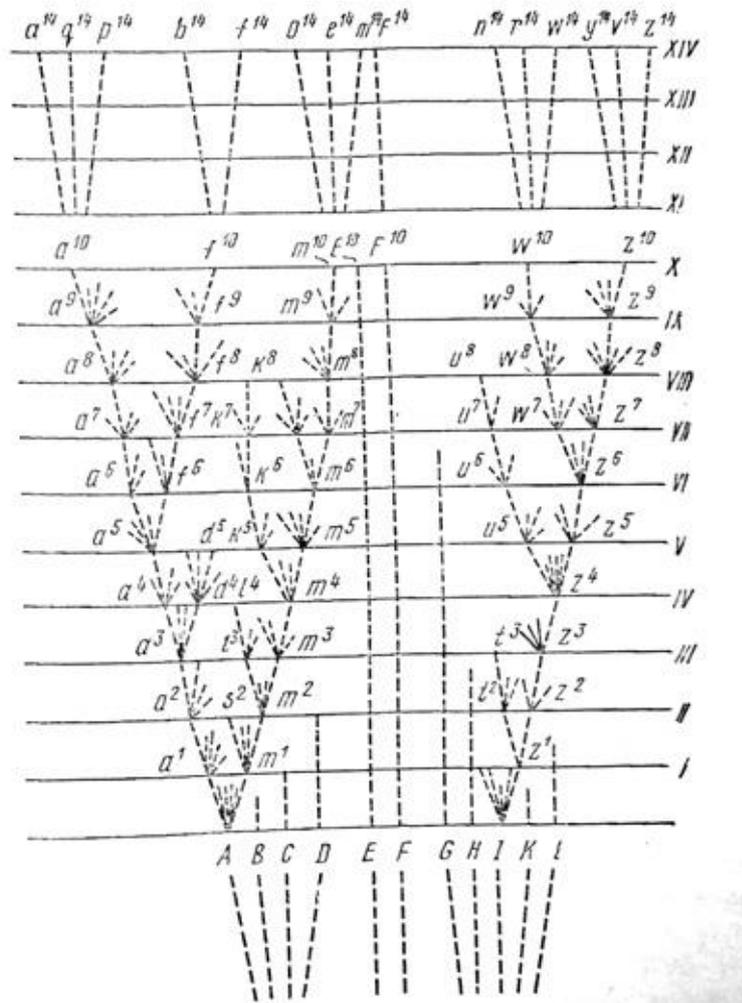


Рис.27. Схема дивергенции

В схеме заглавными буквами (А, В, С, D и т. д.) под нижней чертой условно обозначены отдельные виды одного рода. Параллельные линии снизу вверх (с I по XIV) символизируют смену поколений во времени. Дарвин условно принимает, что от одной линии до соседней проходит смена в тысячу поколений. Пунктирные линии, направленные снизу вверх, иллюстрируют историческую судьбу этих поколений на разных этапах развития. Чем больше расстояние между

пунктирными линиями, пересекающими одну параллельную черту, тем больше различие между расходящимися группами особей в соответствующем поколении (II линия), чем между точками a5 и m5 (V линия). Это значит, что первоначальное расхождение (различие) между двумя группами потомков (a2 и t2) общего исходного вида Л, возникшее в течение 2000 поколений, меньше, чем те различия, которые развились через 5000 поколений (a5 и m5). Поэтому, говорит Дарвин, мы можем принять, что группы a2 и t2 представляют собой еще две разновидности одного общего вида, а группы a5 и m5 уже будут двумя новыми видами, имеющими общего предка (вид А).

Вид существует как отдельные популяции, которые в той или иной степени изолированы друг от друга. Но пока между популяциями имеется поток генетической информации, вид представляет собой единую, целостную систему. При возникновении изоляции поток генов между изолированными популяциями может прерваться, что в свою очередь приведет к репродуктивной изоляции.

Такие репродуктивно изолированные популяции уже являются самостоятельными видами. Постепенное видообразование в зависимости от характера изоляции подразделяется на географическое и экологическое.

Географическое, или аллопатрическое, видообразование связано с расширением ареала исходного вида и осуществляется посредством длительной географической изоляции популяций. Особое внимание географической изоляции в процессе видообразования уделял крупнейший американский зоолог-эволюционист Э. Майр. Возникновение различного рода географических преград (горные хребты, морские проливы, полосы жарких пустынь и пр.) приводят к возникновению *изолятов* – географически изолированных популяций. В результате этого в едином *генофонде* вида (совокупность генов) образуется своеобразный разрыв. Со временем в изолированных генофондах будут накапливаться новые мутации и будут возрастать различия между популяциями. Особенно ярко это проявляется у видов с обширными ареалами, поскольку уже сами по себе условия существования в них различны. Например, живородящая ящерица на юге Европы откладывает яйца, а особи средневропейских и северных популяций яйцеживородящи, поскольку в условиях короткого и относительно холодного лета их яйца не успевают развиться. Длительное прерывание потока

генов между изолятами приводит в конце концов к их репродуктивной изоляции и образованию самостоятельных видов. Существование *эндемичных видов*, в частности узко локальных эндемиков (видов, встречающихся только на пространстве небольшого географического района) – результат длительной географической изоляции (Рис.28.).

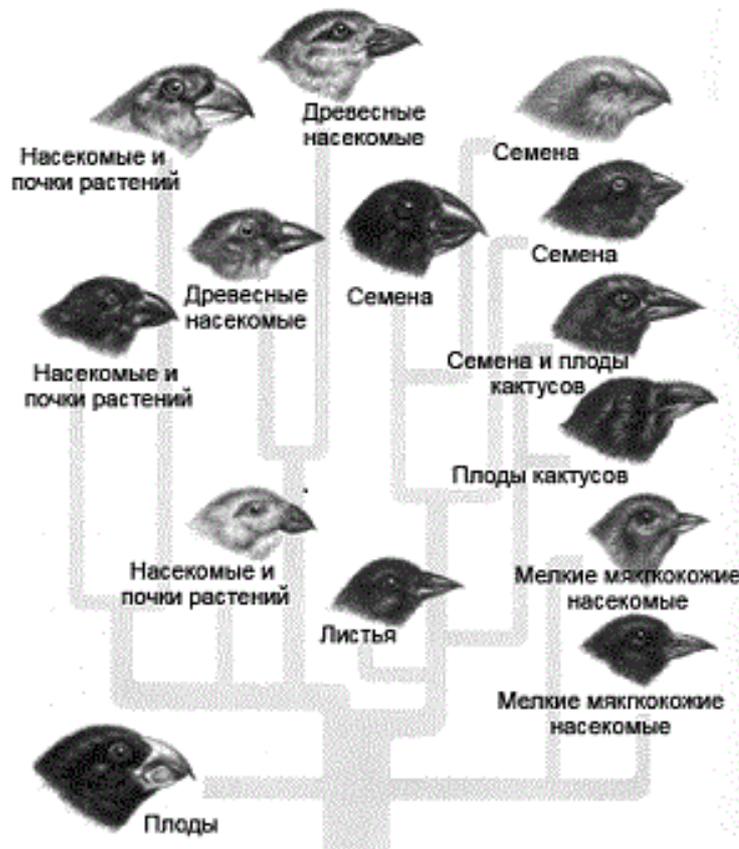


Рис.28. Разнообразие вьюрков на Галапагосских островах

Примерами локального эндемизма служат: фауна рачков оз.Байкал (озеро 20 млн лет изолировано от других водоемов), байкальская нерпа, гаттерия (острова у Новой Зеландии), 13 видов галапагосских, или дарвиновых, вьюрков (рис. 3.11), представители фауны о. Мадагаскара (тенреки, лемуры и пр.), Новой Зеландии (киви и др.), Австралии (различные виды сумчатых, попугаев и т.д.) и др. Из приведенного списка эндемиков отчетливо видно, что среди географической изоляции особая роль принадлежит островной изоляции. Кстати, Ч.Дарвин писал, что на Галапагосских островах из 26 видов наземных птиц 21–23 вида эндемичны. Долгое время географическая изоляция способствовала сохранению флоры и фауны островов. С развитием мореплавания безопасность естественных жителей островов стала иллюзорной. Так, в Новой Зеландии до появления там лю-

дей (XIII в.) обитало по меньшей мере 37 видов нелетающих птиц (в том числе различные виды моа, или динорнисов), а сейчас осталось только 3 мелких вида киви. Человеком были истреблены дронты, или додо (Маскаренские острова), нелетающие стеллеровы бакланы (Командорские острова), бескрылые гагарки (последние особи уничтожены на о. Исландия), эпиорнисы (о. Мадагаскар), открытая Дарвиным фолклендская лисица и др. Последнее Дарвин предвидел, написав: «Через несколько лет после того как будет произведено правильное заселение островов, эта лисица, по всей вероятности, будет поставлена наряду с додо как животное, исчезнувшее с лица Земли». Огромная роль в изучении островной тропической фауны принадлежит соотечественнику и современнику Ч.Дарвина Альфреду Уоллесу. Ч.Дарвин и А.Уоллес поняли, что острова – это уникальные природные лаборатории, в которых можно изучать сложнейшие механизмы эволюции.

Экологическое, или симпатрическое, видообразование связано с зарождением в рамках популяционного ареала новой формы. Однако совмещение мест обитания оказывается временным явлением. В результате все продолжающейся конкуренции, осуществляющейся на базе исходного популяционного полиморфизма, в конце концов наблюдается расхождение мест обитания обособившихся популяционных группировок. В итоге процесс внутриареального обособления популяций заканчивается репродуктивной изоляцией и образованием новых видов. Образовавшиеся виды могут иметь налегающие и в значительной степени совпадающие (симпатрические) ареалы. Примером экологического видообразования служат симпатрические ареалы синиц: большой, лазоревки, гаичек (пухляк, черноголовая, сероголовая), московки, хохлатой.

Полагают, что указанные виды синиц образовались в связи с пищевой специализацией: по выбору мест кормежки, по составу поедаемых кормов, по методам их поиска и добывания. Так, лазоревки и черноголовые гаички предпочитают широколиственные леса, московки, хохлатые синицы и пухляки – хвойные. Крупные виды птиц (большая синица, пухляк и др.) долбят ветви и древесные стволы, мелкие (лазоревки) – только стебли травянистых растений. Наиболее мелкие виды (московки, хохлатые синицы и лазоревки) чаще обследуют в поисках корма концевые ветви деревьев, иногда даже «зависая» около них в трепещущем полете, как это делает самый крупный вид – большая синица. На ранних стадиях микроэволюционного про-

цесса географическое и экологическое видообразование может действовать совместно, что не позволяет четко определить границы каждого из этих способов.

Внезапное видообразование. Помимо описанного выше постепенного видообразования существует так называемое внезапное видообразование, совершаемое не путем дивергентной эволюции, а методами хромосомных мутаций, полиплоидии и гибридизации. Например, близкие виды картофеля отличаются между собой кратным набором числа хромосом: $n = 12, 24, 48, 72$. Это дало основание предположить, что указанные наборы (т.е. соответствующие виды картофеля) образовались путем полиплоидии, т.е. путем кратного увеличения числа хромосом исходного предкового вида. Известно, что полиплоидные формы более выносливы и поэтому более обычны по периферии ареала (в экстремальных для вида условиях), вытесняя здесь родительский вид. Допускается также возникновение новых видов путем гибридизации форм. Методом отдаленной гибридизации изучается возможность происхождения тех или иных видов культурных растений. Отечественный селекционер В. А. Рыбин скрестил терн ($2n = 16$) и алычу ($2n = 8$) и получил с последующим удвоением числа хромосом культурную сливу ($2n = 48$). Для животных в большей степени характерно видообразование методом хромосомных мутаций, обеспечивающих репродуктивную изоляцию потомков от родительской формы. Видообразование путем полиплоидии встречается у некоторых червей и насекомых.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение движущего отбора.
2. Какие условия способствовали появлению «индустриального меланизма» у бабочки березовой пяденицы?
3. Какая форма естественного отбора ведет к появлению полиморфизма?
4. Объясните механизм и направленность действия стабилизирующего отбора.
5. Приведите примеры общих и частных адаптации.
6. В чем заключается биологический смысл расчленяющей окраски?
7. Приведите примеры бейтсовской и мюллеровской мимикрии.
8. Покажите на конкретных примерах относительность приспособлений.

9. Назовите два основополагающих принципа, лежащих в основе процесса видообразования.

10. Какие механизмы лежат в основе аллопатрического видообразования?

11. В результате чего возникают изоляты?

12. Приведите примеры аллопатрического видообразования.

13. Раскройте механизм симпатрического видообразования. Ответ проиллюстрируйте примерами.

14. Какие причины вызывают внезапное видообразование?

3.5. Макроэволюция

Макроэволюция – это эволюция на уровнях выше видового (образование новых родов, семейств и т.д.), осуществляется путем микроэволюции. Макроэволюция происходит в сроки, которые исчисляются десятками – сотнями тысяч и даже миллионами лет, и по этой причине недоступна для непосредственного изучения. Однако, согласно современной синтетической теории эволюции, у макроэволюции не существует закономерностей, отличных от закономерностей микроэволюции. Макроэволюция, как и микроэволюция, также осуществляется на основе принципа дивергентности.

3.5.1. Доказательства эволюции

Несмотря на невозможность непосредственного исследования макроэволюционных процессов, наука располагает множеством фактов, что эти процессы реальны и существуют в природе. **Палеонтологические данные.** Палеонтология как наука оформилась благодаря исследованиям Ж.Кювье (позвоночные), Ж.Б.Ламарка (беспозвоночные) и А. Броньяра (растения). Термин «палеонтология» был предложен французский зоологом Анри Бленвилем (1777–1850) в 1822 г. С помощью палеонтологических методов изучаются ранние этапы развития жизни на Земле, выясняются магистральные пути развития органического мира. Результаты палеонтологических исследований используются для доказательства эволюции животного и растительного мира. Палеонтологические данные и сравнение вымерших форм с современными формами убедительно свидетельствуют о том, что животные и растения постоянно изменялись во времени. Палеонтологам удалось доказать, что одни виды путем длительной эволюции происходят от других исходных форм, и показать это как филогенетические

ряды (ряды видов, последовательно сменяющих друг друга в процессе исторического развития).

Филогенетические ряды. По целому ряду групп животных (некоторые копытные, слоны, хищные, моллюски и пр.) палеонтологам удалось воссоздать непрерывные ряды форм (от древнейших до современных), отражающие эволюцию рассматриваемых категорий.

Отечественный зоолог В.О. Ковалевский (1842–1883) разработал филогенетический ряд лошадей (Рис.29.): фенакодус (пятипалая конечность) – эогиппус (четырепалая конечность) – миогиппус (трехпалая конечность) – парагиппус (трехпалая конечность) – плиогиппус (однопалая конечность) – современная лошадь (однопалая конечность).

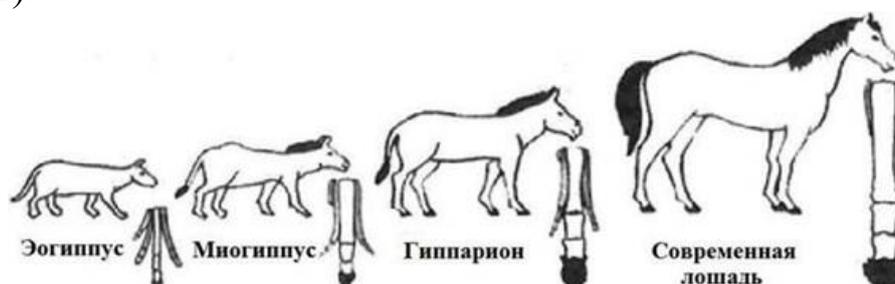


Рис. 29. Филогенетический ряд лошади

Число пальцев на конечностях уменьшалось в связи с переходом к быстрому и длительному бегу. Одновременно с редукцией числа пальцев увеличивались абсолютные размеры животных (от размера лисицы до современной лошади), осуществился переход от всеядности к исключительной травоядностиTM, изменилось строение зубной системы и др. На все это ушло до 60 – 70 млн лет. Филогенетические ряды могут рассматриваться как прямые доказательства эволюции.

Переходные формы. Наличие филогенетических рядов не могло служить объяснением для происхождения групп высокого систематического ранга. Противники эволюции жизни на Земле считают возникновение таких групп результатами соответствующих «актов творения». С этой точки зрения особый интерес представляют ископаемые переходные формы, сочетающие в себе одновременно как признаки древних, так и более эволюционно молодых групп, относящихся к таксономическим (систематическим) категориям высокого ранга.

В качестве переходных групп могут быть рассмотрены семенные папоротники (переходная форма между папоротникообразными и

голосеменными), ихтиостеги (переходная форма между пресноводными кистеперыми рыбами и земноводными), которых шведский палеонтолог Ярвик образно назвал «четвероногими рыбами», археоптерикс (переходная форма между пресмыкающимися и птицами, Рис.30.)

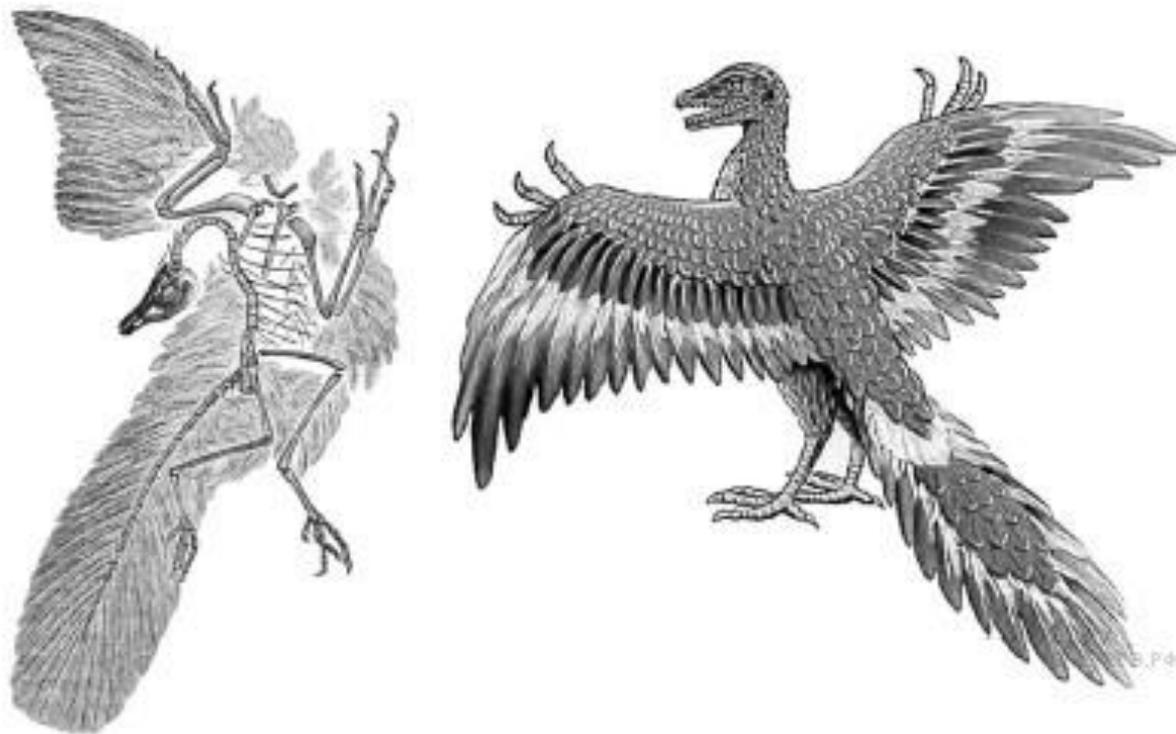


Рис.30. Археоптерикс

Данные сравнительной анатомии и внешней морфологии. Не только палеонтологические данные свидетельствуют о наличии переходных форм. В настоящее время также существуют формы, занимающие как бы «промежуточное» положение между категориями высокого систематического ранга. Например, яйцекладущие млекопитающие (утконосы, ехидны) по особенностям своей организации являются промежуточным звеном между рептилиями и млекопитающими.

В строении передних конечностей наземных позвоночных (амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие), несмотря на то что все они выполняют самые различные функции, обращает на себя внимание определенное сходство, обусловленное общностью их происхождения. Явление соответствия органов у организмов разных видов, обусловленное их филогенетическим родством, называют *гомологией*.

А такие органы называют *гомологичными органами*. Наличие гомологичных органов у организмов тех или иных групп позволяет проследить степень их родства, определить их филогенетические связи (Рис.31.).

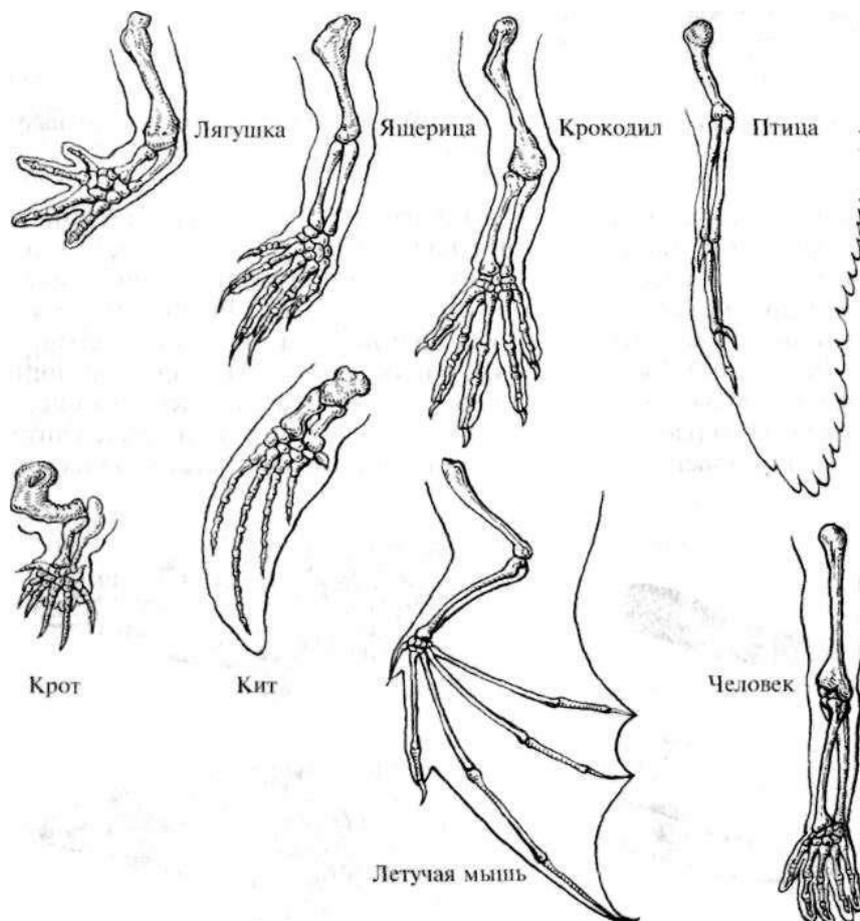


Рис. 31. Гомология передних конечностей позвоночных

Но далеко не всякое внешнее сходство в строении органов свидетельствует о родстве организмов. Крыло птицы и крыло бабочки, несмотря на сходство выполняемых функций, а также на некоторое внешнее сходство, по-разному устроены и являются результатом схождения признаков (конвергенции), а не общности происхождения. Такие органы называют *аналогичными органами*. А явление морфологического сходства органов у организмов различных систематических групп, обусловленное сходством выполняемых ими функций, носит название *аналогии*. Примеров конвергенции в мире животных много. Колючки некоторых видов растений – аналогичные органы, поскольку их происхождение различно: например, колючки боярышника – видоизмененные побеги, колючки кактуса, барбариса – видо-

измененные листья. Доказательствами эволюции являются также рудименты и атавизмы. В организме встречаются недоразвитые органы или их части, не функционирующие у взрослых форм. Это *рудименты*, или *рудиментарные органы*. По наличию рудиментов можно судить об общности происхождения. Рудименты таза и задних конечностей удавов свидетельствуют о давнем отделении змей от ящериц, а рудименты таза кита – о происхождении от наземных предков, рудименты глаз у слепых пещерных рыб – о том, что эти формы когда-то жили в условиях нормальной освещенности и т.д. Рудименты человека – хвостовые позвонки, ушные мышцы, аппендикс и др. В отличие от рудиментов, которые характерны для всех особей рассматриваемого вида, атавизмы встречаются, как исключение, только у отдельных особей. *Атавизмы* – это признаки, существовавшие у далеких предков и проявившиеся у отдельных особей вида. К атавистическим структурам следует отнести появление трехпалое™ у современных лошадей, развитие хвоста и волосяного покрова на всем теле у человека и т.д. По атавизмам можно судить, как был устроен тот или иной орган у предковой формы.

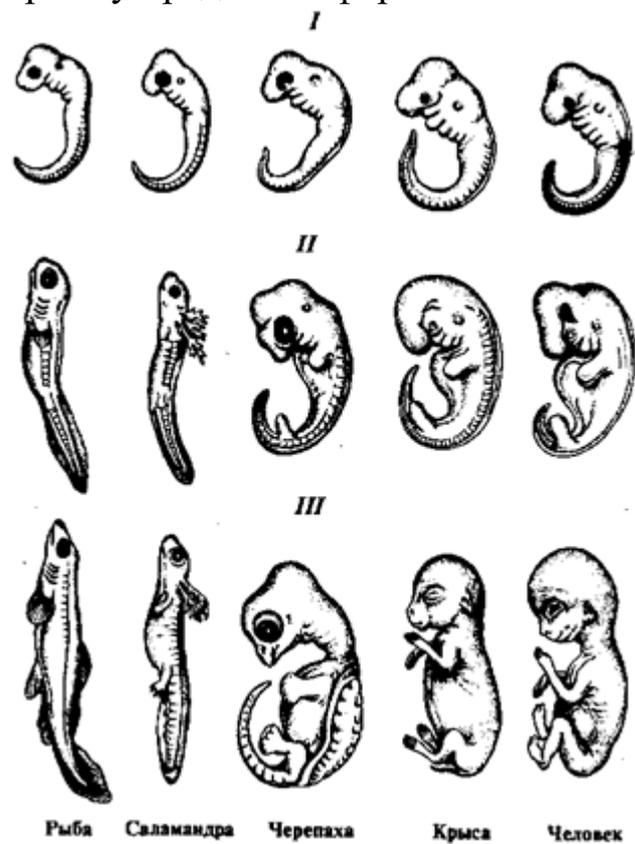


Рис. 32. Зародышевое сходство у позвоночных животных

Данные эмбриологии.

Эмбриология – наука о зародышевом развитии. Исследования, проведенные эмбриологами, показали общность происхождения всех многоклеточных животных, поскольку все они развиваются из одной оплодотворенной яйцеклетки. Все яйцеклетки в своем развитии последовательно проходят определенные стадии (бластулы и гастрюлы). Например, все позвоночные животные в процессе эмбрионального (зародышевого) развития проходят стадию закладки жаберных щелей, хотя во взрослом состоянии у наземных позвоночных они отсутствуют (Рис.32.). У бескрылых птиц (например, киви) заклады-

ваются крылья, у усатых китов на определенных стадиях раннего онтогенеза – зубы, но в дальнейшем они не развиваются.

Самые ранние стадии развития зародышей позвоночных удивительно схожи между собой. В дальнейшем это сходство постепенно утрачивается, все ярче начинают проявляться сначала признаки класса, затем отряда, семейства, рода и, наконец, вида позвоночного животного. Таким образом, в процессе индивидуального развития (онтогенеза) каждый вид повторяет свое историческое развитие (филогенез). Выявленная закономерность была сформулирована немецкими биологами Ф. Мюллером (1821 – 1897) и Э.Геккелем (1834–1919) как *биогенетический закон*, сущность которого заключается в том, что онтогенез есть краткое повторение филогенеза. Естественно, что онтогенез не повторяет абсолютно все этапы филогенеза (некоторые стадии в онтогенезе не отражены). По строению эмбрионов современных форм можно судить о строении эмбрионов (а не взрослых) предков.

Генетические и цитологические данные. Осуществление генетического кодирования, биосинтеза белков и нуклеиновых кислот происходит по единому для всего живого на Земле механизму. Клеточное строение характерно для подавляющего большинства организмов. Принципы деления клеток одинаковы у всех эукариот. Это неоспоримо свидетельствует о едином плане строения и общности происхождения всех организмов. Вероятность того, что принципиально сходная ультраструктура клеток и тончайшие механизмы их функционирования возникли случайно, практически отсутствует и даже теоретически является фантастичной.

Биогеографические данные. *Биогеография* изучает закономерности распространения и распределения растений и животных на земном шаре. Своеобразие флоры и фауны Австралии, Новой Зеландии, Южной Америки, Мадагаскара и океанических островов, сходство фауны Северо-Восточной Азии и Северной Америки, Европы и Британских островов, различие фауны Северной и Южной Америки, Африки, Мадагаскара и т.д. – все это свидетельствует о длительной эволюции растительного и животного мира планеты. Причины сходства и различия флоры и фауны различных географических регионов – результат не только исторического развития растительного и животного мира, но и прежде всего тех геологических процессов (дрейф материков, образование островов, появление и исчезновение «сухопутных мостов» между материками, островами и материками и т.д.),

которые происходили в это время. А.Уоллес, основываясь на имеющейся в его распоряжении информации о распространении животных, выделил 6 биогеографических областей: Палеарктику, Неоарктику, Эфиопскую, Индомалайскую, Неотропическую, Австралийскую. Сравнение растительного и животного мира различных географических областей позволяет разобраться в их отдаленном прошлом, предоставляет богатый материал, доказывающий эволюцию живых организмов. Сходство фауны и флоры Северной Америки и северо-востока Евразии объясняется наличием в недалеком прошлом узкого перешейка («сухопутного моста») между материками. Такой же мост существовал между Европой и Британскими островами. С другой стороны, длительная (десятки миллионов лет) изоляция Южной Америки (Неотропическая область) от Северной (Неоарктическая область) привела, несмотря на существование в настоящее время Панамского перешейка, к значительным различиям флоры и фауны континентов. Взаимопроникновение видов животных (опоссумы, броненосцы, дикобразы пришли из неотропической области в Северную Америку; олени, веди, лисы и др. проникли в Неотропики с севера) не изменило характерного (своеобразного) облика фауны Южной и Северной Америки. Еще большим своеобразием отличается животный мир Австралии, которую по праву называют царством сумчатых! Австралия обособилась от Южной Азии более 100 млн лет назад, когда еще не было плацентарных млекопитающих. Разнообразие сумчатых – результат эволюции в условиях длительной географической изоляции. Особый интерес с точки зрения изучения эволюции представляют острова.

Материковые острова (например, Британские острова) имеют фауну и флору, близкую к материковой. Но длительная изоляция острова ведет к ослаблению материковых связей и повышает своеобразие его фауны. Уникальность природы Мадагаскара, ее отличие от природы Африканского континента сложилась в результате длительной географической изоляции острова, отделившегося от материка еще в мезозое. Поэтому на Мадагаскаре нет слонов, жирафов, бегемотов, львов, гиен, леопардов, страусов, зебр, антилоп и прочих представителей фауны Эфиопской области. Высоким процентом эндемичных форм (форм, которые больше нигде не встречаются) характеризуются океанические острова. В целом их видовой состав беден (ущербность фауны и флоры). Например, на таких островах отсутствуют наземные млекопитающие, амфибии, т.е. целые группы видов, не способные

преодолевать значительные водные пространства. Для фауны и флоры океанических островов большое значение имеет явление случайного заноса животных (птицы, насекомые, рептилии, последние могут преодолевать водные преграды на стволах деревьев) и семян растений. На островах процесс эволюции в условиях их длительной географической изоляции, в отсутствие генетических связей с материнскими популяциями, формируется эндемичная флора и фауна. Так, на Галапагосских островах эндемизм среди птиц достигает почти 80% (82 вида из 108). А знаменитые галапагосские, или дарвиновы, вьюрки (14 видов) стали первым примером влияния изоляции на видообразование. Ч.Дарвин обратил пристальное внимание на строение клювов у различных видов вьюрков и, проведя исследования, пришел к заключению, что формы клювов сформировались в зависимости от состава поедаемых кормов и способов их добывания. Исследования ученых последующих поколений (Д.Лэк, Э.Майр) показали, что все дарвиновы вьюрки произошли от одного общего материкового предка и случилось все это в результате процесса *адаптивной радиации*, т.е. в результате расхождения (дивергенции) форм от исходной предковой в ходе приспособительной эволюции. Эффект адаптивной радиации также наглядно демонстрируется на гавайских цветочницах – эндемичной группе птиц, обитающей на Гавайских островах. Известно около 40 видов этих птиц, включая вымершие формы.

3.5.2. Основные направления эволюционного процесса.

Прогресс и регресс в эволюции

Органический мир Земли развивался от простого к сложному, от низших форм к высшим, что является прогрессивным развитием. Но это не единственное из возможных направлений эволюции. Крупный отечественный биолог-эволюционист А. Н. Северцов (1866–1936) разработал теорию морфофизиологического и биологического прогресса и регресса (Рис.33.).

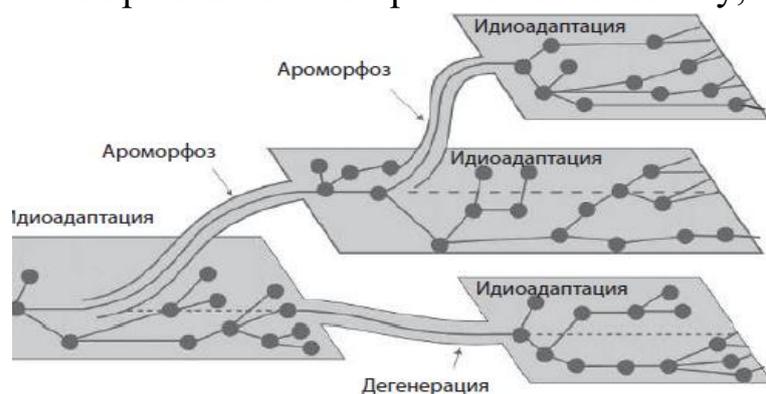


Рис. 33. Схема Северцова

Биологический прогресс – это победа вида (или иной систематической единицы) в борьбе за существование. Основные признаки биологического прогресса – стабильное увеличение численности и расширение занимаемого ареала. Расширение ареала вида приводит, как правило, к образованию новых популяций. По определению, примерами биологического прогресса служат представители типов простейших, моллюсков, членистоногих (различные виды и даже целые отряды насекомых – двукрылые, жесткокрылые и др.), хордовых (отдельные группы рыб, птиц – например, воробьинообразные, млекопитающих – например, грызуны и др.). Ошибочно полагать, что в состоянии биологического прогресса находятся только классы птиц и млекопитающих. Следует помнить, что далеко не все группы птиц и млекопитающих иллюстрируют собой биологический прогресс. Он достигается различными путями, которые не всегда связаны лишь с повышенным уровнем организации систематических групп.

Биологический регресс характеризуется альтернативными признаками: снижением численности, сокращением ареала, снижением внутривидовой дифференциации (например, снижением популяционного разнообразия). В конечном счете биологический регресс может привести к вымиранию вида. В типе хордовых примерами естественного биологического регресса служат: двоякодышащие и кистеперые рыбы (кл. Костные рыбы); гаттерия, крокодилы, слоновые черепахи (кл. Рептилии); киви, некоторые виды журавлей (например, американский журавль), аистов (кл. Птицы); яйцекладущие, неполнозубые, хоботные (кл. Млекопитающие). Основной причиной биологического регресса является отставание в эволюции группы от скорости изменений окружающей среды. Ускоренная трансформация окружающей природной среды вследствие антропогенного фактора, прямое преследование и истребление переводят целый ряд видов и групп животных в состояние биологического регресса и даже ставят некоторые из них на грань вымирания: хищные птицы (калифорнийский и андский кондоры, филиппинский орел и др.), большинство видов журавлей (стерх, черный журавль и др.), африканские страусы, казуары, эму, нанду, гавайские цветочницы, попугаи (72 вида), китоглав (отр. Листообразные), крупные китообразные (синий кит, финвал и др.), слоны, носороги, львы, тигры, гепарды, снежный барс, некоторые виды медведей, человекообразные обезьяны и многие другие.

Пути биологического прогресса (по А.Н. Северцову)

Под *ароморфозом*, или морфофизиологическим прогрессом, понимается достижение биологического прогресса путем повышения общего уровня организации живых организмов. Примерами главнейших ароморфозов служат: переход к многоклеточности; эволюционные преобразования основных систем органов у позвоночных (кровеносной, нервной, дыхательной и других систем); приобретение высшими позвоночными механизмов физической и химической терморегуляции. Однако не всегда корректно противопоставлять высокую организацию низкой (об этом писал еще Ч. Дарвин): например, пойкилотермные организмы (те же насекомые, моллюски) и без повышения соответствующей организации находятся на вершине биологического прогресса. То же можно сказать и об одноклеточных организмах. Ароморфоз в мире растений – это переход от спор к размножению семенами, переход от голосеменных к покрытосеменным.

Идиоадаптации представляют собой частные приспособления видов, не связанные с изменениями уровня их биологической организации и позволяющие им приспособиться к конкретным условиям среды (Рис.34.). Например, в пределах класса млекопитающих без всякого изменения уровня организации сформировались различные по образу жизни группы животных: воздушные (рукокрылые), водные (китообразные), роющие (кроты, цокоры, слепыши и др.), лазящие (обезьяны, ленивцы и др.), бегающие (копытные и др.) и т.д. Для всех этих групп млекопитающих характерны гомойотермность (относительная независимость температуры тела от окружающей среды), живорождение, выкармливание детенышей молоком, т.е. черты, общие для всего класса. Примеры покровительственной окраски и формы, отмечающиеся у самых различных животных, также должны быть отнесены к частным приспособлениям, или идиоадаптациям.

К идиоадаптациям относятся конкретные приспособления к условиям существования у дарвиновых вьюрков. У растений примерами идиоадаптаций являются многообразные приспособления цветка к опылению ветром, насекомыми, птицами, приспособления к распространению плодов и семян (с помощью ветра, воды, животных).

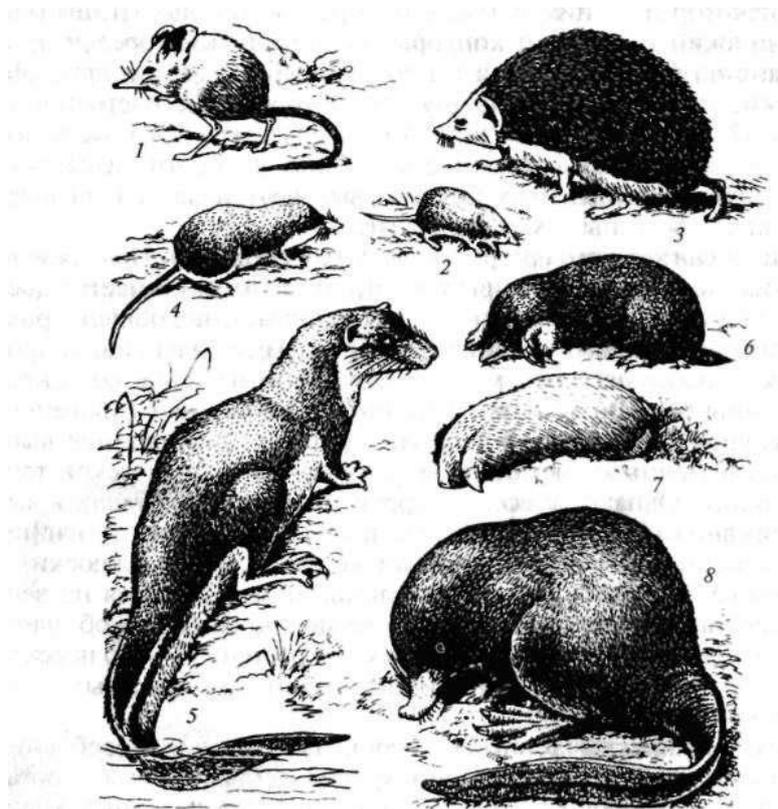


Рис.34. Экологическая дифференциация (идиоадаптация) у насекомоядных млекопитающих. Наземные формы: 1 – прыгунчик; 2 – землеройка; 3 – еж. Земноводные формы: 4 – кутора; 5 – выдровая землеройка; 6 – выхухоль. Роющие формы: 7 – крот; 8 – златокрот

При *общей дегенерации* происходят эволюционные изменения, ведущие к упрощению уровня организации. При этом могут исчезать конкретные органы и даже целые системы органов, утратившие свое биологическое значение. Обычно дегенерация связана с переходом к паразитическому или сидячему образу жизни, с обитанием в пещерах. У паразитических червей (цепни, лентецы и др.) наряду с упрощением организации (отсутствие пищеварительного тракта, органов чувств и пр.) формируются различные приспособления к обитанию во внутренней среде другого организма (химически стойкие покровы, присоски и крючки, с помощью которых они удерживаются на внутренних стенках кишечника хозяина, исключительно высокая плодовитость и пр.). Многие виды эндопаразитических червей, несмотря на резкое упрощение их организации, в настоящее время процветают. Паразитические растения нередко частично утрачивают способность к фотосинтезу. Их листья приобретают вид чешуи, а корни преобразуются в присоски. Асцидии, ведущие во взрослом состоянии сидячий образ жизни, утратили хорду, органы передвижения; их органы

чувств и нервная система в ходе метаморфоза дегенерировали. И лишь по личиночной стадии, имеющей хорду, удалось установить принадлежность асцидий к типу хордовых. Для пещерных обитателей (пещерные рыбы, хвостатые земноводные – протеи) характерны редукция или даже полная утрата органов зрения, снижение или отсутствие пигментации. Генетической основой упрощения уровня, организации считают мутации. Так, известны мутации, вызывающие рудиментарность органов (например, недоразвитие крыльев у насекомых) или снижающие степень пигментации покровов (например, возникновение альбинизма у млекопитающих). При благоприятных условиях такие мутации могут прогрессивно распространяться в популяциях.

Соотношение путей эволюции. Из всех рассмотренных путей достижения биологического прогресса наиболее редки ароморфозы, поднимающие ту или иную систематическую группу на качественно новый, более высокий уровень развития. Ароморфозы определяют переломные пункты, новые этапы развития жизни на Земле, открывают для групп, подвергшихся соответствующим морфофизиологическим преобразованиям, новые возможности в освоении внешней среды. Иногда это совершенно новая среда (например, выход позвоночных на сушу). В дальнейшем эволюция группы идет по пути идиоадаптаций. Качественное изменение условий внешней среды может привести к ситуации, когда дальнейшее развитие в определенных условиях уже не ведет к биологическому прогрессу. Тогда создаются предпосылки к новому ароморфозу, например к появлению амниотического яйца у наземных позвоночных (рептилии – млекопитающие), сравнительно (с икрой рыб и амфибий) независимого от внешней среды. Иногда целая систематическая группа организмов развивается по пути общей дегенерации. Последний путь может осуществляться при попадании организмов в сравнительно однородную среду, например при паразитическом образе жизни.

Контрольные вопросы

1. В чем различие и сходство макроэволюции и микроэволюции?
2. Какие существуют палеонтологические доказательства эволюции?
3. Какие органы называются гомологичными, какие – аналогичными?

4. Что доказывает наличие у животных рудиментов и атавизмов?
5. Каким образом данные эмбриологии могут служить доказательствами эволюции?
6. Какова зависимость между индивидуальным и историческим развитием организма?
7. Назовите основные признаки биологического прогресса.
8. Приведите примеры главнейших ароморфозов.
9. Дайте определение идиоадаптации и приведите конкретные примеры частных приспособлений.
10. Охарактеризуйте явление общей дегенерации.
11. Какие крупнейшие ароморфозы произошли в палеозое?
12. Каковы предпосылки выхода позвоночных на сушу?

Глава 4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ. АНТРОПОГЕНЕЗ

4.1. Возникновение жизни на Земле

Самые ранние представления о возникновении жизни на Земле нашли отражение в мифах о сотворении мира. Этот вопрос с незапамятных времен интересовал величайшие умы человечества, но до сих пор еще далек от своего разрешения. Как показали исследования, земная биосфера – явление в Солнечной системе уникальное, возможно, исключительное. Существуют две альтернативные точки зрения на вопрос о происхождении жизни на Земле: теория абиогенеза (живое развивается из неживого) и теория биогенеза. Согласно теории биогенеза, живое произошло от живого. Эта теория отрицает самопроизвольное зарождение жизни и подразумевает, что жизнь могла возникнуть, когда возникла неживая материя.

История развития взглядов на происхождение жизни. Идеи происхождения живого из неживого были распространены в Древнем Китае, Вавилоне, Древнем Египте и Древней Греции. Выдающийся древнегреческий ученый и мыслитель Аристотель допускал возможность самозарождения организмов. В сочинении «О частях животных» он высказывал идею постепенного перехода от неживых тел к растениям, а от растений к животным. Ученый допускал нелепые, с современных позиций, предположения о том, что черви возникли из ила, клопы – из соков тела животных и т.д. Благодаря тому что взгляды Аристотеля были догматизированы средневековой церковью, идея самозарождения жизни продолжала господствовать и развиваться в Средние века. В 1661 г. итальянский естествоиспытатель и врач Ф. Реди (1626 – 1698) проделал серию оригинальных опытов. Он накрывал сосуды с мясом кисеей, чтобы на него не могли садиться мухи. На его поверхности так и не появились личинки мясных мух. Отсюда Реди сделал вывод, что личинки появлялись не сами по себе, а из отложенных мухами яиц. Это доказывало невозможность самозарождения насекомых. Изобретение в XVII в. голландским натуралистом Антони ван Левенгуком (1632– 1723) микроскопа значительно расширило возможности ученых в изучении строения организмов.

Левенгук изготавливал маленькие, с одной линзой, микроскопы и рассматривал в них различные объекты. Он впервые увидел бактерии,

простейших. Микроорганизмы были обнаружены в самых различных местах, они словно возникали из ничего. Все это, казалось бы, подкрепляло идею самозарождения жизни. В этом смысле весьма показательными были эксперименты, проведенные в 1748 г. аббатом и натуралистом из Ирландии Дж. Нидхемом. Исследователь прокипятил мясо в закрытом сосуде, полагая, что высокая температура убьет все зародыши. Но несколько дней спустя в мясном бульоне были обнаружены микроорганизмы. Для ученых того времени это послужило доказательством зарождения живого из неживой материи. Опыты Нидхема повторили многие ученые, и результат всегда был один и тот же. Против выступил итальянский аббат, ученый-натуралист Л. Спалланцани (1729–1799), известный также своими экспериментами по изучению ориентации летучих мышей. Спалланцани проделал тот же опыт, но после кипячения запалял колбу. В этих условиях микроорганизмы не появились в сосуде. Однако виталисты заявили, что длительное кипячение убило «жизненную силу», а в запаянную колбу она не смогла проникнуть. Даже строгие научные опыты немецкого химика-органика Ф. Велера (1800–1882) по синтезу мочевины (1828) из неорганических соединений, казалось бы, полностью подтверждали идею самозарождения жизни. Идею самозарождения допускал дед Ч. Дарвина – естествоиспытатель-эволюционист Э. Дарвин. Окончательно теория самозарождения организмов была развенчана блестящими работами французского микробиолога Луи Пастера (1822–1895).

В 1862 г. Л. Пастер получил премию французской Академии наук за серию исследований, которыми ученый доказал, что брожение и гниение вызываются бактериями, а не химическими агентами. Данный факт неоспоримо доказывал, что живое возникает только из живого (теория биогенеза). Опыты Пастера были просты и гениальны. Прокипятив сосуды с питательными средами, в результате чего погибли бактерии и их споры, Пастер, помня о доводах виталистов, не стал запаивать сосуды, а соединил их с наружной средой длинными извитыми трубками. Проникшие сюда споры оседали на стенках длинных изогнутых трубок и не заражали питательную среду, которая оставалась стерильной. Стало абсолютно ясно, что никакой «жизненной силы» не существует. Широкое хождение в научной среде имела *концепция креационизма*. Приверженцы этой теории креационисты

считали, что все живые организмы появились на Земле в результате акта творения некоего высшего существа. Взглядов о постоянстве видов придерживался К.Линней. А знаменитый французский палеонтолог и сравнительный анатом Жорж Кювье (1769–1832), основоположник *теории катастроф* (1812), полагал, что отличия флоры и фауны различных геологических эпох – это следствие катастроф, в результате которых вся жизнь погибала, и последующих актов творения, когда создавались новые виды растений и животных. Ученик Кювье А. Д'Орбиньи насчитал в истории Земли 27 катастроф, после которых в результате божественных актов творения возникали новые виды животных. К середине XIX века благодаря развитию эволюционного учения Ч.Дарвина (1859) теория катастроф сдала свои позиции и утратила былое значение, отойдя в область философии и теологии. Однако в 1864 г. она была возрождена в форме неокатастрофизма австрийским геологом Э.Зюссом (1831 – 1914), который считал, что виды долгое время существуют в стабильном состоянии, а потом при резких изменениях климата интенсивно преобразуются.

Итак, теперь, когда стало ясно, что живое возникает только из живого, предстояло решить главный вопрос: «Как возник самый первый живой организм или зачаток жизни?».

Гипотеза панспермии. В 1865 г. немецкий ученый Г.Рихтер (1818 – 1876) предложил гипотезу панспермии. Окончательно она была сформулирована в 1895 г. шведским ученым С.Аррениусом (1859–1927). Согласно гипотезе, жизнь могла быть занесена на Землю из космоса с метеоритами и космической пылью. Это предположение основывается на данных о высокой устойчивости спор бактерий к радиации, высокому вакууму, низким (близким к абсолютному нулю) и высоким температурам. И тем не менее эта гипотеза не отвечает на главный вопрос, а только переносит место главного действия.

Гипотеза биохимической эволюции. В 1924 г. отечественным биохимиком А.И.Опариным (1894– 1980), а спустя 5 лет английским биохимиком и генетиком Дж.Холдейном (1892– 1964) была сформулирована гипотеза, рассматривающая жизнь как результат длительной эволюции углеродных соединений. Согласно гипотезе химической эволюции, изложенной А. И. Опариным в монографии «Происхождение жизни», жизнь, по-видимому, возникла на границе моря, суши и воздуха. Примерно 4 – 4,5 млрд лет назад в атмосфере молодой Зем-

ли, состоящей из аммиака, метана и паров углекислоты, под действием мощных электрических разрядов могли возникнуть простейшие органические соединения. В растворах белков и нуклеиновых кислот, в так называемом «первичном бульоне», могли возникнуть своеобразные сгустки химических соединений, названные *коацерватами*. Несмотря на то что коацерваты способны адсорбировать различные вещества, расти и обмениваться веществами с окружающей средой, их еще нельзя считать живыми существами. Возникновение коацерватов рассматривают обычно как стадию преджизни. В дальнейшем в результате длительного отбора возникли сложные ферментативные системы, контролирующие процессы синтеза, что обеспечило устойчивость всей структуры. Таким образом, сформировались сложные комплексы нуклеиновых кислот и белков. Нуклеиновые кислоты, способные к воспроизведению, стали контролировать синтез белков, определяя в них порядок аминокислот. В результате сформировался механизм воспроизведения себе подобных и наследования свойств. Так возникло главное свойство живого вещества – способность к воспроизведению подобных себе молекул. Предполагается, что первые организмы были анаэробными гетеротрофами, т.е. получали энергию путем бескислородного расщепления органических соединений. В то время на Земле еще не было свободного кислорода. Современная теория возникновения жизни на Земле, называемая *теорией биопоэза*, была сформулирована в 1947 г. Английским физиком Дж. Берналом (1901 – 1971).

Процесс становления жизни условно разделяют на четыре этапа: синтез низкомолекулярных органических соединений (биологических мономеров) из газов первичной атмосферы; образование биологических полимеров; формирование систем органических веществ, отделенных от внешней среды мембранами (пробионтов); возникновение простейших клеток, обладающих свойствами живого, в том числе репродуктивным аппаратом, обеспечивающим передачу дочерним клеткам свойств клеток родительских. Первые три этапа относят к периоду химической эволюции, а с четвертого начинается эволюция биологическая. Согласно современным представлениям, возраст Земли составляет 4,5–4,6 млрд лет (по некоторым данным, 7 млрд лет). Температура ее поверхности была очень высокой – 4000–8000 °С (по другим данным, 1000 °С, т.е. температура раскаленной лавы), и по ме-

ре остывания планеты и действия гравитационных сил происходило образование земной коры из соединений различных элементов.

Первый этап возникновения жизни характеризовался процессами дегазации, которые привели к созданию атмосферы, обогащенной, возможно, азотом, аммиаком, парами воды, углекислым и угарным газами. При этом в атмосфере имелись атомы водорода, углерода, кислорода и азота, составляющие 99 % атомов, входящих в мягкие ткани любого живого организма. Чтобы атомы превратились в сложные молекулы, нужна была дополнительная энергия, которая имелаась на Земле как результат вулканической деятельности, электрических грозных разрядов, радиоактивности, ультрафиолетового излучения Солнца. Отсутствие свободного кислорода было, вероятно, необходимым условием для возникновения жизни. Если бы свободный кислород присутствовал на Земле в добиотический период, то, с одной стороны, он окислял бы синтезирующиеся органические вещества, а с другой – образуя озоновый слой в верхних горизонтах атмосферы, поглощал бы высокоэнергетическое ультрафиолетовое излучение Солнца. В рассматриваемый период возникновения жизни, длившийся примерно 1000 млн лет, ультрафиолет был, вероятно, основным источником энергии для синтеза органических веществ. Из водорода, азота и соединений углерода при наличии свободной энергии на Земле должны были возникать сначала простые молекулы (аммиак, метан и подобные простые соединения), которые в дальнейшем в первичном океане могли вступать в реакции между собой и с другими веществами, образуя новые соединения.

В 1953 г. американский биохимик Стенли Миллер и физик Гарольд Юри смогли экспериментально смоделировать те условия, которые существовали на Земле приблизительно 4 млрд лет назад. В специальной установке (аппарат Миллера) они подвергли смесь метана, аммиака, воды и водорода действию электрических разрядов (рис. 4.3). В результате блестящих опытов были получены аминокислоты: глицин, аланин, глутаминовая и аспаргиновая кислоты. Таким образом, предположение академика А. И. Опарина подтвердилось.

Второй этап состоял в дальнейших превращениях органических веществ и образовании абиогенным путем более сложных органических соединений, в том числе биологических полимеров. Американский химик С. Фокс составлял смеси аминокислот, подвергал их

нагреву и получал протеиноподобные вещества. В небольших углублениях в застывающей лаве возникали водоемы, содержащие растворенные в иоде аминокислоты. Когда вода испарялась или выплескивалась на горячие камни, аминокислоты вступали в реакцию, образуя протеноиды. Если некоторые из этих протеноидов обладали каталитической активностью, то мог начаться синтез полимеров, т.е. белковоподобных молекул.

Третий этап характеризовался выделением в первичном «питательном бульоне» особых коацерватных капель, представляющих собой группы полимерных соединений. Коацерватные капли обладают некоторыми свойствами, характерными и для живой протоплазмы, например способностью избирательно адсорбировать вещества из окружающего раствора и за счет этого «расти», увеличивать свои размеры. Поскольку концентрация веществ в коацерватных каплях была в десятки раз больше, чем в окружающем растворе, возможность взаимодействия между отдельными молекулами значительно возрастала. Гидрофильные части молекул, расположенные на границе между коацерватами и раствором, поворачиваются в сторону раствора, где содержание воды больше. Гидрофобные части ориентируются внутрь коацерватов, где концентрация воды меньше. В результате поверхность коацерватов приобретает определенную структуру и, в связи с этим свойство пропускать в определенном направлении одни вещества и не пропускать другие. Благодаря этому свойству концентрация некоторых веществ внутри коацерватов еще больше возрастает, других уменьшается и реакции между компонентами коацерватов приобретают определенную направленность.

Коацерватные капли становятся системами, обособленными от среды. Возникают протоклетки, или протобионты. Важным этапом химической эволюции явилось образование мембранной структуры. Параллельно с появлением мембраны шло упорядочение и совершенствование метаболизма. Одним из основных признаков живого является способность к репликации, т.е. созданию копий, не отличающихся от материнских молекул. Таким свойством обладают нуклеиновые кислоты, которые в отличие от белков способны к репликации. В коацерватах мог образовываться протеноид, способный катализировать полимеризацию нуклеотидов с образованием коротких цепочек РНК. Эти цепочки могли выполнять роль как примитивного гена, так

и информационной РНК. Уже на стадии формирования протобионтов происходил, вероятно, естественный отбор. Появление структур, способных к самовоспроизведению, репликации, изменчивости, определяет, по-видимому, *четвертый этап* становления жизни. Итак, в позднем архее (приблизительно 3,5 млрд лет назад) на дне небольших водоемов или мелководных, теплых и богатых питательными веществами морей возникли первые примитивные живые организмы, которые по типу питания были гетеротрофами. Способом обмена веществ им служило, вероятно, брожение. Часть энергии, выделяемой в этих процессах, запасается в виде АТФ.

Возможно, некоторые организмы для жизненных процессов использовали и энергию окислительно-восстановительных реакций, т.е. были хемосинтетиками. Со временем происходило уменьшение запасов свободной органики в окружающей среде и преимущество получили организмы, способные синтезировать органические соединения из неорганических. Таким путем, вероятно, около 2 млрд лет назад возникли первые фототрофные организмы типа цианобактерий. Переход к автотрофному питанию имел большое значение для эволюции жизни на Земле. При этом атмосфера стала приобретать окислительный характер. Появление озонового экрана защитило первичные организмы от губительного воздействия ультрафиолетовых лучей и положило конец абиогенному синтезу органических веществ.

Контрольные вопросы

1. В чем заключается суть идеи о самозарождении жизни?
2. Каким образом Л. Пастер доказал несостоятельность теории самозарождения организмов?
3. Охарактеризуйте главную идею теории химической эволюции А. И. Опарина.
4. Дайте краткую характеристику основных этапов возникновения жизни на Земле по теории Дж. Бернала.

4.2. Доказательства родства человека и животных

Люди с глубокой древности интересуются вопросом о происхождении человека. Своеобразные объяснения, как возник человек, существуют в мифах, легендах, верованиях разных народов. Первые

научные свидетельства о сходстве человека с человекообразными обезьянами содержатся в описаниях путешественников XVII – XVIII вв. Известно, что К.Линней в своей системе животного мира (1735) определил место человека в группе приматов. Сходство между человеком и другими приматами свидетельствовало об их общем происхождении. Поэтому Ж. Б.Ламарк в книге «Философия зоологии» (1809) первым высказал предположение о происхождении человека от обезьяноподобных предков, которые перешли от лазанья по деревьям к двуногому хождению по земле. Возможно, передвижение на двух ногах среди высоких травянистых растений позволяло им лучше обозревать окрестности и раньше обнаруживать врагов, а освободившиеся от опоры руки служили для подхватывания и удержания детенышей при бегстве. После публикации фундаментального труда Ч.Дарвина «Происхождение видов...» (1859) представление об эволюции органического мира распространилось и на человека. В книге «Происхождение человека и половой отбор» (1871) Ч.Дарвин убедительно доказал, что человек представляет весьма важное, эволюционно совершенное звено в историческом развитии животного мира, что он имеет общих предков с ныне живущими человекообразными обезьянами. Изучением происхождения, эволюции и физических особенностей человека и его рас занимается биологическая наука «антропология» (от греч. *anthropos* – человек + *logos* – учение).

Место человека в царстве животных. Согласно современной систематике, человек разумный (*Homo sapiens*) относится к типу хордовых, подтипу позвоночных, классу млекопитающих, отряду приматов, семейству людей. Развитие человека, как и многоклеточных животных, начинается с оплодотворенного яйца (зиготы), которое многократно делится, образуя сначала однослойный, затем двухслойный зародыш, у него формируются ткани, органы, системы органов. Эти стадии эмбрионального развития – общие для человека и многоклеточных животных.

На последующих стадиях онтогенеза у зародыша человека проявляются черты, общие для всех хордовых животных. Так, в качестве внутреннего осевого скелета функционирует хорда; центральная нервная система имеет трубчатое строение; в области глотки формируются жаберные дуги, снаружи хорошо заметны валики межжаберных перегородок. При дальнейшем развитии хорда сменяется позво-

ночник, формируется мозговой череп, который защищает головной мозг, состоящий из пяти отделов. Появляются парные конечности. В замкнутой кровеносной системе в начале крупного брюшного сосуда формируется сердце.

Эти общие черты характерны для представителей подтипа позвоночных, или черепных. Много общих признаков у человека с млекопитающими. Они проявляются на поздних стадиях эмбрионального развития и сохраняются пожизненно. Основные из них: четырехкамерное сердце, левая дуга аорты, сильно развитая кора переднего мозга, дифференцированная альвеолярная зубная система с возрастной сменой зубов, сохранившиеся участки волосяного покрова, молочные железы. Длительное развитие эмбриона в теле матери, питание и газообмен которого происходит через плаценту, свидетельствует о принадлежности человека к высшим, или плацентарным, млекопитающим. Поразительное сходство раннего детского развития между человеком и высшими млекопитающими доказывают уникальные случаи воспитания детей в стадах (прайдах) зверей. Такие «маугли», попавшие в младенчестве в звериные семьи и выкормленные самками животных, вполне благополучно развиваются до подросткового возраста.

Сходство человека и человекообразных обезьян. Наибольшее сходство существует между человеком и высшими узконосыми, или человекообразными, обезьянами (шимпанзе, гориллой, орангутаном и гиббоном). Максимальное число общих черт отмечают у человека и африканских приматов – шимпанзе и гориллы. Так, в скелетах этих обезьян и человека одинаковое число сходных по строению гомологичных костей; поразительное сходство существует у них в строении и функционировании внутренних органов. Пальцы у антропоидов, как и у человека, имеют плоские ногти. У высших приматов и человека сходное строение зубных систем, органов слуха, в том числе ушных раковин, зрения, мимических мышц.

У приматов, как и у человека, также четыре группы крови (А, В, О, АВ) и кровяные клетки не разрушаются при взаимном переливании соответствующих групп крови. Детеныши у обезьян, как и дети у человека, рождаются беспомощными. Длительное время они нуждаются в кормлении молоком и уходе матери. У шимпанзе, гориллы и человека есть общие паразиты (головная и лобковая вши), общие ин-

фекционные болезни – грипп, оспа, холера, туберкулез, брюшной тиф, СПИД и др. Сходно у них строение хромосомного аппарата: у человека – 46 хромосом, у человекообразных обезьян – 48. Полагают, что сокращение числа хромосом у человека произошло при слиянии двух пар негомологичных хромосом. Гены человека совпадают с генами шимпанзе на 95 %.

Рудименты и атавизмы – свидетельства родства человека и животных. Существование у человека рудиментов и атавизмов – одно из бесспорных доказательств его животного происхождения. К рудиментарным относятся органы, утратившие у человека по сравнению с животными свои функции. Так, дарвинов бугорок на ушной раковине, представляющий сильно редуцированную заостренную вершину уха млекопитающих, является рудиментом у человека. Во внутренних углах глаз сохранились остатки мигательных перепонки. Тонкие короткие волоски на теле человека – это рудименты шерстного покрова зверей. Направление волосков на теле человека совпадает с направлением роста шерсти у антропоидов. Последние, третьи, коренные зубы рудиментарны и иногда не появляются на поверхности десен. Эти органы унаследованы человеком от животных предков, у которых они были хорошо развиты.

Атавизмы – необычно сильно развитые рудиментарные органы. Они напоминают человеку о развитии того или иного признака у его предков или у его современных эволюционных родственников среди животных. Так, в некоторых случаях у человека развивается наружный хвост, который иногда достигает 20 – 25 см длины. К типичным атавизмам относится обильное развитие волосяного покрова на лице, руках, груди и в других местах, где он обычно отсутствует. Увеличение числа сосков на груди (полимастия) также является атавизмом.

Различия между человеком и антропоидами. У человека и человекообразных обезьян существуют значительные различия. Так, все антропоиды, кроме горилл, живут на деревьях. У них длинные передние конечности, крючкообразно развитые кисти рук со слабыми и короткими большими пальцами. Стопа, как и кисть, хватательного типа. По земле человекообразные обезьяны передвигаются на четвереньках, опираясь на наружный край стопы и тыльную сторону кисти. Важнейшие отличия человека от антропоидов связаны с прямохождением и мощным развитием головного мозга. В результате прямохождения

человек отличается от обезьян пропорциями конечностей – ноги у него значительно длиннее рук. Позвоночник имеет S-образную форму с отчетливыми шейным и поясничным изгибами. Таз человека имеет широко раздвинутые крылья подвздошных костей, поддерживающие внутренние органы, форма малого таза – более округлая. Безымянные кости прочно соединены с крестцом. Стопа, служащая для опоры и принимающая всю массу тела, имеет хорошо укрепленный связками свод, амортизирующий толчки о землю. Массивный большой палец на ногах не противопоставляется другим, остальные пальцы несколько редуцированы и сведены вместе. На руках пальцы хорошо развиты и очень подвижны, большой палец противопоставляется остальным. Кисть человека способна на разнообразные движения. Свидетельством совершенства человеческой кисти служат виртуозные достижения скрипачей, художников, скульпторов, хирургов, жонглеров. Несомненно, совершенствование кисти у человека происходило в процессе длительной трудовой деятельности. Головной мозг человека также отличается от такового у антропоидов. Его объем 1400–1600 см³, антропоидов 600 – 750 см³. По массе головной мозг человека в 3 – 4 раза больше мозга шимпанзе и гориллы. Поверхность коры полушарий переднего мозга у человека в среднем равна 1250 см², у шимпанзе она в 3,5 раза меньше. У человека наиболее развиты теменные, лобные и височные доли, где находятся важнейшие центры высшей нервной деятельности. Они наиболее складчаты, имеют глубокие борозды, свидетельствующие о большой поверхности. Таким образом, принципиальное отличие человека от антропоидов связано с прямохождением, мощным развитием мозга, речи, абстрактным мышлением, прогрессом коллективного труда и общественной жизни.

Контрольные вопросы

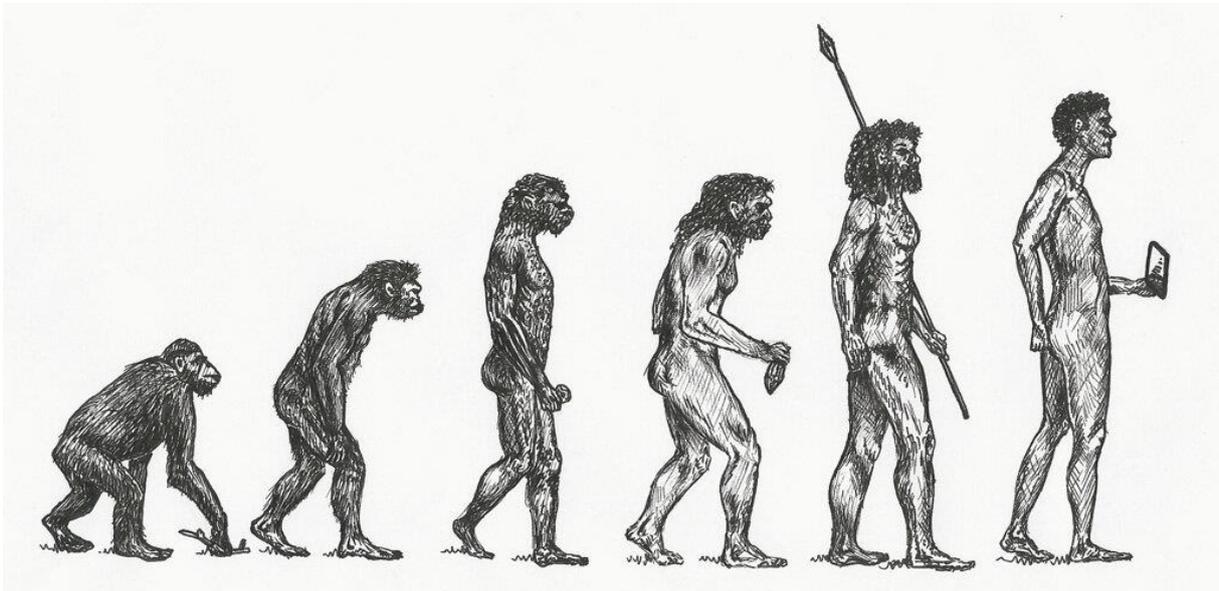
1. Что доказывает происхождение человека от животных?
2. Назовите хордовые черты, характерные для животных, у человека.
3. Перечислите признаки, которые позволяют относить человека к подтипу позвоночные.
4. Чем доказывается место человека в классе млекопитающих?
5. Докажите принадлежность человека к приматам.

6. Почему рудименты и атавизмы доказывают происхождение человека от животных?

7. В чем принципиальные различия между человеком и человекообразными обезьянами?

4.3. Основные этапы эволюции человека

Согласно современным научным представлениям, предки человека отделились от других узконосых обезьян более 30 млн лет назад, от гиббоновых – около 20 млн лет назад. Эволюция предков человека (рис. 5.3) прослежена примерно с 3 – 4 млн лет назад, когда в саваннах Восточной Африки обитали австралопитеки (от лат. *Australis* – южный, *pithecium* – обезьяна). В 1974 г. в долине реки Афар были обнаружены останки (почти полный скелет) одного из них. После подробного изучения и реконструкции внешнего облика этот обезьяний предок человека получил название афарского австралопитека (*Australopithecus afarensis*). Он мало отличался от шимпанзе – примерно одного с ним роста, такие же, как у шимпанзе, объем и масса мозга (450 – 550 г). Зубы у афарского австралопитека были типичными для всеядных человекообразных обезьян, клыки длиннее остальных зубов.



На черепе хорошо заметен массивный гребень, служащий для прикрепления жевательных мышц. Афарский австралопитек не изготовлял никаких орудий труда. Однако передвигался он на двух ногах, полностью выпрямившись. Видимо, хождение на двух ногах было

важнейшим, а может, и единственным способом его передвижения – вывод, который сделали специалисты. Рис.35. Эволюция человека

Когда вы наблюдаете за тем, как ребенок сначала ползает на четвереньках, иногда довольно ловко передвигается на четырех конечностях, потом пытается ходить на двух ногах – перед вашими глазами проходит самая ранняя история человека, вернее история нашего животного предка, перешедшего к прямохождению. Возникшая тогда генетическая программа развития прямохождения действует у нас и по сей день. Видимо, потомки афарского австралопитека, приспособившись к питанию грубой растительной пищей, дали начало новым 3 – 4 видам австралопитеков. Все они были прямоходящими, крупными и сильными, способными противостоять хищникам. Каменных орудий они не изготавливали. Мозг у них за длительную, почти двухмиллионную историю существования не изменился и оставался на уровне современных горилл. Они хотя и обладали некоторыми человеческими чертами, не были нашими прямыми предками, а скорее дальними «родственниками», вымершими около 1 млн лет назад.

Древнейшие люди. От афарского австралопитека наш прямой предок – человек умелый (*Homo habilis*) начал отделяться около 3 млн лет назад. Он перешел на питание более мягкой и разнообразной растительной и животной пищей. Первые следы его деятельности относятся к 2,7 – 2,4 млн лет назад, а найденные останки имеют возраст более 2 млн лет. Внешне он мало отличался от афарского австралопитека: тот же небольшой рост, такие же длинные руки. Только мозг заметно увеличился (650 – 775 г). Этот вид был назван человеком умелым, так как он изготавливал каменные орудия труда, которые были обнаружены вместе с его останками в ущелье Олдовой Восточной Африки. Способ изготовления орудий человеком умелым был назван олдовой технологией. Некоторые специалисты полагают, что в этом случае мы имеем дело с наиболее древней олдовой культурой, если, конечно, человек умелый сознательно и целенаправленно изготавливал орудия, совершенствуя их производство. В противном случае мы имеем дело лишь с двуногой обезьяной, оббивающей гальку на основе инстинктивной врожденной программы поведения. Человек умелый вымер около 1,5 млн лет назад. С названием следующего нашего предка – прямоходящего человека (*Homo erectus*) существуют сложности. Его останки обнаружены раньше, чем останки афарского

австралопитека и человека умелого. Поэтому ученые предположили, что это и был первый антропоид, ходящий на двух ногах. Указанную черту отразили в его названии. Теперь известно, что это было не так. Переход к двуногому передвижению произошел намного раньше. Однако по правилам зоологической номенклатуры данное ранее название вида не меняют, даже после новых открытий. Так, этот наш предок и остался навсегда со своим именем – человек прямоходящий. Первые его останки имеют возраст 1,6 млн лет. Долгое время, около 200 тыс. лет, он сосуществовал вместе с умелым человеком, но отличался от него. Ростом он был около 1,5 м. Руки у него были такие же относительно короткие, как и у нас. Масса мозга достигла 800–1000 г. Прямоходящий человек изготавливал более сложные орудия не только из гальки, но и из крупных камней, отбивая от них куски. Благодаря микроскопическим исследованиям орудий труда прямоходящего человека обнаружили, что 44 % орудий имеют следы от разделки туш животных, 34 % – от обработки дерева, 22 % – от резания травы. За время существования прямоходящий человек мало усовершенствовал орудия труда, но очень расширил область их применения. Предполагают, что увеличение мозга у него возможно было связано с изобретательностью в применении орудий для новых целей и в новых ситуациях.

Наши предки, прямоходящие люди, изготавливавшие и применявшие орудия 1,4–1,9 млн лет назад, были по преимуществу правшами. Следовательно, у них функции полушарий переднего мозга, как и у нас, были различными. Это сказалось на асимметрии переднего мозга: у правшей более развито левое полушарие. Из всех млекопитающих данная особенность характерна только для человека. Большее развитие левого полушария связывают с развитием в нем двигательных речевых центров. Возможно, у прямоходящего человека появились способности к подражанию, имитации звуков. Современные дети обучаются речи, подражая своим родителям. Имитационные способности прекрасно развиты и у взрослых людей. Эстрадные артисты подражают стилю речи и интонациям других людей, пению птиц, шуму дождя, ветра. В питании прямоходящего человека возросла доля мяса. Прямоходящий человек около 500 тыс. лет назад широко расселился из Африки по югу Евразии, и его останки возрастом 500 – 300 тыс. лет найдены на территории Китая, Таиланда и даже на острове Ява. В

разных районах он образовал несколько подвидов (питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек и др.). Эги подвиды обладали различными прогрессивными чертами. Их обычно относят к древнейшим людям (архантропам). Они были более массивными, чем у себя на родине, в Восточной Африке. Подвиды прямоходящего человека вымерли около 300 тыс. лет назад.

Древние и современные люди. Период от 250 до 35 тыс. лет назад – время существования хорошо изученного и широко известного по научной и научно-популярной литературе подвида – неандертальца (*Homo sapiens neanderthalensis*). Назван он так по месту находки его останков в долине р. Неандерталь (приток Рейна) у г. Дюссельдорфа (ФРГ). Череп у него был гораздо массивнее, длиннее и уже, чем у современного человека, с массивными надбровными дугами.

Его относят к древнейшим людям (палеоантропам). Неандертальцы расселились на север и заселили Средиземноморье от южной Франции до юго-западной части Туркмении. Полагают, что около 230 тыс. лет назад они освоили коллективную охоту на крупных зверей, стали использовать и поддерживать огонь. По крайней мере обнаруженные остатки костра под г. Ницца (Западная Европа), видимо, принадлежали неандертальцам. Однако они не использовали огонь так широко, как современные люди. Около 60 тыс. лет назад неандертальцы стали хоронить умерших, а 30 тыс. лет назад перед захоронением посыпали трупы охрой и цветами. Сохранились выполненные неандертальцами на скалах сравнительно примитивные рисунки, передающие внешний облик животных. По некоторым косвенным признакам неандертальцы были не самыми агрессивными, а хорошо известно, что в конкурентной борьбе среди гоминид выигрывали более агрессивные и практичные виды и популяции. Возможно, это и определило судьбу неандертальцев при встрече с современными людьми (*Homo sapiens*), или кроманьонцами (по названию пещеры КроМаньон на юге Франции), которые отличались высоким ростом (160–180 см), обладали хорошо развитым мозгом (1590 см³). Их череп имел прямой лоб, надбровный валик отсутствовал. Они были довольно агрессивными. Встреча неандертальца и кроманьонца произошла на Ближнем Востоке около 120 тыс. лет назад. Длительное время они сосуществовали на одной территории. Оба подвида заселяли стоянки, расположенные в разных районах современных Палестины и Израиля.

Последние исследования с использованием радиоуглеродного метода выяснили, что неандертальцы не выдержали конкуренции со стороны современного человека (неантропа) и вымерли около 25 – 28 тыс. лет назад.

Кроманьонцы обладали членораздельной речью, о чем свидетельствует хорошо развитый подбородочный выступ, наибольшая по сравнению с неандертальцем площадь отделов больших полушарий, где расположены двигательные речевые центры. С помощью речи кроманьонцы могли обмениваться личным опытом, обсуждать результаты совместных охот, планировать свои дальнейшие действия. Принципиальное значение для прогрессивной эволюции современного человека имела общественная трудовая деятельность.

На ранних этапах эволюции человек овладел способностью к шиванию шкур, изготовлению одежды. Строительство укрытий, домов, широкое использование огня резко уменьшили его зависимость от внешних условий. Наибольшей независимости от окружающей среды человек достиг, создавая современные автономные системы своего жизнеобеспечения в подводных лодках и космических кораблях. Планомерное совершенствование орудий труда, отражение окружающих явлений, в том числе охоты на животных, в наскальных рисунках (фресках и петроглифах) и скульптурных изображениях свидетельствуют о развитии у кроманьонца абстрактного мышления и совершенствовании способов передачи информации. Мощным средством накопления и передачи информации стала письменность. С ее помощью от поколения к поколению передается накопленный человечеством исторический опыт. В организованном человеческом обществе стали развиваться наука, техника, искусство. Эволюция человека вышла из-под биологического контроля, и ведущими стали социальные факторы. Для современного человека основной является социальная эволюция (Рис.35).

Таким образом, поколения людей, с одной стороны, получают от родителей комплекс генов с наследственными признаками, с другой – овладевают историческим опытом человечества в процессе воспитания и образования. Своеобразная «социальная наследственность»: накопление трудового и культурного опыта предшествующими поколениями и передача сведений о них потомкам, обеспечивая их ведущую роль в прогрессивном развитии человека, совершенствова-

нии общественно-трудовых отношений, прогрессивного развития человечества.

Контрольные вопросы

1. Какими чертами обладали австралопитеки?
2. Выскажите свое мнение о различных причинах перехода австралопитека к прямохождению.
3. Какие черты позволяют считать их наиболее древними нашими родственниками?
4. Почему естественный отбор в эволюции человека постепенно уплывал свое значение?
5. Перечислите подвиды древнейших людей.
6. Где были обнаружены их остатки?
7. Какими особенностями обладали неандертальцы?
8. Какими эволюционными преимуществами обладали кроманьонцы по сравнению с неандертальцами?

4.4. Расы человека

С биологической точки зрения все ныне живущее человечество представляет один вид – человек разумный (*Homo sapiens*), распадающийся на три большие группы -- расы (от итал. *razza* – род, порода, племя): европеоидную (белую), негроидную (черную) и монголоидную (желтую). Каждая из них делится на более мелкие подразделения (более 30). Расы – это большие группы людей, отличающиеся физическими признаками: пропорциями тела, чертами лица, формой носа, цветом кожи, формой и цветом волос, определенным соотношением группы крови. К *европеоидной расе* относится коренное население Европы, части Азии и Северной Африки. У европеоидов узкое лицо, сильно выступающий нос, мягкие волосы. Цвет кожи у северных европеоидов светлый, у южных – смуглый. Для *негроидной расы* характерны темный цвет кожи, черные курчавые волосы, темные глаза, широкий и плоский нос. В негроидной расе выделяют две ветви – африканскую и австралийскую. У австралийских аборигенов в крови нет резус-фактора. К *монголоидной расе* относится коренное население Центральной, Восточной Азии и Сибири. Монголоиды отличаются смуглым цветом кожи, широким плоским лицом, узким раскосым разрезом глаз, темными жесткими прямыми волосами. Расовые осо-

бенности наследственны. Они сформировались у человека в позднем палеолите около 30 тыс. лет назад при заселении людьми разных по природно-климатическим условиям районов Земли. Расовые признаки имели адаптивное значение и закрепились у разных популяций в определенных географических зонах. Так, у представителей негроидной расы темная окраска кожи возникла как защита от обжигающего воздействия ультрафиолетовых лучей. Удлиненная форма тела, самые длинные по сравнению с другими расами конечности, вероятно, увеличивают отношение поверхности тела к его объему, полезного для терморегуляции в жарком климате, в соответствии с правилом Бергмана (1847). В густых курчавых волосах создаются воздушные прослойки, защищающие голову от перегрева.

Светлая кожа европеоидов пропускает ультрафиолетовые лучи, обеспечивая образование витамина D, предохраняющего от развития рахита. Узкий выступающий нос с объемными носовыми пазухами позволяют согреть холодный вдыхаемый воздух. Предполагают, что черты лица у монголоидов – это приспособления, сформировавшиеся в суровом ветренном климате. Для них характерно уменьшение воздушных пазух черепа. У популяций монголоидов, живущих в суровом климате, например у эскимосов на севере и огнеземельцев на юге, хорошо развита подкожная клетчатка. У них реже возникают обморожения и другие неприятные последствия охлаждения. Видовое единство человечества имеет множество доказательств. Вот важнейшие из них. Никаких существенных различий в умственных способностях, мышлении, речи между представителями разных рас нет. Представители разных рас в равной степени способны осваивать и развивать духовную и материальную культуру, достигать вершин в освоении и развитии общечеловеческих, духовных, научных, технических и художественных ценностей. Все народы Земли вносят свой вклад в развитие мировой культуры. Все человеческие расы биологически равноценны: смешанные браки представителей разных рас дают полноценное потомство. Разные расы связаны между собой рядом промежуточных форм, плавно переходящих одна в другую. Участвовавшие в последнее время смешанные браки еще в большей степени снижают различия между расами. В современных условиях прогресс каждой страны зависит от запасов природных ресурсов, совершенства средств производства и производственных отношений, а не от расо-

вой принадлежности ее населения. Попытки доказать неполноценность какой-либо расы, особенно распространенные в фашистской Германии, несостоятельны. История доказала, что в благоприятных условиях из представителей любой расы воспитываются прекрасные ученые, музыканты, поэты, художники. Различия между современными людьми, зависящие от уровня воспитания, образования, условий труда и быта, социальных отношений, существенно превосходят различия, связанные с расовой принадлежностью.

Контрольные вопросы

1. Какими чертами отличаются человеческие расы?
2. Чем можно объяснить устойчивость расовых признаков?
3. Как можно объяснить возникновение человеческих рас?
4. Как разные человеческие расы распространены по Земле?
5. Докажите, что все человеческие расы принадлежат одному виду – человеку разумному.
6. Какова роль природных и социальных факторов в эволюции человека?
7. Почему несостоятельны расовые теории?

Глава 5. ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

5.1. Экология – наука о взаимоотношениях организмов, видов и сообществ с окружающей средой

В настоящее время проблемы экологии стали предметом обсуждения во многих парламентах мира, включая Россию. Острота проблем достаточно велика. Термин «экология» (от греч. *oikos* – дом, жилище и *logos* – учение) предложил Э. Геккель в 1866 г. для обозначения биологической науки, изучающей взаимоотношения животных с органической и неорганической средой. Изначально экология развивалась как составная часть биологической науки в тесной связи с другими естественными науками – химией, физикой, геологией, почвоведением, математикой. В дальнейшем представление о содержании экологии претерпело ряд уточнений, конкретизации. Современная экология вышла за рамки этого определения.

В настоящее время вследствие проникновения экологии во все отрасли науки, культуры, хозяйства глобальные проблемы современного мира – промышленные, сельскохозяйственные, политические, экономические, культурные и мировоззренческие – оказались проблемами «большой» экологии (всеобщей экологии, мегаэкологии, панэкологии). Главные направления современной экологии распределяются по четырем основным блокам (биоэкология, геоэкология, экология человека и социальная экология, прикладная экология), которые рассматривают различные объекты, процессы, отношения, географические понятия и т.д. В целом современная всеобщая экология – научное направление, рассматривающее некую совокупность предметов или явлений с точки зрения субъекта или объекта (живого или с участием живого), который принимается за центральный в данной совокупности (это может быть и промышленное предприятие). Таким образом, современное понятие экологии далеко от первоначального понимания экологии как биологической науки (биоэкологии) об отношениях живых организмов с окружающей средой, однако в основе всех современных направлений экологии лежат фундаментальные идеи биоэкологии. В связи с этим именно биоэкологии как одному из важнейших направлений современной экологии посвящен настоящий раздел учебника. Биоэкология представляет собой науку, изучающую отношения организмов между собой и окружающей средой, а также организацию и функционирование надорганизменных систем различ-

ного уровня: популяций, сообществ и экосистем, природных комплексов и биосферы.

5.1.1. Абиотические факторы

Для жизни и процветания каждого организма требуется набор определенных факторов – факторов среды. Под факторами среды понимают *экологические факторы*, т.е. любые воздействия среды, на которые живое реагирует приспособительными реакциями. Все многообразие экологических факторов делят на две большие группы – абиотические и биотические. Абиотические факторы включают компоненты и явления неживой природы, прямо или косвенно воздействующие на живые организмы. Среди множества абиотических факторов главную роль играют климатические, эдафические (почвенные), орографические (рельеф), гидрографические (водная среда), химические. Климат представляет собой многолетний режим погод, присущий данной территории, и зависит от двух главных факторов – географической широты и положения континентов, на которые оказывают влияние многочисленные вторичные факторы. К основным климатическим факторам, имеющим экологическое значение и влияющим на все без исключения живые организмы, относятся температура, влажность и свет.

Тепловой режим - важнейшее условие существования живых организмов, так как все физиологические процессы в них возможны при определенных температурных условиях. Существуют организмы, способные переносить значительные колебания температуры среды, однако большинство видов приспособлено к довольно узкому диапазону температур. Оптимальная температура для их жизнедеятельности находится в сравнительно узких пределах: чуть ниже 0 °С и до 50 °С. Организм может выживать только в тех температурных пределах, к которым приспособлен его метаболизм. Если температура живой клетки падает ниже точки замерзания, клетка обычно физически повреждается и гибнет в результате образования кристаллов льда. При слишком высокой температуре прекращается нормальное функционирование ферментных систем вследствие разрушения структуры белков. Температурный фактор характеризуется ярко выраженными как сезонными, так и суточными колебаниями. В ряде районов Земли это действие фактора имеет важное сигнальное значение в регуляции сроков активности организмов, обеспечении их суточного и сезонного режима жизни. Большинство организмов не способны регулиро-

вать свою собственную температуру и называются пойкилотермными. Их активность больше зависит от теплоты, поступающей извне, чем от теплоты, которая образуется в обменных процессах. Температура тела пойкилотермных организмов неустойчива и меняется в широких пределах в зависимости от изменений температуры окружающей среды. Для них характерны низкая интенсивность обмена и отсутствие механизма сохранения теплоты. Пойкилотермные животные способны выдерживать температуру значительно ниже нуля, но при этом теряют подвижность. К данной группе организмов относят все таксоны органического мира, кроме двух классов позвоночных животных – птиц и млекопитающих, относящихся к гомойотермным организмам. Гомойотермные животные в значительно меньшей степени зависят от температурных условий среды. Они способны поддерживать постоянную оптимальную температуру тела и поэтому сохраняют активность при очень резких перепадах температур, что позволило им освоить практически все места обитания.

Вода как необходимый компонент клетки является основным условием существования всего живого на Земле. Поэтому количество воды в тех или иных местах обитания является ограничивающим фактором для растений и животных и определяет характер флоры и фауны в данной местности. Водный обмен организма и среды складывается из двух противоположных процессов: поступления воды в организм и отдачи ее во внешнюю среду. У высших растений эти процессы представлены насасыванием воды из почвы корневой системой, проведением (вместе с растворенными веществами) к отдельным органам и клеткам и выведением в процессе транспирации. Животные получают влагу прежде всего в виде питья. Выведение воды происходит с мочой и экскрементами, а также путем испарения. Многие организмы, особенно обитающие в водной среде, способны получать и отдавать воду через покровы или специализированные участки тканей, проницаемые для воды. Это характерно и для многих наземных растений, беспозвоночных животных, амфибий, например получение влаги из таких источников, как роса, туман, дождь. Для животных важным источником воды является пища. В процессе окисления органических веществ образуется метаболическая вода. Усиленное питание сопровождается накоплением в организме жировых резервов; значение таких запасов двойное: и энергетический резерв, и внутренний источник поступления воды в клетки и ткани.

В наземно-воздушной среде вода как абиотический фактор характеризуется прежде всего количеством осадков и степенью влажности. С осадками напрямую связано современное распространение жизни на Земле. Атмосферные осадки в любой форме создают приток воды в почву, через нее к растениям, а от них к травоядным животным. Для организмов важнейшим лимитирующим фактором является распределение осадков по сезонам года. В северных районах Земли обильные осадки, выпадающие в холодное время года, часто недоступны растениям, и в то же время даже небольшое количество осадков летом оказывается жизненно необходимым. В умеренных широтах при достаточности годовых осадков их неравномерное распределение может привести к гибели растений от засухи или, наоборот, от переувлажнения. В тропической зоне организмам приходится переживать влажные и сухие сезоны, регулирующие их сезонную активность при постоянной почти круглый год температуре. Важно учитывать и характер выпадающих осадков: морозящий дождь, ливень, туман, снег, иней, их продолжительность. Для растений морозящий дождь летом гораздо более ценен, чем кратковременный ливень, несущий большие потоки воды. Осадки в виде дождя зимой, наоборот, оказывают неблагоприятное воздействие на выживаемость растений, увеличивают смертность насекомых. Степень насыщения воздуха и почвы водяными парами имеет большое значение для всего живого на Земле. Содержание водяного пара (газообразной воды) в воздухе характеризуется влажностью. Влажность воздуха измеряется обычно в показателях относительной влажности, т.е. в виде процентного отношения количества имеющегося в воздухе пара (реальное давление пара) к насыщенному количеству пара (давление насыщенного пара) при тех же условиях температуры и давления. Влажность воздушной среды обуславливает периодичность активной жизни организмов, сезонную динамику жизненных циклов, влияет на продолжительность развития, плодовитость и их смертность. Влажность как экологический фактор важна еще и тем, что изменяет эффект температуры. Температура оказывает более выраженное влияние на организм, если влажность очень высока или низка. Понижение влажности ниже предела выносливости какого-либо вида при данной температуре ведет к иссушающему действию воздуха.

Свет в форме солнечной радиации обеспечивает все жизненные процессы на Земле. Он участвует в фотосинтезе, обеспечивая создание зелеными растениями органических соединений из неоргани-

ческих. Для организмов важны длина волны воспринимаемого излучения, его интенсивность и продолжительность воздействия (длина дня, или фотопериод). Движение Земли вокруг Солнца вызывает закономерные изменения длины дня и ночи по сезонам года. Сезонная ритмичность в жизнедеятельности организмов определяется в первую очередь сокращением световой части суток осенью и увеличением весной. Реакция организма на сезонные изменения суточного ритма освещения, т.е. на соотношение светлого (длина дня) и темного (длина ночи) периодов суток, называется *фотопериодизмом* и выражается в изменении процессов роста и развития. Уменьшение длины дня в конце лета ведет к прекращению роста, стимулирует отложение запасных питательных веществ организмов, вызывает у животных осенью линьку, определяет сроки группирования в стаи, миграции, переход в состояние покоя и спячки. Увеличение длины дня стимулирует половую функцию у птиц, млекопитающих, определяет сроки цветения растений.

5.1.2. Биотические факторы

На рост и развитие организмов влияет не только окружающая неорганическая среда. Организмы образуют сообщества, где они находятся в постоянных взаимоотношениях между собой. Эти отношения достаточно разнообразны. Живые организмы служат источником пищи (растения – для животных-фитофагов, животные – для хищников), средой обитания (хозяин – для паразита, крупные растения – для эпифитов), способствуют размножению (опылители растений), оказывают химические, физические и другие воздействия. Совокупность таких взаимоотношений, где проявляется влияние жизнедеятельности одних организмов на жизнедеятельность других, а также и на неживую среду обитания, представляет собой биотические факторы. В целом биотические факторы – это внутривидовые и межвидовые взаимоотношения организмов. Межвидовые отношения лежат в основе существования биотических сообществ (биоценозов). При резком ухудшении условий существования (низкая температура, отсутствие влаги и др.) наблюдается *анабиоз* – состояние организма, при котором жизненные процессы (обмен веществ и др.) настолько замедлены, что отсутствуют все видимые проявления жизни. При наступлении благоприятных условий происходит восстановление нормального уровня жизненных процессов. Переход в состояние анабиоза представляет собой адаптивную реакцию: почти не функциони-

рующийся организм не подвергается многим повреждающим воздействиям, а также не расходует энергию, что позволяет выжить при неблагоприятных условиях в течение длительного времени. К наиболее стойким к высушиванию, охлаждению, нагреванию относятся спорообразующие бактерии, микроскопические грибы и простейшие, образующие цисты. Анабиозом является скрытая жизнь семян многих растений, которые могут в сухом состоянии длительно сохранять всхожесть. Беспозвоночные животные – гидры, черви, усоногие раки, водные и наземные моллюски, некоторые насекомые, впадая в анабиоз, могут терять 1/2 части заключенной в их тканях воды. Анабиоз при температуре ниже 0 °С наблюдается иногда при зимней спячке млекопитающих.

Контрольные вопросы

1. Что изучает экология?
2. Охарактеризуйте главные направления современной экологии.
3. Что относится к абиотическим факторам среды?
4. Что такое организмы пойкилотермные и гомойотермные?
5. Какую роль играет свет в жизни живых организмов?
6. Что такое анабиоз и каково его биологическое значение для живых организмов? Приведите примеры.

5.2. Экологические системы

Биоценоз. Многообразные живые организмы в процессе совместного существования образуют биологические единства – сообщества, или биоценозы. Термин «биоценоз» был предложен в 1877 г. немецким гидробиологом К.Мебиусом. Биоценоз – это совокупность популяций различных видов растений (фитоценоз), животных (зооценоз) и микроорганизмов (микробоценоз), населяющих относительно однородное жизненное пространство. Биоценозом является любое сообщество взаимосвязанных организмов, живущих на каком-либо участке суши или водоема: биоценоз норы, биоценоз болотной кочки, участка леса, ручья, пруда, пшеничного поля, ковыльной степи. Границы того или иного биоценоза на суше определяются относительно однородным участком растительности; в водной среде – экологическими подразделениями частей водоемов (абиссальные и пелагические биоценозы; биоценозы прибрежных галечных, песчаных или илистых грунтов). Однако границы сообществ очень редко бывают

четкими. Как правило, соседние биоценозы постепенно переходят один в другой. В результате образуются обширные пограничные, или переходные, зоны, отличающиеся особыми условиями. Между двумя биоценозами пограничная полоса, или экотон, занимает промежуточное положение, отличаясь от них температурными режимами, влажностью, освещенностью, совмещая типичные условия соседствующих биоценозов. Обилие произрастающих в переходной полосе растений, характерных для обоих биоценозов, привлекает сюда и разнообразных животных, поэтому пограничная зона обычно более богата жизнью, чем каждый из смежных биоценозов. Особые условия пограничной полосы не только являются просто суммой свойств стыкующихся биоценозов, но и формируют их местообитание со своими специфическими видами. В таких переходных зонах возникает сгущение видов и особей, наблюдается так называемый краевой эффект, или эффект опушки. Правило экотона, или краевого эффекта, состоит в том, что на стыках биоценозов увеличивается число видов и особей в них. Экотон богат видами прежде всего потому, что они попадают сюда из всех приграничных сообществ, но, кроме того, он может содержать и свои характерные виды, которых нет в данных сообществах. Ярким примером этого является лесная опушка, на которой есть пышная и богатая растительность, гнездится значительно больше птиц, обитает больше насекомых, чем в глубине леса.

Каждый конкретный биоценоз обладает сложной внутренней структурой. Выделяют видовую и пространственную структуры биоценозов. *Видовая структура* биоценоза характеризуется видовым разнообразием и количественным соотношением видов, зависящих от ряда факторов. Виды, которые преобладают по численности, называют *доминантными*, или доминантами данного сообщества. Они занимают ведущее, господствующее положение в биоценозе. Обычно наземные биоценозы называют по доминирующим видам: лиственный лес, сфагновое болото, ковыльно-типчаковая степь. Виды, живущие за счет доминантов, называют *предоминантами*. Например, в дубовом лесу предоминантами являются кормящиеся за счет дуба насекомые, сойки, мышевидные грызуны. В биоценозе есть виды, создающие условия для жизни других видов данного биоценоза; их называют *эдификаторами*. Это строители сообщества. Они определяют микросреду (микроклимат) всего сообщества и их удаление грозит полным разрушением биоценоза. Виды-эдификаторы встречаются практически в любом биоценозе. Как правило, эдификаторами высту-

пают растения (ель, сосна, кедр) и лишь изредка животные (сурки); на сфагновых торфяниках это сфагновые мхи. Они создают специфические условия биоценоза, которые отличаются плохой аэрацией и низкой теплопроводностью торфа, кислой реакцией среды, бедностью элементов минерального питания для высших растений. В степных биоценозах мощным эдификатором является ковыль. Однако вид-эдификатор может утратить свою роль при изменении определенных условий. Так, ель может утратить функции мощного эдификатора при изреживании елового леса, поскольку при этом происходит осветление леса и в него внедряются другие древесные виды, снижающие эдификаторные свойства ели. В сосняке на сфагновых болотах сосна также теряет свое эдификаторное значение. Его приобретают сфагновые мхи.

Пространственная структура биоценоза включает его вертикальную и горизонтальную структуры. Вертикальная структура биоценоза носит ярусный характер. Ярусность – это явление вертикального расслоения биоценозов на разновысокие части. Прежде всего четко определяется вертикальное ярусное строение в растительных сообществах (фитоценозах). В лесу, например, выделяют следующие надземные ярусы древостоя: 1-й ярус – это деревья первой величины (дуб, ель, сосна, береза, осина); 2-й – деревья второй величины (рябина, черемуха, яблоня, груша); 3-й – подлесок из кустарников (лещина, бересклет, шиповник, жимолость, крушина); 4-й – подлесок из высоких кустарничков и крупных трав (багульник, голубика, вереск, аконит, иван-чай); 5-й – низкие кустарнички и мелкие травы (клюква, кислица); 6-й – мхи, напочвенные лишайники. Ярусно располагаются и подземные части растений, образуя ярусы корней травянистых растений, корней кустарников, второстепенный и главный ярусы корней деревьев. При этом в поверхностных слоях почвы корней значительно больше, чем в глубинных. Растения каждого яруса и обусловленный ими микроклимат способствуют образованию определенной ярусности фауны – от насекомых, птиц до млекопитающих. Следовательно, ярусы в биоценозе различаются не только высотой, но и составом организмов, их экологией и той ролью, которую они играют в жизни всего сообщества. Таким образом, ярус – это часть слоя в сообществе, образованная функционально различными органами растений (надземные – листья и стебли; подземные – корни, корневища, клубни и луковицы) и сопряженные с нею консументы и редуценты. Благодаря ярусности различные растения, особенно органы их питания (ли-

стья, окончания корней), располагаются на разной высоте (или глубине), поэтому растения благополучно уживаются в сообществе. Ярусность позволяет им полнее использовать световой поток: в верхних ярусах светолюбивые, в нижних – тенелюбивые растения. Горизонтальная структура биоценоза – это горизонтальное распределение организмов в биоценозе. Расчлененность в горизонтальном направлении получила название мозаичности и свойственна почти всем фитоценозам. Мозаичность обусловлена неоднородностью микрорельефа почв, биологическими особенностями растений. Мозаичность может возникнуть в результате деятельности человека (выборочная рубка, кострища) или животных (выбросы почвы и их последующее зарастание, образование муравейников, вытаптывание травостоя копытными). В горизонтальной структуре биоценоза выделяют синузии – обособленные части фитоценоза, характеризующиеся определенным видовым составом и экологобиологическим единством входящих в нее видов. Например, синузия сосны, синузия брусники, синузия зеленых мхов. В полынносолянской пустыне можно выделить синузию ранневесенних эфемеров, синузий летне-осенних кустарничков (полыни, солянки). Образуются синузии потому, что растения, распределяясь неравномерно, создают разного размера скопления (сгущения), придавая растительному покрову своеобразный мозаичный характер.

Трофическая структура биоценоза. Специализация живых форм в качестве производителей и потребителей пищи создает в биологических сообществах определенную энергетическую структуру, называемую *трофической структурой* (от греч. *trophe* – питание), в пределах которой происходят перенос энергии и круговорот питательных веществ. По участию в биологическом круговороте веществ в биоценозе различают три группы организмов: продуценты, консументы, редуценты. *Продуценты* – автотрофные организмы – синтезируют органические соединения с помощью солнечного света из CO₂ и H₂O, а также минеральных веществ, преобразуя при этом световую энергию в химическую. Биомасса органического вещества, синтезированного в ходе фотосинтеза автотрофами, называется первичной продукцией, а скорость ее формирования – биологической продуктивностью экосистем. Продуктивность выражается количеством биомассы, синтезируемой за единицу времени (или энергетическим эквивалентом), либо в единицах энергии (джоуль на 1 м² за сутки), либо в единицах сухого органического вещества (килограмм на 1 га за сут-

ки). Накопленная в виде биомассы организмов-автотрофов чистая первичная продукция служит источником питания для представителей следующих групп организмов.

Консументы - гетеротрофные организмы (животные организмы) – являются непосредственными потребителями первичной продукции: они питаются готовым органическим веществом растений или животных. Консументы сами не могут синтезировать органическое вещество из неорганического и получают его в готовом виде, питаясь другими организмами. Консументы частично используют пищу для обеспечения жизненных процессов, а частично строят на ее основе собственное тело, осуществляя таким образом первый, важный этап трансформации органического вещества, синтезированного продуцентами. При этом консументы выделяют в окружающую среду отходы, образующиеся в процессе их жизнедеятельности. Процесс создания и накопления биомассы на уровне консументов обозначается как вторичная продукция.

Редуценты, или деструкторы (бактерии, грибы), полностью разлагают все растительные и животные остатки до неорганических составляющих, которые потребляются продуцентами, тем самым замыкая путь обмена веществ, и снова могут быть вовлечены в круговорот веществ.

Цепи питания. В процессе круговорота веществ энергия, содержащаяся в одних организмах, потребляется другими организмами. Перенос энергии и пищи от ее источника – автотрофов (продуцентов) через ряд организмов происходит по пищевой цепи путем поедания одних организмов другими. *Пищевая цепь* – это ряд видов или их групп, каждое предыдущее звено в котором служит пищей для следующего. Число звеньев в ней может быть различным, но обычно их бывает 3 – 5. Пищевые цепи можно разделить на два основных типа: *пастбищная цепь*, которая начинается с зеленого растения и идет далее к пасущимся растительноядным животным (т.е. к организмам, поедающим живые растительные клетки и ткани) и к хищникам (организмам, поедающим животных), и *детритная цепь* (детрит – продукт распада, от лат. *deterere* – изнашиваться), которая от мертвого органического вещества идет к микроорганизмам, а затем к детритофагам (организмам, поедающим детрит) и хищникам. Пищевые цепи не изолированы одна от другой, а тесно переплетаются друг с другом, образуя так называемые *пищевые сети*. Пищевая сеть – условное образное обозначение трофических взаимоотношений консументов, продуцен-

тов и редуцентов в сообществе. В сложных природных сообществах организмы, получающие энергию от Солнца через одинаковое число посредников (ступеней), считаются принадлежащими к одному трофическому уровню. *Трофический уровень* – совокупность организмов, получающих преобразованную в пищу энергию Солнца и химических реакций (от автотрофов) через одинаковое число посредников трофической цепи, т.е. занимающих определенное положение в общей цепи питания. Первый трофический уровень (I) занимают автотрофы – зеленые растения (продуценты), второй (II) – травоядные (консументы первого порядка), третий (III) – первичные хищники, поедающие травоядных животных (консументы второго порядка), четвертый (IV) – вторичные хищники (консументы третьего порядка), питающиеся более слабыми хищниками. Эта трофическая классификация относится к функциям, но не к видам как таковым. Группа особей одного вида может занимать один или несколько трофических уровней, исходя из того, какие источники пищи она использует. Замыкают этот биологический круговорот, как правило, редуценты, разлагающие органические остатки. При переходе к каждому последующему звену пищевой цепи большая часть (80 – 90 %) пригодной для использования потенциальной энергии теряется, переходя в теплоту. Продукция каждого последующего уровня примерно в 10 раз меньше предыдущего. Поэтому чем короче пищевая цепь (чем ближе организм к ее началу), тем больше количество энергии, доступной для группы данных организмов. В среднем лишь около 10 % биомассы и заключенной в ней энергии переходит с каждого уровня на следующий. В силу этого суммарная биомасса, продукция и энергия, а часто и численность особей прогрессивно уменьшаются по мере восхождения по трофическим уровням. Эта закономерность сформулирована в 1927 г. американским зоологом Чарлзом Элтоном в виде правила *экологических пирамид* – графических моделей, отображающих трофическую структуру. Выделяют три основных типа экологических пирамид: пирамида чисел (численностей) отражает численность отдельных организмов по трофическим цепям; пирамида биомасс показывает соотношение продуцентов, консументов и редуцентов в экосистеме, выраженное в их массе; пирамида энергии отражает силу потока энергии через последовательные трофические уровни, т.е. эта пирамида отражает скорость прохождения массы пищи через трофическую цепь.

Эти основные типы экологической пирамиды показывают закономерное понижение всех показателей с повышением трофического

уровня живых организмов. На каждом трофическом уровне потребленная пища ассимилируется не полностью, так как значительная ее часть теряется, тратится на обмен веществ, поэтому продукция организмов каждого предыдущего уровня всегда меньше последующего. В связи с этим в наземных экосистемах масса продуцентов (на единицу площади и абсолютно) больше, чем консументов; консументов первого порядка больше, чем консументов второго порядка, и т.д. Поэтому графическая модель имеет вид пирамиды. Однако зачастую в некоторых водных экосистемах, отличающихся исключительно высокой биологической продуктивностью продуцентов, пирамида биомасс может быть обращенной, когда биомасса продуцентов оказывается меньшей, чем консументов, а иногда и редуцентов. Например, в океане при довольно высокой продуктивности фитопланктона общая масса его в данный момент может быть меньше, чем у потребителей – консументов (киты, крупные рыбы, моллюски).

Биогеоценоз. Сообщества организмов неразделимо связаны с неорганической средой, находятся в постоянном взаимодействии. Сообщество образует с неорганической средой определенную экологическую систему, или экосистему, в которой осуществляются перенос энергии и круговорот веществ между живой и неорганической частями, вызываемый жизнедеятельностью организмов. *Экосистема* – это любая совокупность организмов и неорганических компонентов, находящихся в закономерной взаимосвязи друг с другом за счет осуществляющегося круговорота веществ. Основным свойством экосистем является способность осуществлять круговорот веществ, противостоять внешним воздействиям, производить биологическую продукцию. Термин «экосистема» предложен в 1935 г. английским экологом А.Тенсли. Это основная функциональная единица в экологии, так как в нее входят организмы и неживая среда – компоненты, взаимно влияющие на свойства друг друга, и необходимые условия для поддержания жизни в той ее форме, которая существует на Земле. Понятию «экосистема» близко по сути понятие «*биогеоценоз*», предложенное ботаником В. Н.Сукачевым в 1940 г. Структура биогеоценоза включает следующие основные функционально связанные части: фитоценоз – растительное сообщество (автотрофные организмы, продуценты); зооценоз – животное население (гетеротрофы, консументы) и микробоценоз – различные микроорганизмы, представленные бактериями, грибами, простейшими (редуценты). Эту живую часть биогеоценоза В.Н.Сукачев относил к биоценозу. Неживую, абиотическую

часть биогеоценоза составляют совокупность климатических факторов данной территории – климатоп и биокосное образование – эдафотоп (почва).

В последнее время в структуру абиотической среды биогеоценоза включают также и гидрологические факторы (гидротоп). Такая совокупность абиотических компонентов называется биотоп. Термин «биотоп» чаще используется экологами, изучающими животных; в лесной биогеоценологии употребляется термин «экотоп». Все взаимодействия компонентов биогеоценоза связаны между собой совокупностью пищевых цепей и взаимообусловлены. Каждый компонент в природе неотделим от другого. Главным создателем живого вещества в пределах биогеоценоза является фитоценоз – зеленые растения. Необходимое условие существования биогеоценоза – постоянный приток солнечной энергии. Таким образом, биогеоценоз – это исторически сформировавшийся взаимообусловленный комплекс живых и неживых компонентов однородного участка земной поверхности (учитывая атмосферу, горные породы, растительность, животный мир, микроорганизмы, почвы и гидрологические условия), связанных переносом энергии и обменом веществ. Как видно, понятие «биогеоценоз» сходно с понятием «экосистема». В основе обоих понятий лежит принцип единства живых и неживых компонентов биологических систем. Однако их ни в коем случае нельзя отождествлять. Если экосистема обозначает системы, обеспечивающие круговорот любого ранга, и может быть пространственно мельче или крупнее биогеоценоза, то биогеоценоз – понятие биохорологическое (территориальное), относимое к таким участкам суши, которые характеризуются определенными единицами растительного покрова – фитоценоза. Основное различие между этими понятиями в следующем: биогеоценоз приложим к однородному участку земной поверхности, обычно только сухопутному, основным звеном которого является растительный покров (фитоценоз).

Таким образом, экосистема – образование более общее, безграничное. Это может быть и участок суши или водоема, и прибрежная зона, и капля прудовой воды, и вся биосфера в целом. Образное определение экосистемы дал писатель-фантаст и географ И. Г. Ефремов: «Экосистема – это любое природное образование – от кочки до оболочки» (географической). Биогеоценоз ограничен в основном границами фитоценоза (растительного сообщества): участки леса, луга, степи. Это некий природный объект, занимающий определенное про-

странство и отделенный конкретными границами от таких же объектов, это реальная зона, в которой осуществляется биогенный круговорот. Каждый биогеоценоз можно назвать экосистемой, но не каждую экосистему – биогеоценозом. Биогеоценоз немыслим без основного звена – фитоценоза, тогда как экосистема может быть и без растительного сообщества, а также без почв. Например, разлагающийся труп животного или гниющий ствол дерева – это тоже экосистемы, но не биогеоценозы. Биогеоценоз во всех случаях потенциально бесспорен, так как все время пополняется энергией за счет растительных организмов. Существование экосистемы без растений заканчивается одновременно с высвобождением в процессе круговорота веществ всей накопленной энергии.

Человек в конкурентной борьбе за выживание в природной окружающей среде начал строить свои искусственные антропогенные экосистемы – агроэкосистемы, аквакультуры, производящие продукты питания и волокнистые материалы – не только за счет энергии Солнца, но и за счет добавления ее в форме горючего, поставляемого человеком.

Агроэкосистема, агробиоценоз (сельскохозяйственная экосистема). Эта экосистема искусственно создана и регулярно поддерживается человеком для производства сельскохозяйственной продукции. К агроэкосистемам относят поля, крупные животноводческие комплексы с прилегающими пастбищами, огороды, сады, виноградники, теплицы. Характерная особенность агроэкосистем – малая экологическая надежность, но высокая урожайность одного или нескольких видов (или сортов культивируемых растений или пород животных). По сравнению с естественными экосистемами агроэкосистемы имеют отличия: в них резко снижено разнообразие живых организмов; виды, культивируемые человеком, поддерживаются искусственным отбором и не способны выдерживать борьбу за существование с дикими видами без поддержки человека. Агроэкосистемы отличаются высокой биологической продуктивностью по сравнению с природными экосистемами. Однако продуктивность агроэкосистем определяется уровнем хозяйственной деятельности и зависит от экономических и технических возможностей человека. Для достижения высокой урожайности культур человек должен поддерживать высокую степень механизации, высокие дозы внесения минеральных удобрений, пестицидов, применять орошение. Даже виды культивируемых растений человек выбирает по их способности давать наибольшее количество

только полезной биомассы (клубней, колосьев), чем снижает возврат в почву элементов питания, образующихся при перегнивании растительных остатков.

Чистая первичная продукция (урожай) удаляется из экосистемы и не поступает в цепи питания. Все это понижает устойчивость агроценозов, особенно биохимическую, связанную с интенсивным выносом элементов питания за пределы сельскохозяйственных угодий. Для уменьшения негативных последствий хозяйственной деятельности человека на агроэкосистеме необходимо применять природоохранные мероприятия агротехники, целью которых является приближение агробиоценозов к природным экосистемам. Это позволит создать устойчивые агроэкосистемы, в которых поддерживается баланс питательных веществ в почве, продуктивность пастбищ, относительно высокое биоразнообразие, т.е. превратить агроэкосистемы в гармонические составные части общего природного ландшафта Земли. При этом нельзя превращать весь ландшафт в агрохозяйственный, необходимо сохранять и умножать его многообразие, оставляя нетронутыми заповедные участки, которые могут быть источником видов для восстанавливающихся сообществ.

5.2.1. Изменения в биогеоценозах

В биогеоценозах постоянно происходят изменения состояния и жизнедеятельности слагающих их сообществ. Многообразные изменения, происходящие в любом из них, относят к двум основным типам: циклические и поступательные. *Циклические изменения* представлены флюктуациями (от лат. *fluctuatio* – колебания) – сравнительно краткосрочными изменениями, когда сообщества без смены флористического состава отклоняются от определенного среднего состояния, что связано с ритмикой природных явлений (суточные флюктуации), со сменой сезонов года (сезонные флюктуации), либо вызываются непостоянными внешними факторами, меняющимися каждый год (разногодичные или многолетние флюктуации). Обычно флюктуации вызываются колебаниями климата, различиями во влажности почвы либо ритмичностью развития растительных или животных компонентов экосистемы. Суточные флюктуации биогеоценозов связаны в основном с ритмикой природных явлений и носят строго периодический характер. Суточные флюктуации биоценоза обеспечивают как животные, так и растения, активность жизни которых приходится на разное время суток: одни активны днем, другие ночью. В соотно-

шении отдельных видов биогеоценоза происходят периодические изменения, так как отдельные организмы на определенное время перестают активно существовать в биоценозе. Суточная динамика в биогеоценозах наиболее четко проявляется при значительной разнице показателей температур, влажности и других факторов среды днем и ночью. Наиболее резко суточные флюктуации выражены в условиях климата высокой континентальности, где существует значительная разница между дневными и ночными температурами. Например, в песчаных пустынях Средней Азии в жаркий полдень многие животные прячутся в норы или ведут ночной образ жизни летом, а некоторые – зимой переходят на дневной.

Однако суточные ритмы наблюдаются во всех географических зонах, и даже в тундре в полярный день растения закрывают и открывают свои цветки в соответствии с этими ритмами. Более значительные отклонения в биогеоценозах наблюдаются при сезонных флюктуациях. Сезонные колебания выражаются в том, что на определенный период из биоценоза «выпадают» группы животных и даже целые популяции, впадающие в спячку в период анабиоза при исчезновении однолетних трав, опадении листьев. Длительность биологических сезонов в разных широтах неодинакова. В связи с этим сезонные флюктуации биоценозов арктической, умеренной и тропической зон различны. Наиболее четко они выражены в биогеоценозах умеренного климата и северных широт. Сезонные колебания наблюдаются хотя и в слабой форме даже во влажных тропических лесах. Многолетняя изменчивость проявляется благодаря флюктуациям климата и является нормальной в жизни любого биогеоценоза. В процессе суточных и сезонных флюктуаций целостность биоценозов обычно не нарушается. Биоценоз испытывает лишь периодические колебания качественных и количественных характеристик.

Поступательные изменения в биогеоценозе приводят в конечном итоге к смене одного биоценоза другим – с иным набором преобладающих видов. Такие смены называют экзоэкогенетическими, или аллогенными (от греч. *alios* – иной, другой и *genesis* – происхождение), вызванными внешними влияниями (абиотическими или антропогенными), изменяющими условия среды. Эндоэкогенетические, или автогенные (от греч. *autos* – сам, *genesis* – происхождение), смены возникают в результате изменения условий среды за счет процессов, происходящих внутри самого сообщества в отсутствие постепенного изменения абиотических факторов. Последовательное замещение од-

ного биоценоза другим называется *экологической сукцессией* (от лат. *successio* – преемственность).

Любое новое местообитание – обнажившийся песчаный берег реки, застывшая лава потухшего вулкана, лужа после дождя – сразу оказывается ареной заселения новыми видами. Постепенно поселившиеся организмы изменяют среду обитания, например затеняют поверхность или изменяют ее влажность. Следствием такого изменения среды служит развитие новых, устойчивых ко вновь созданным условиям видов и вытеснение предыдущих. С течением времени формируется новый биоценоз с заметно отличающимся от первоначального видового состава. Примером сукцессии, приводящей к смене одного сообщества другим, может служить зарастание небольшого озера с последующим появлением на его месте болота, а затем леса. Вначале по краям озера развивается сплавина из сфагновых мхов, осоки и других растений. Постепенное зарастание озера водными растениями, идущее по его краям, ведет к накоплению на дне растительных остатков, образованию накоплений торфа и в конце концов к обмелению водоема. Накопление растительной массы способствует образованию почвы. Обмеление одновременно с увеличением толщины сплавины приводит к превращению водоема в болото. Позднее здесь селятся кустарники и деревья, идет процесс усыхания болота и развивается лесная растительность. Изменение растительной части сообщества сопровождается изменениями в животном мире биоценоза: обитатели водоема постепенно замещаются околотовными, а позднее болотными и лесными видами. Последовательный ряд постепенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется сукцессионной серией.

По общему характеру сукцессии подразделяются на первичные и вторичные. Первичные сукцессии начинаются на субстрате, не измененном (или почти не измененном) деятельностью живых организмов. Так, через серию промежуточных сообществ формируются устойчивые биоценозы на скалах, песках, обрывах. Первичные сукцессии могут начинаться и в открытых водах мелких озер, верховых болот, маршей. По мере развития биоценоза сукцессионные изменения структуры его видового состава протекают до определенного предела, после которого сообщество приходит в относительно стабильное состояние, главным образом за счет стабилизации структуры растительности. Такое относительно устойчивое и равновесное по отношению к внешней среде растительное сообщество называется кли-

максовым. Таким образом, *климакс* (от греч. /*climax* – лестница) представляет собой заключительную стадию развития биоценоза, на которой он находится в равновесном состоянии с окружающей средой довольно продолжительное время. В разных абиотических условиях формируются неодинаковые климаксовые экосистемы. В жарком и влажном климате это будет дождевой тропический лес, в сухом и жарком – пустыня. Основные биомы Земли – это климаксовые экосистемы соответствующих географических областей. Однако климакс как завершающая формация является тоже лишь временным состоянием; в процессе вековых изменений климата и других свойств среды происходят «крупномасштабные» изменения экосистем.

5.2.2. Гомеостаз экосистем

Естественные экологические системы существуют в течение длительного времени, сохраняя свою структуру и функциональные свойства вопреки изменениям окружающей среды. Как говорят специалисты, они способны поддерживать гомеостаз. Гомеостаз – состояние динамического равновесия природной системы, поддерживаемое регулярным возобновлением основных ее структур, вещественно-энергетического состава и постоянной функциональной саморегуляцией ее компонентов. Наиболее устойчивы крупные экосистемы и самая стабильная из них – биосфера; наименее устойчивы молодые экосистемы. Различные уровни гомеостаза биологических систем и биосферы в целом сложились на протяжении длительной геологической истории нашей планеты. Гомеостаз экологических систем обеспечивается множеством адаптивных механизмов, затрагивающих состав и сложность трофических сетей, формы межвидовых и внутривидовых взаимодействий в биоценозах.

Каждый биоценоз состоит из множества видов, которые входят в него не отдельными особями, а популяциями или их частями. Таким образом, вид в пределах занимаемой территории (ареала) распадается на популяции. Размеры их различны. Популяция – это любая, способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, относительно изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида. Популяция занимает относительно однородное пространство и способна к саморегулированию и поддержанию определенной численности. Численность – это поголовье животных или количество растений (например, деревьев) в пределах некоторой пространственной единицы – района, области, ареала,

бассейна реки, акватории моря. Число особей на единице площади или в единице объема обозначается как плотность населения. Можно сказать, что биоценоз – сумма взаимосвязанных между собой и условиями среды популяций разных видов. Популяция представляет собой именно ту ячейку биоты, которая является основой ее существования. В популяциях происходит самовоспроизводство живого вещества, обеспечивается выживание конкретных видов благодаря наследованию адаптационных качеств. Они дают начало новым популяциям и процессам видообразования, являются элементарными единицами эволюционного процесса.

Не случайно, стабильность экосистемы в течение длительного времени предполагает относительную устойчивость численности популяций входящих в ее состав видов. Численность популяции обычно имеет свой определенный оптимум (наилучший вариант), который редко остается постоянным в колеблющихся условиях внешней среды. Поэтому при любом отклонении от этого оптимума начинают срабатывать механизмы внутривидовой регуляции численности. Регуляция численности популяций у различных видов животных и растений происходит по-разному. Но в каждой из них обязательно устанавливается оптимум плотности населения. У одних видов механизмы регулирования численности популяции могут проявляться в жесткой форме, приводя к гибели избытка особей, у других – в смягченной, например в понижении плодовитости.

К жестким формам регуляции численности в популяциях можно отнести явление каннибализма (пожирание особей своего вида), развивающегося в популяциях при чрезмерном возрастании ее плотности. Примером может служить поедание мучными хрущачами отложенных ими яиц. Каннибализм наблюдается у некоторых видов рыб. Так, в небольших пресноводных водоемах, где нет других видов рыб, популяции окуня поддерживают свое существование и регулируют плотность за счет питания взрослых особей собственной молодью. Каннибализм возникает у земноводных и других животных. У растений жесткие формы регуляции численности популяции проявляются, например, в явлении самоизреживания. При большой густоте всходов часть растений неминуемо погибает в результате угнетения физиологически более сильными соседями. Рост плотности популяций многих насекомых сопровождается снижением их плодовитости, повышением смертности личинок и куколок, изменением скорости развития и соотношения полов, а также увеличением количества диа-

пазителирующих особей (находящихся в состоянии временного физиологического покоя в развитии и размножении), что резко снижает активно размножающуюся часть популяции. При этом важную регулирующую роль играет внутривидовая конкуренция за ограниченные ресурсы. Например, у падальных мух из огромного количества откладываемых на труп яиц выводится много личинок, пищи на всех не хватает, что приводит к высокой их смертности. В других случаях внутривидовые механизмы численности проявляются в форме непосредственной конкуренции за необходимые для жизни ресурсы, количество которых недостаточно для удовлетворения потребностей всех особей. Например, плотность популяции яблонной плодожорки и капустной моли регулируется конкуренцией за пищу и место для окукливания. Внутривидовой конкуренцией за влагу объясняется нередко встречающееся правильное распределение пустынных растений. В более влажных местообитаниях эта разреженность популяций растений сразу же исчезает.

Одним из важных механизмов *смягченной внутривидовой регуляции численности* является эмиграция (выселение значительной части особей в менее предпочитаемые ими места обитания, иногда даже за пределы ареала), которая наблюдается при переуплотнении популяции у насекомых (саранча, некоторые виды тли), ряда млекопитающих, особенно у мелких грызунов (например, лемминги), а также птиц (например, саджи). Другая смягченная форма механизма ограничения численности популяций – изменения в физиологии особей при увеличении плотности, которые в итоге приводят к снижению рождаемости. Например, у млекопитающих известно явление стресса, или реакция напряжения, возникающая в ответ на любые отрицательные воздействия среды, в том числе на отклонение плотности популяции от оптимума. В переуплотненных популяциях стресс распространяется на большую часть особей. При этом у самок в популяции учащаются нарушения овуляции, резорбция эмбрионов, рано прекращается лактация, угасают инстинкты заботы о потомстве, в результате чего наблюдается уменьшение числа выводков и количества в них молодых. Все это приводит к торможению роста популяции. Однако стресс-реакции не являются необратимыми. После устранения переуплотненности способность к размножению может восстановиться в короткие сроки. Механизмами, задерживающими рост популяций, являются химические взаимодействия особей, которые проявляются в выделении в окружающую среду продуктов, задерживающих рост,

что характерно для многих видов растений и водных животных, особенно рыб. Важно учитывать, что популяция обычно входит в состав сообщества и экосистемы, где действует сложная, постоянно изменяющаяся совокупность всех межвидовых и внутривидовых взаимоотношений, осуществляющих общую регуляцию численности популяций в природных сообществах.

Таким образом, набор популяций, объединенных определенными трофическими связями, многообразием взаимоотношений, несмотря на очевидное столкновение интересов и конкуренцию между отдельными видами, слагающими экосистему, отражает приспособленность экосистемы к особенностям среды и направлен на поддержание сбалансированных в них потоков вещества и энергии, процессов обмена веществ между организмами и окружающей средой. На глобальном уровне эти процессы обеспечивают существование единой уникальной экосистемы – биосферы.

5.2.3. Взаимодействия в экосистеме. Симбиоз и его формы

Многообразные живые организмы нашей планеты встречаются не в любом сочетании, а в определенных сообществах, в которые входят виды, приспособленные к совместному обитанию, вступающие друг с другом в разнообразные отношения как с отрицательными, так и с положительными для себя последствиями. В 1939 г. ученые Клементе и Шелфорд для обозначения взаимодействий между различными организмами ввели в науку термин «коакции» (т.е. взаимодействия). Выделяют 2 типа взаимодействий, или коакций: 1) *гомотипические реакции* – взаимодействия, осуществляемые между особями одного вида, так называемые внутривидовые отношения; 2) *гетеротипические реакции* – взаимодействия между особями разных видов, или межвидовые отношения.

Внутривидовые взаимоотношения. Взаимодействия между особями одного и того же вида называются гомотипическими реакциями и проявляются в эффектах группы, массы и во внутривидовой конкуренции.

Эффект группы – это изменения физиологических процессов, связанные с объединением животных в группы и ведущие к повышению жизнеспособности при совместном существовании. Проявляется эффект группы в ускорении темпов роста животных, повышении плодовитости, более быстром образовании условных рефлексов, повышении средней продолжительности жизни индивидуума. У многих

животных вне группы не реализуется плодовитость (некоторые породы голубей, бакланы, кайры). Многие насекомые (сверчки, тараканы, саранчовые и др.) в группе имеют более интенсивный, чем при одиночном образе жизни, метаболизм, быстрее растут и созревают. При совместной жизни легче искать и добывать пищу, защищаться от врагов. Объединенные в стаю волки способны убивать добычу более крупных размеров, чем действуя в одиночку. Бизоны, мускусные быки и другие жвачные успешнее обороняются от хищников, если они объединены в стада. Существует определенная закономерность, известная как принцип минимального размера популяции. Согласно этому принципу, для нормального функционирования популяции ее численность не должна опускаться ниже определенного предела, т. е. не должна переходить ту грань, за которой следует постепенное вымирание в результате близкородственного скрещивания. Данный «минимум» для различных видов животных различен. Для выживания африканских слонов в стаде должно быть не менее 25 особей, а стадо северного оленя должно насчитывать не менее 300 – 400 голов. Одним из наиболее ярких примеров эффекта группы является баклан Бугенвиля. Он гнездится на скалистых островах, расположенных вдоль тихоокеанского побережья Южной Америки. Ученые выяснили, что баклан Бугенвиля успешно размножается только при условии, если в гнездовой колонии насчитывается не менее 10 тыс. птиц, причем на 1 м² поверхности колонии приходится не менее 3 гнезд. Поэтому даже тысячные колонии этого вида могут постепенно угасать.

Особенно важно знание минимальных размеров популяций для изолированных (островных, высокогорных и т.п.) вымирающих видов животных. Однако определенная угроза есть и для сравнительно крупных популяций животных, если они отличаются высокой степенью генетического мономорфизма (например, гепард). Серьезные опасения вызывает состояние мировой популяции синего, или голубого, кита, горбатого кита, бамбукового медведя, суматранского тигра, азиатского льва, калифорнийского кондора, американского журавля, белого журавля, или стерха, и многих других видов животных. Под угрозой исчезновения находятся многие виды островных тропических птиц. Принцип минимального размера популяции объясняет, почему иногда невозможно спасти виды, ставшие малочисленными, существующие в виде отдельных изолированных микропопуляций.

Хорошей иллюстрацией эффекта группы служит также явление фазности, т.е. существование вида одновременно в двух формах – в

форме одиночных особей и в форме особей, объединенных в стада. Классический пример фазности – перелетная саранча. При высокой скученности развивающихся особей данного вида возникает стадная фаза, а при развитии в разреженной популяции – одиночная. Эти фазы прежде всего хорошо отличаются внешними признаками. Так, личинки стадной фазы имеют пеструю окраску, а личинки одиночной фазы окрашены однотонно, под цвет окружающей растительности. С чем это связано? Группу насекомых хищнику (например, розовому сквозцу) легче обнаружить, и защитная (криптическая) окраска не является тому препятствием – биологически она в этом случае просто нецелесообразна. В то же время у каждой особи в группе всегда есть определенные шансы спастись от потенциального охотника. У одиночной особи, имеющей криптическую окраску, есть все шансы не быть обнаруженной. Но при обнаружении особи скворцом возможность спастись у нее практически отсутствует. Наличие различных фаз известно для жуков, бабочек, сверчков, тлей, тараканов. У насекомых, принадлежащих различным фазам, отмечены значительные изменения в плодовитости (по сравнению с однофазными видами), скорости размножения, а часто и в морфологических и физиологических особенностях. Таким образом, эффект группы проявляется у многих видов, которые могут нормально размножаться и выживать только в том случае, если представлены достаточно крупными популяциями. И наоборот, у видов, ведущих одиночный образ жизни, эффект группы не проявляется. Если таких животных искусственно заставить жить вместе, у них повышается раздражительность, учащаются столкновения и многие физиологические показатели сильно уклоняются от оптимума. Однако положительный эффект группы проявляется лишь до некоторого оптимального уровня плотности популяции. Большая численность животных грозит недостатком ресурсов среды. В этом случае проявляется *эффект массы*, вызываемый перенаселением среды. В отличие от эффекта группы, который воздействует благоприятно на животных, эффект массы влечет вредные для животных последствия. Наиболее полно эффект массы изучен на насекомых. Н.Т. Парк в 1941 г. исследовал развитие популяции малого мучного хрущака. Ученый выяснил, что существует оптимальная плотность популяции жучка, при которой число яиц, отложенных самкой хрущака, достигает своего максимума – пока это проявление эффекта группы. При плотности популяции, превосходящей оптимум, плодовитость самок снижается, также снижается процент яиц, из ко-

торых выходят личинки, взрослые жучки начинают поедать собственные кладки. Все эти нарушения связаны с накоплением в муке экскрементов, личиночных шкурок и других токсических выделений. Например, если в 1 кг муки находится 1 жук, то процент съеденных яиц составляет число 7,7, а если в том же количестве муки уже 40 жуков, то процент съеденных яиц превышает число 98. Такая мука становится непригодной как среда обитания. Подобные явления, вызванные массовым эффектом, Чепман (1928) назвал самоограничением.

Аналогичные исследования проведены Наганом и Данном на амбарном долгоносике, живущем в мешках с зерном. Было выяснено, что оптимальными условиями для жука являются ситуации, при которых на 1 жучка в мешке приходится 200 зерен. При чрезмерном увеличении числа особей в популяции на самку приходится уже меньшее число зерен, и вследствие этого размер кладки уменьшается. Это связано с «насыщением» зерен, так как самки не решаются откладывать яйца в зерна, занятые яйцами, отложенными другими особями или личинками. Кроме того, насекомые мешают друг другу, что тормозит кладку. У многих птиц смертность молодняка прямо пропорциональна величине выводка. У некоторых млекопитающих плотность популяции изменяет сроки наступления половой зрелости. Так, в таежной зоне резко снижается численность особей полевок, достигающих половой зрелости в год рождения, если плотность популяции в мае повышена. Эффекты группы и массы играют исключительную роль в регуляции численности популяции. Внутривидовая конкуренция, которую Ч.Дарвин рассматривал как важнейшую форму борьбы за существование, наиболее обостряется между сходными особями вида. Внутривидовая конкуренция проявляется в борьбе за пищу, в территориальном поведении, когда отдельные животные охраняют индивидуальные участки (кормовые, гнездовые, брачные). Территориальное поведение характерно для многих видов птиц и млекопитающих, а также известно у рыб (например, у колюшковых, лабиринтовых рыб, лососевых, у многих коралловых рыб).

Наиболее ярко территориальное поведение демонстрируется певчими птицами. Обычно функцию охраны территории выполняет самец, который в сезон размножения, особенно при образовании пар, активно поет и облетает свой гнездовой участок, совершая так называемые «рекламные полеты». Пение самца привлекает самку, стимулирует физиологическую готовность к размножению, предупреждает других самцов своего вида о занятости территории, о готовности хо-

зьяина активно защищать ее. Возникающие с пришельцами конфликты нередко ограничиваются простой «демонстрацией силы», например принятием угрожающих поз. Млекопитающие активно метят территорию (оставляя пахучие, зрительные метки, а также используя голо-совые возможности – рев оленей, вой волков и пр.). Так, медведи, тигры оставляют на деревьях когтевые метки (царапины), свидетельствующие о размерах и силе хозяина территории. У животных с общественным поведением, образующих стаи, стада, колонии, внутривидовая конкуренция проявляется в форме социальной иерархии, характеризующейся появлением в популяции доминирующих и подчиненных особей. Социальная иерархия не только распространена среди позвоночных, но и встречается у беспозвоночных животных. Например, у майского жука личинки трехлетнего возраста подавляют развитие личинок двух- и однолетнего возраста. В этом причина того, почему вылет взрослых жуков наблюдается только раз в 3 года. Значение социальной иерархии для жизни вида наглядно демонстрируется примером с павианами. Когда стадо обезьян находится в походе, самки с детенышами и молодняк следуют в центре группы вместе с самцами-вожаками. Взрослые самцы низшего ранга находятся в авангарде и арьергарде стада, выполняя охранные функции. При появлении леопарда, получив сигналы от дозорных самцов, вожаки выдвигаются вперед и создают неприступный для хищника барьер – ведь каждый из них способен противостоять леопарду. У растений внутривидовая конкуренция, связанная с большой густотой произрастания, вызывает у особей изменения морфологического характера – явление, очень редкое среди животных. Агрономы и лесоводы уже давно знакомы с такой проблемой, напрямую связанной с урожайностью сельскохозяйственных культур. Внутривидовая конкуренция растений касается главным образом воды и света. В случае конкуренции из-за света растения при слишком большой густоте затеняют друг друга. Конкуренция выражается также в значительном проценте гибели растений. Это явление хорошо выражено у таких культур, как морковь, свекла. В лесу обычно молодых деревьев всегда больше, чем старых. Конкуренция за свет сказывается на форме деревьев. Например, сосна, растущая отдельно, имеет густую раскидистую крону, поскольку нижние боковые ветви получают достаточное количество света для своего развития. В лесу нижние ветви затенены более высокими ветвями, включая высокие ветви соседних деревьев. Происходит естественный процесс отмирания и опадения ветвей. По мере роста в высоту опад

нижних ветвей происходит быстро, и дерево принимает «лесную» форму с прямым мачтовым стволом, лишенным ветвей и увенчанном слабо развитой верхушечной кроной.

Уровень конкуренции непрерывно меняется в зависимости от конкретных условий. Так, в экологическом вакууме конкуренция слабо выражена или отсутствует, а в насыщенной среде она играет большую роль во взаимоотношениях между особями. Межвидовые взаимоотношения. Взаимоотношения между особями разных видов называются гетеротипическими реакциями. Влияние, которое оказывают друг на друга два вида, живущие вместе, может быть нейтральным, благоприятным и неблагоприятным. Отсюда выделяют следующие типы взаимоотношений между представителями разных видов: нейтрализм, конкуренцию, аменсализм, паразитизм, хищничество, комменсализм, протокооперацию и мутуализм.

Нейтрализм – форма биотических взаимодействий, когда виды не связаны друг с другом непосредственно и даже не контактируют между собой, но зависят от состояния сообщества в целом. Например, белки и лоси в одном лесу не связаны между собой, но угнетение леса засухой или вредителями сказывается на них.

Конкуренция – соперничество, любые антагонистические отношения за пространство, пищу, свет, убежище. Это единственная форма экологических отношений, отрицательно сказывающаяся на обоих взаимодействующих видах – их росте и выживании. Различают две основные формы конкуренции – прямую и косвенную. Прямая, или интерференционная, конкуренция осуществляется путем прямого, непосредственного влияния особей друг на друга. Проявляется эта форма конкуренции в агрессивных столкновениях между животными или при выделении токсинов (аллелопатия) у растений или микроорганизмов. Опосредованная конкуренция не предполагает непосредственного взаимодействия между особями. Она происходит косвенно – через потребление разными животными одного и того же ограниченного ресурса (пища, укрытия, места для размножения и т.д.). Поэтому такую конкуренцию обычно называют эксплуатационной. Часто результатом межвидовой конкуренции может быть взаимное приспособление конкурирующих видов, при котором разные виды – антагонисты могут сосуществовать. И тем не менее это отрицательное взаимодействие, подавляющее влияние видов, остается и не позволяет полностью раскрыть свои возможности каждому из них. Если два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в од-

ном сообществе, рано или поздно один конкурент вытесняет другого. Известная закономерность получила название принципа (или правила) конкурентного исключения, или принципа Г. Ф. Гаузе. Известный отечественный ученый провел опыт по содержанию двух близких видов инфузорий – туфельки хвостатой (*Paramecium caudatum*) и туфельки ушастой (*P. aurelia*). Инфузории содержались вместе и порознь. При совместном содержании популяция хвостатой туфельки со временем прекратила существование, да и ушастая туфелька была менее многочисленной, чем когда ее содержали отдельно от конкурента.

Аменсализм – биотические отношения, при которых для одного из двух взаимодействующих видов последствия совместного обитания отрицательны, а для другого – безразличны. Например, плесневые грибы угнетают бактерии, но для грибов это безразлично, или светолюбивые растения угнетены кроной ели, для которой это безразлично. Корневые выделения пырея угнетают даже древесную растительность. Выделения полыни горькой отрицательно воздействуют на многие виды растений. Эти примеры относятся к аллелопатии (крайняя форма аменсализма), нередко рассматриваемой как вариант химической конкуренции, при которой растения взаимодействуют посредством выделения биологически активных веществ (фитонцидов, колинов, антибиотиков) во внешнюю среду.

Паразитизм – тип взаимоотношений, при котором организм-потребитель использует живого хозяина для своей пользы (как источник пищи, место постоянного или временного обитания). Паразиты намного мельче своего хозяина. Паразитические отношения складываются, например, между насекомыми-вредителями и растениями, кровососущими насекомыми и животными, грибами-паразитами и растениями, гельминтами (паразитические черви) и человеком, животными или растениями, в организме которых эти черви паразитируют, поражая различные органы и вызывая заболевания – гельминтозы. Проявлением паразитизма является бейтсовская мимикрия, при которой вид в одном сообществе с ядовитым или несъедобным видом извлекает пользу, будучи похожим на вид, имеющий предупреждающую окраску, оставаясь неядовитым. Следовательно, его окраска является ложной предупреждающей окраской. Например, некоторые виды бабочки белянки сходны с несъедобными ярко окрашенными бабочками из семейства геликонид, которые обладают неприятным запахом и вкусом; бабочка «вицекороль» имитирует несъедобный вид

– бабочку «монарх». Интересная форма межвидовых отношений встречается у муравьев Северного полушария, живущих в умеренном климате, – похищение куколок у других видов муравьев, рассматриваемое некоторыми учеными как доведенный до крайности материнский инстинкт.

Хищничество – тип взаимоотношений, при котором представители одного вида поедают представителей другого вида, которых они ловят и умерщвляют. Хищничество и паразитизм – это пример взаимодействия двух видов, отрицательно сказывающегося на росте и выживании одного и положительно – другого.

Комменсализм – взаимоотношение видов, при котором имеет место одностороннее использование одним видом (комменсалом) другого без принесения ему вреда (или пользы), при постоянном или временном совместном обитании. Различают две основные формы комменсализма: нахлебничество и квартиранство. Нахлебничество – это комменсализм, основанный на потреблении остатков пищи другого вида. Например, гиены подбирают остатки пищи львов; в жидкости ловчих кувшиновидных цветков насекомоядных растений непентосов живут личинки комаров-кулицид, которые питаются попавшими в цветок насекомыми; мелкая рыба-прилипала, прикрепившись с помощью специального плавника-присоски к коже крупных акул и рыб, питается остатками их пищи, получая при этом возможность защиты и более быстрого передвижения на большие расстояния. При этом для основных видов (видов-хозяев) присутствие комменсалов безразлично. Квартиранство, или синойкия (греч. *Synoikia* – совместное проживание), – использование для убежищ одними видами других (их тел или построек). Например, в океанах и морях в каждой раковине обитают организмы, которые получают здесь укрытие, но не причиняют «владельцу» этой раковины никакого вреда; растения-эпифиты (орхидеи, лишайники, некоторые папоротники и мхи) селятся на стволах и ветвях других растений, получая питательные вещества из окружающей среды, но не из организма растения-хозяина; растения-эпифилы (некоторые водоросли, мхи, реже цветковые) селятся на листьях вечнозеленых растений; в норах грызунов и гнездах птиц постоянно проживают разные виды членистоногих. Белые трясогузки иногда устраивают свои гнезда в огромных гнездах орлана-белохвоста. Как один из вариантов квартиранства можно оценить явление, когда некоторые нематоды живут в задней кишке растительноядных черепах, питаются непереваренными остатками пищи. Сосущая инфузория

Dendrocometes paradoxus встречается только на жабрах бокоплавов. Питается свободноживущими инфузориями. *Протокооперации*, или факультативный мутуализм, – тип межвидовых взаимоотношений, когда совместное существование выгодно для обоих видов, но не является непременным условием их выживания. Эти взаимопользные, но необязательные связи двух видов представляют собой необлигатный симбиоз (от лат. *obligatus* – обязательный, непременный и от греч. *symbiosis* – совместная жизнь). Например, актинии прикрепляются к панцирю краба: краб получает защиту (за счет стрекательных клеток, имеющих у актинии) и маскировку, актиния, в свою очередь, получает остатки пищи краба и возможность передвижения. Другой пример – мелкие птицы (буйволы скворцы, майны) на спине буйвола: птицы получают пищу, склевывая насекомых с кожи буйвола, который при этом освобождается от паразитов. Существование животных-чистильщиков известно в различных классах позвоночных животных – от рыб до птиц и млекопитающих. Это явление получило название *груминга* (англ. to groom – чистить лошадь; в Англии существовала профессия грума – чистильщика лошадей). Уникальный союз: птица медоуказчик и зверь медоед. Медоуказчик, обнаружив пчелиное гнездо, находит в лесу медоеда – крупного зверя, имеющего сильные лапы с длинными когтями и способного разгребать находящееся на земле гнездо пчел; громким криком и своеобразными движениями птица привлекает к себе внимание зверя и ведет его к пчелиному гнезду. Медоед разоряет гнездо, получая пищу, и тем самым делает доступным пчелиное гнездо для медоуказчика, которого в качестве пищи интересуют не личинки или мед, а воск. Интересным примером протокооперации являются взаимоотношения носорогов и черепах: в местах купания белых и черных носорогов поджидают десятки болотных черепах, которые выдергивают из кожи лежащего в грязи животного напившихся клещей. Проявлением протокооперации является мюллеровская мимикрия, когда два несъедобных или опасных вида подражают друг другу. Например, осы и пчелы имеют желтые и черные полосы, следовательно, хищники чаще будут сталкиваться с ними и привычка их избегать появится быстрее. Такое подражание выгодно, для всех сторон. Биологический смысл этого типа мимикрии заключается в том, что выработка у хищника негативной реакции происходит при меньшем уровне гибели для каждого из сходно окрашенного вида.

Облигатный мутуализм – неразделимые взаимопользные связи двух видов. Это тип межвидовых отношений, при котором виды полностью зависят друг от друга, представляют собой облигатный симбиоз. Примером может служить сотрудничество между азотофиксирующими бактериями и бобовыми растениями. Азотофиксирующие бактерии, снабжая растение азотом, получают от него углеводы тоже в виде Сахаров; мутуалистические отношения между жвачными (коровы), симбиотическими бактериями и простейшими, обитающими в отделе желудка (в рубце) этих животных, проявляются следующим образом: бактерии и простейшие получают благоприятную среду для своей жизнедеятельности и, в свою очередь, выделяют ферменты, воздействующие на проглоченный растительный корм, облегчая тем самым переваривание клетчатки.

В результате ценные продукты бактериологического сбраживания клетчатки (уксусная, янтарная и масляная кислоты) всасываются в этом же отделе желудка. Кроме того, в кишечник животных наряду с растительной массой попадает большое количество бактерий и простейших, клетки которых служат источником белкового питания. Мутуалистические отношения проявляются между некоторыми термитами и простейшими (жгутиковыми), обитающими в кишечнике термитов, в связи с чем последние не могут переваривать древесину, которой питаются. Тропические муравьи разводят грибные сады на листьях, принесенных в муравейник, удобряя их своими выделениями. Растущие здесь грибы получают все условия для жизнедеятельности и, разрушая клетчатку листьев, обеспечивают пищу муравьев. Широко известным примером мутуализма является лишайник – мутуалистические отношения водоросли и гриба. Функциональная и морфологическая связь этих организмов настолько тесна, что лишайники практически составляют единый организм. В состав лишайников входят представители трех классов грибов – аскомицетов, базидиомицетов и фикомицетов. В свободном состоянии лишайниковые грибы, по-видимому, в природе не встречаются. Симбиоз, вероятно, возник из паразитизма гриба на водорослях. Гифы гриба (микроскопические нити, образующие его тело) образуют всасывающие отростки, проникающие внутрь протопласта клеток водорослей. Через них гриб получает вещества, ассимилированные водорослями в результате фотосинтеза. Воду и минеральные вещества водоросли получают из гиф гриба. Гриб постепенно убивает клетки водорослей, а затем использует их остатки, переходя к сапрофитному питанию. Всего в природе

насчитывается более 20 тыс. видов этих организмов, что свидетельствует об успехе такого способа существования.

Симбиоз. Различные формы совместного существования разноименных организмов, составляющих симбионтную систему, называются симбиозом. Термин «симбиоз» был предложен А. Де Бари в 1879 г. Симбионты часто характеризуются противоположными признаками: подвижные и ведущие прикрепленный образ жизни, обладающие способами и средствами защиты и лишенные их. Таким образом, один из партнеров симбионтной системы или оба вместе приобретают возможность выигрыша в борьбе за существование. Некоторые отечественные авторы употребляют термин «симбиоз» в слишком узких границах, используя его лишь для обозначения тесных мутуалистических связей, исключая возможность самостоятельного существования хотя бы одного из симбионтов. Однако в современной биологии термин «симбиоз» принят в его первоначальном широком значении как любая форма сожительства с образованием системы взаимосвязей; мутуализм в данном случае обозначает тип симбиоза, при котором эти взаимосвязи обоюдно выгодны (положительны). Комменсализм, паразитизм являются иными по характеру отношений между партнерами типами симбиоза.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте видовую и пространственную структуру биоценоза.
2. Что такое цепь питания и что лежит в ее основе?
3. Чем отличается биогеоценоз от экосистемы?
4. Чем отличаются агроэкосистемы от естественных экосистем?
5. Какова причина смены биоценозов и как она осуществляется?
6. Охарактеризуйте две основные формы механизмов внутривидовой регуляции. Приведите примеры.
7. Перечислите формы взаимоотношений между организмами.
8. Дайте определение хищничества и паразитизма. Приведите примеры из животного и растительного мира.
9. Что такое комменсализм? Расскажите о разных формах комменсализма.
10. Дайте определение конкуренции как формы взаимоотношений между видами.

11. Охарактеризуйте положительные взаимодействия между видами. Приведите примеры облигатного и факультативного мутуализма.

12. Что означает в современной биологии понятие «симбиоз», принятое в его первоначальном широком значении?

Глава 6. БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК

6.1. Учение В. И. Вернадского о биосфере

Биосфера – это особая оболочка Земли, содержащая всю совокупность живых организмов и ту часть вещества планеты, которая находится в непрерывном обмене с этими организмами. Термин был введен в 1875 г. австрийским геологом Э. Зюссом в работе «Происхождение Альп», рассматривающим биосферу в чисто топологическом (от греч. *topos* – место) смысле как пространство, заполненное жизнью. Развернутое учение о биосфере создано и разработано советским естествоиспытателем академиком В.И. Вернадским.

Основы этого учения, изложенные им в 1926 г. в классическом труде «Биосфера», сохраняют свое значение в современной науке. Учение Вернадского о биосфере – крупнейшее обобщение в области естествознания XX в. Оно знаменует собой принципиально новый подход к изучению планеты как развивающейся саморегулирующейся системы в прошлом, настоящем и будущем. С одной стороны, В.И.Вернадский рассматривает биосферу как оболочку Земли, в которой существует жизнь. В этом плане ученый различает газовую (атмосфера), водную (гидросфера) и каменную (литосфера) оболочки земного шара как составляющие биосферы – области распространения жизни. С другой стороны, Вернадский подчеркивал, что биосфера – не просто пространство, в котором обитают живые организмы, а целостная функциональная система, на уровне которой реализуется неразрывная связь геологических и биологических процессов. Состав биосферы определяется деятельностью живых организмов, представляет собой результат их совокупной химической активности в настоящем и прошлом. Биосфера охватывает нижнюю часть атмосферы до высоты озонового экрана (20 – 25 км), верхнюю часть литосферы (кора выветривания) и всю гидросферу до глубинных слоев океана. Нижняя граница опускается в среднем на 2 – 3 км на суше и на 1 – 2 км ниже дна океана. Слой атмосферы, вся гидросфера и часть литосферы, где постоянно или временно (случайно) присутствуют живые организмы и те слои, преобразованные в прошлом жизнью или испытывавшие влияние «былых биосфер», называют *мегабиосферой*. В целом мегабиосфера представляет собой сумму биосферы и метабиосферы – преобразованного жизнью глубинного слоя литосферы, в котором ныне живущие организмы не присутствуют.

Совокупность мегабиосферы и *артебиосферы* – того слоя, в котором летают обитаемые искусственные спутники Земли, – представляет собой *панбиосферу* (рис. 7.1). В. И. Вернадский отмечал, что «пределы биосферы обусловлены прежде всего полем существования жизни». Вертикальная мощность такого «поля существования жизни» в океанах достигает более 17 км, на суше – 12 км. При этом значительных величин достигает толща мегабиосферы, охватывающей осадочные породы, но она не опускается на материках глубже самых больших глубин океана – 11 км (здесь температура достигает 200 °С) и не поднимается выше наибольших плотностей озонового экрана: 22 – 24 км. Следовательно, ее максимальная толщина 33 – 35 км. Теоретически пределы биосферы намного шире, поскольку в гидротермах на дне океана (их назвали «черными курильщиками» из-за темного цвета извергающихся вод) на глубинах около 3 км обнаружены организмы при температуре до 250 °С. При давлении около 300 атм вода здесь не кипит, и в этих условиях организмы выживают (пределы жизни ограничены точками превращения воды в пар и денатурации «сворачивания» белков). Перегретая жидкая вода обнаружена в литосфере до глубин 10,5 км. Глубже 25 км, по оценкам, должна существовать критическая температура 460 °С, когда при любом давлении вода превращается в пар и жизнь принципиально невозможна. Ученый выделил в биосфере 7 глубоко разнородных, но геологически взаимосвязанных типов веществ: живое вещество (все живые организмы), биогенное вещество (геологические породы, созданные деятельностью живого, – горючие ископаемые, известняки, каменный уголь), косное вещество (геологические образования, не входящие в состав живых организмов и не созданные ими, например магматические горные породы), биокосное вещество (создается одновременно живыми организмами и процессами неорганической природы, например почва, океанические воды, нефть), радиоактивное вещество, вещество космического происхождения (метеориты, космическая пыль). Центральным звеном в учении В. И. Вернадского о биосфере является представление о *живом веществе*. Он первым постулировал тезис об исключительной роли живого вещества, преобразующего облик планеты. Общая масса живого вещества составляет незначительную часть массы биосферы. Тем не менее ученый, опираясь на многочисленные данные, считал живое вещество наиболее мощным геохимическим и энергетическим фактором, ведущей силой планетарного развития. По словам В.И. Вернадского, «на земной поверхности нет

химической силы более постоянно действующей, а потому более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом». Участие каждого отдельного организма в геологической истории ничтожно мало. Но в своей совокупности живые существа – особый, глобальных размеров фактор. Именно живые организмы улавливают и преобразуют лучистую энергию Солнца и создают бесконечное разнообразие нашего мира. Главным трансформатором космической энергии является зеленое вещество растений. Только они способны поглощать энергию солнечного излучения и синтезировать первичные органические соединения. Этот зеленый энергетический потенциал и лежит в основе сохранения и поддержания всего живого на нашей планете.

От других компонентов природы живые существа отличаются большим разнообразием, повсеместным распространением, длительностью существования в истории Земли, избирательным характером биохимической деятельности, очень высокой химической активностью. В. И. Вернадский разработал представление об организованности биосферы, которая проявляется в согласованном взаимодействии живого и неживого, взаимной приспособляемости организма и среды. «Организм, – писал Вернадский, – имеет дело со средой, к которой он не только приспособлен, но которая приспособлена и к нему». В.И.Вернадский обосновал важнейшие представления о формах превращения вещества, путях биогенной миграции атомов, т.е. миграции химических элементов при участии живого вещества, накоплении химических элементов. Организмы связаны с «окружающей средой биогенным током атомов: своим дыханием и размножением». Питание, дыхание и размножение организмов и связанные с ними процессы создания, накопления и распада органического вещества обеспечивают постоянный круговорот веществ и перемещение энергии. С круговоротом веществ связана биогенная миграция атомов (С, Н, О, N, P, S, Fe, Mg, Mo, Mn, Cu, Zn, Ca, Na, K и др.), отражающая способность живого вещества перераспределять атомы в биосфере. Многие организмы обладают способностью накапливать, концентрировать в себе определенные элементы, при очень малом содержании их в окружающей среде. Например, железобактерии способны аккумулировать из среды обитания железо; многие моллюски и кишечнополосные – кальций; хвощи, диатомовые водоросли, радиолярии – кремний; губки – иод; асцидии – ванадий. Отмирая и откладываясь в массе, организмы образуют скопления этих веществ, происходит отложение

сульфидов и минеральной серы, образование сероводорода и других соединений. Возникают залежи известняков, бокситов, осадочная железная руда. Большим разнообразием органических соединений характеризуется состав самих организмов. Благодаря живому веществу на планете образовались почвы и органоминеральное топливо. В живых организмах протекают сложнейшие биохимические процессы. Материал и энергию живые существа берут в окружающей среде. Следовательно, они преобразуют среду уже только тем, что живут.

Живое вещество активно участвует также в грандиозных процессах перемещения, миграции атомов в биосфере через систему глобального круговорота веществ. Наиболее значимыми элементами круговорота веществ являются углерод, кислород, азот, фосфор и сера. Процессы круговорота происходят в конкретных экосистемах, но в полном виде биогеохимические циклы реализуются лишь на уровне биосферы в целом. Таким образом, живое вещество представляет собой самую активную форму материи во Вселенной. Оно производит гигантскую геохимическую работу, выполняя ряд важнейших *функций живого вещества в биосфере*. В.И.Вернадский выделяет пять таких функций: – *первая функция – газовая*: преобладающая масса газов на планете имеет биогенное происхождение. Так, кислород атмосферы накоплен за счет фотосинтеза; все подземные газы – продукт разложения отмершей органики. В целом благодаря газовой функции живого вещества происходят миграции газов и их превращение, формируется газовый состав биосферы; – *вторая функция – концентрационная*: организмы извлекают и накапливают в своих телах многие химические элементы из окружающей среды, которые используются для построения их тел. Концентрации этих элементов в телах живых организмов в сотни и тысячи раз выше, чем во внешней среде. Среди накапливаемых организмами элементов на первом месте стоит углерод, а среди металлов – кальций; концентраторами кремния являются диатомовые водоросли, йода – бурые водоросли (ламинария), фосфора – скелеты позвоночных животных; – *третья функция – окислительно-восстановительная*, обеспечивающая химическое превращение веществ, которые содержат атомы с переменной степенью окисления (это в основном соединения железа, марганца и др.). В результате организмы, обитающие в водоемах, регулируют кислородный режим и создают условия для растворения или же осаждения ряда металлов (ванадий, марганец, железо) и неметаллов (сера) с переменной валентностью; – *четвертая функция – биохимическая*, обеспечиваю-

щая размножение, рост и перемещение в пространстве живого вещества; – *пятая функция – энергетическая*: аккумуляция энергии Солнца и ее последующее перераспределение между живыми компонентами биосферы. В связи с этим необходимо отметить лишь единственный на Земле процесс, который не тратит, а аккумулирует солнечную энергию, накапливает ее путем создания органического вещества в результате фотосинтеза. Накопленная солнечная энергия обеспечивает протекание всех жизненных процессов. За время существования жизни на Земле живое вещество превратило в химическую энергию огромное количество солнечной энергии. При этом существенная ее часть в ходе геологической истории накопилась в связанном виде (залежи угля, нефти и других органических веществ).

В связывании и запасании солнечной энергии заключается основная планетарная функция живого вещества. Важнейшей частью учения о биосфере В. И. Вернадского являются представления о ее возникновении и развитии. В эволюции биосферы как глобальной среды жизни выделяются пять основных исторических этапов, отражающих закономерность и последовательность формирования основных сред жизни: I – возникновение и развитие жизни в воде; II – появление у гидробионтов симбионтов (паразиты, мутуалисты), т.е. формирование новой среды жизни – организмов-хозяев; III – заселение организмами суши со сформировавшимися новыми средами жизни: наземно-воздушной и почвой; IV – появление человека и превращение его из обычного биологического вида в биосоциальное существо; V – переход биосферы под влиянием разумной деятельности человека в новое качественное состояние – ноосферу. В целом учение о биосфере В.И.Вернадского заложило основы современных представлений о взаимодействии живой и неживой природы. Практическое значение учения о биосфере огромно. В наши дни оно служит естественно-научной основой рационального природопользования и охраны окружающей природной среды. Венцом творчества В. И. Вернадского стало учение о ноосфере, т. е. сфере разума.

Ноосфера

Ноосфера (от греч. *noos* – разум и *sphaira* – шар) – это новое состояние биосферы, когда разумная деятельность человека становится главным фактором, обуславливающим ее развитие. Понятие ноосферы введено французскими учеными – математиком Э.Леруа и палеонтологом и философом П.Тейяром де Шарденом. Они характеризовали

ноосферу как особый, надбиосферный «мыслительный пласт», который «окутывает планету». В 30 – 40-х гг. В.И.Вернадский дальше развил и углубил учение о ноосфере. Он понимал под ноосферой новое эволюционное состояние биосферы. По Вернадскому, ноосфера – высший тип целостности, управляемый за счет тесной взаимосвязи законов природы, мышления и социально-экономических законов общества.

Отдельные структурно-функциональные элементы ноосферы – сферы ведущего значения человеческого разума – формируются уже на современном этапе общественного развития. «Человечество, взятое в целом, – писал В. И. Вернадский, – становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом встает вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера». Смысл учения о ноосфере состоит в следующем. Появление на Земле человека означало новый огромный шаг в эволюции планеты. Человек, по мнению Вернадского, является частью биосферы, ее определенной функцией: «Человечество как живое вещество непрерывно связано с материально-энергетическими процессами определенной геологической оболочки Земли – ее биосферой. Оно не может физически быть от нее независимым ни на одну минуту». Воздействие человеческого общества как единого целого на природу по своему характеру резко отличается от воздействий других форм живого вещества. Его активность многократно ускоряет все эволюционные процессы, темпы которых быстро растут по мере развития производительных сил, технической вооруженности цивилизации. Вернадский писал: «Раньше организмы влияли на историю тех атомов, которые были нужны им для роста, размножения, питания, дыхания. Человек расширил этот круг, влияя на элементы, нужные для техники и создания цивилизованных форм жизни», что и изменило «вечный бег геохимических циклов». Человеческий фактор в развитии биосферы становится главенствующим. В. И. Вернадский впервые высказал идею об этом: «Лик планеты – биосфера – химически резко меняется человеком сознательно и главным образом бессознательно. Меняется человеком физически и химически воздушная оболочка суши, все ее природные воды». Дальнейшее неконтролируемое, ненаправленное развитие деятельности людей таит в себе опасность, которую трудно предвидеть. Именно поэтому неизбежно настанет время, когда дальнейшая эволюция пла-

неты, а следовательно, и человеческого общества должна будет направляться разумом. Биосфера постепенно станет превращаться в сферу разума. «Биосфера перейдет так или иначе, рано или поздно в ноосферу. На определенном этапе развития человек вынужден взять на себя ответственность за дальнейшую эволюцию планеты, иначе у него не будет будущего», – утверждал Вернадский.

Контрольные вопросы

1. Каковы важнейшие положения учения В. И. Вернадского о биосфере?
2. Каковы свойства живого вещества как самой активной формы материи во Вселенной?
3. Что такое ноосфера и почему возникло это понятие?

6.2. Взаимосвязь природы и общества.

Антропогенные воздействия на природные биогеоценозы

Биосфера в результате сложившихся в процессе эволюции сложных взаимосвязей в природе, обеспечивающих сложный механизм круговорота веществ, а с ним и существование жизни как глобального явления, выработала способность к саморегуляции и нейтрализации негативных процессов. Гарантом динамической устойчивости биосферы в течение миллиардов лет служила естественная биота в виде сообществ и экосистем в необходимом объеме.

В последнее время положение резко изменилось. В течение практически всего одного столетия стремительный прогресс науки и техники привел к тому, что по масштабам влияния на биосферные процессы деятельность человечества стала сопоставимой с естественными факторами, определявшими развитие биосферы на протяжении предыдущей ее истории. Человек издавна оказывал влияние на природу, воздействуя как на отдельные виды растений и животных, так и на сообщества в целом. Но лишь в XX столетии антропогенные воздействия по своему значению для биосферы вышли на один уровень с естественными факторами планетарного масштаба. Под антропогенными воздействиями понимают сумму прямых и опосредованных (косвенных) влияний человечества на окружающую среду. Непосредственное влияние его на процессы в окружающем мире называется антропическим воздействием. Влияние деятельности человека на природные сообщества чрезвычайно разнообразно и прослеживается на всех уровнях биосферы. Кризисное ее состояние в первую очередь

связано с такими формами антропогенного воздействия, как техногенная деятельность человека, т.е. деятельность с использованием технических средств. С техногенной деятельностью связано: упрощение экосистемы и разрыв биологических циклов; введение в экосистему новых видов; появление генетических изменений в организмах растений и животных; концентрация рассеянной энергии в виде теплового загрязнения; накопление в биосфере газообразной, жидкой и твердой форм химикатов, пестицидов, тяжелых металлов, радиоактивных веществ; геохимические изменения и новообразования в почвах, водах, горных породах, воздухе, вторичное засоление, вторичное подкисление.

Прогресс разума в виде научных и технических достижений дал в руки человека силы, достаточные для изменения биосферных процессов, извлечения непосредственной пользы из ресурсов биосферы без ущерба для ее механизмов стабильности. В этом плане человеческие воздействия на биосферу имеют положительный характер (воспроизводство природных ресурсов, восстановление запасов подземных вод, полезащитное лесоразведение, рекультивация земель на месте разработок полезных ископаемых и некоторые другие мероприятия). Однако того же разума не хватило, чтобы эксплуатировать эти ресурсы, не входя в противоречие с естественными законами существования биосферы как единого целого. Кризисное ее состояние в первую очередь связано с такими формами антропогенного воздействия, как прямое истребление ряда видов живых организмов, а также техногенное загрязнение биосферы промышленными и бытовыми отходами, пестицидами.

В настоящее время антропогенные выбросы в биосферу различных химических элементов и веществ достигли уровня, в ряде случаев превосходящего естественные биогеохимические потоки этих элементов. Особо опасные загрязняющие вещества следующие: диоксид серы (вымывание диоксида серы из атмосферы приводит к попаданию образующихся серной кислоты и сульфатов на растительность, почву и в водоемы); тяжелые металлы, в первую очередь свинец, кадмий и особенно ртуть (цепочки ее миграции и превращения в высокотоксичную метилртуть); некоторые канцерогенные вещества, в том числе бенз(а)пирен; нефть и нефтепродукты в морях и океанах; хлорорганические пестициды (от лат. *pestis* – зараза, *cecidi* – убивать) в сельских районах; оксид углерода и оксид азота (в городах); радионуклиды и другие радиоактивные вещества. Следствием загрязнения

территории радионуклидами является мутагенное изменение живых организмов, включая человека. Оно проявляется в существенных отклонениях от нормального развития, а также в общем ухудшении генфонда многих популяций, что может иметь тяжелые последствия для последующих поколений.

В биогеохимические циклы теперь включается также большой перечень синтетических соединений, не известных для естественных природных сред (пестициды: гербициды, фунгициды и др.; фенолы и их производные; фреоны, диоксины). Источниками техногенного загрязнения биосферы стали практически все промышленные предприятия (химические, металлургические, целлюлозно-бумажные, строительных материалов и др.), транспорт, теплоэнергетика, все более или менее крупные населенные пункты, зоны отдыха (рекреации), крупные животноводческие комплексы, территории, занятые пахотными землями. На поверхности суши кроме перечисленных источников загрязнения большое влияние на наземные биогеоценозы оказывают шахтные отвалы (терриконы), отвалы теплоэлектростанций, сброс отработанных нефтепродуктов, солевых растворов, концентрированных кислот. В лесных регионах скапливаются крупнотоннажные отходы древесной коры, опилок, гидролизного лигнина и многое другое. Загрязнение наземных биогеоценозов обычно начинается с частичного угнетения организмов, населяющих почвы и поверхностные воды, затем страдает высшая растительность и, наконец, начинается деградация почв и разрушение почвенного покрова. Например, формирование вблизи крупных промышленных комбинатов, химических заводов техногенных пустынь, которые возникают в результате постепенного отмирания растительности, развития процессов эрозии почв, приводящих к полному разрушению почвенного покрова (почти необратимому). Очень опасно загрязнение почв нефтью. При высоких дозах нефти почвенная масса становится плохо проницаемой для воды, структурные элементы почвы покрываются нефтяной пленкой, которая изолирует питательные вещества от корневых систем растений. Почвенные частицы слипаются, нефть загустевает при старении и частичном окислении ее компонентов, и почвенный слой превращается в асфальтоподобную массу, которая совершенно не пригодна для произрастания естественной растительности или возделывания сельскохозяйственных культур. При загрязнении биогеоценозов нефтью или другими углеводородами может проявляться их канцерогенное воздействие на живые организмы, поскольку такие композиции со-

держат обычно канцерогенные полициклические ароматические углеводороды (ПАУ). Не менее драматично складывается ситуация при загрязнении нефтепродуктами морских вод. Покрывающие поверхность воды нефтяные пленки нарушают обмен газами, теплотой, влагой между гидросферой и атмосферой. В результате нарушаются условия существования планктона и других гидробионтов. В случаях аварий появление «нефтяных островов» вызывает катастрофическую по масштабам гибель водных птиц и многих других животных. Нефть обволакивает перья водоплавающих птиц, после чего они очень быстро погибают, а помочь в этом случае могут только люди. Углеводородные компоненты нефти и продуктов ее переработки токсичны для многих беспозвоночных и рыб, которые ими питаются.

Большую экологическую опасность представляет широкое применение ядохимикатов в сельском хозяйстве, при озеленительных работах в городах. Пестициды, рассчитанные на борьбу с насекомыми-вредителями сельскохозяйственных культур и сорняками, ядовиты и для многих других живых организмов, а также для человека. Поэтому при использовании пестицидов в широких масштабах нарушаются общая структура биоценоза и свойственные ему регуляторные механизмы. Все экологические процессы в биосфере взаимосвязаны и неразрывны. Нарушение одних процессов неминуемо влечет за собой сдвиги в системе сложившихся связей природных экосистем. Основные проблемы современной биосферы так или иначе связаны с техногенной деятельностью человека. Эволюция человека как биологического вида и человечества в целом привела к изменению естественного биогеохимического круговорота и перераспределению энергии на Земле. Все глобальные проблемы современности являются следствием наступившей кризисной ситуации: человечество как социальная система функционирует намного шире, чем как биологическая, нарушая сбалансированный в процессе эволюции биологический круговорот. Но в основе биосферных процессов и в этих новых условиях по-прежнему остаются биологические законы поддержания жизни как планетарного явления. Эта идея начинает проникать в сознание людей. Принцип биологического императива, основывающийся на понимании того, что выживание человека возможно лишь при сохранении жизни на Земле, приобретает все больше последователей. Возможно, что на базе познания фундаментальных экологических закономерностей, с использованием современных научных и технических

достижений, удастся сконструировать систему гармонического взаимодействия человечества и живой природы.

Контрольные вопросы

1. Что понимается под антропогенным воздействием на биосферу?
2. Какие загрязняющие вещества представляют наибольшую опасность для человека и природных биотических сообществ?
3. Охарактеризуйте принцип биологического императива.
4. Почему человек абсолютно зависим от жизнедеятельности и разнообразия других организмов?

Глава 7. БИОЛОГИЯ, ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНЖЕНЕРИЯ И БИОТЕХНОЛОГИЯ

Генную инженерию составляет совокупность различных экспериментальных приемов (методик), обеспечивающих конструкцию (реконструкцию) и клонирование молекул ДНК (генов) с заданными целями.

Методы генной инженерии используют в определенной последовательности, причем различают несколько стадий в выполнении типичного генно-инженерного эксперимента, направленного на клонирование какого-либо гена, а именно:

1. Выделение ДНК из клеток интересующего организма (исходного) и выделение ДНК-вектора.

2. Разрезание (рестрикция) ДНК исходного организма на фрагменты, содержащие интересующие гены, с помощью одного из ферментов-рестриктаз и выделение этих генов из образованной рестрикционной смеси. Одновременно разрезают (рестриктируют) векторную ДНК, превращая ее из кольцевой структуры в линейную (Рис.37.).

3. Смыкание интересующего сегмента ДНК (гена) с ДНК вектора с целью получения гибридных молекул ДНК.

4. Введение гибридных молекул ДНК путем трансформации в какой-либо другой организм, например, в *E. coli* или в соматические клетки.

5. Высев бактерий, в которые вводили гибридные молекулы ДНК, на питательные среды, позволяющие рост только клеток, содержащих гибридные молекулы ДНК.

6. Идентификация колоний, состоящих из бактерий, содержащих гибридные молекулы ДНК.

7. Выделение клонированной ДНК (клонированных генов) и ее характеристика, включая секвенирование азотистых оснований в клонированном фрагменте ДНК.

ДНК (исходная и векторная), ферменты, клетки, в которых клонируют ДНК – все это называют «инструментами» генной инженерии.

7.1. Выделение ДНК

Рассмотрим методику выделения ДНК на примере ДНК плазмид. ДНК из плазмидосодержащих бактериальных клеток выделяют с помощью традиционной техники, заключающейся в получении клеточных экстрактов в присутствии детергентов и последующем удалении из экстрактов белков фенольной экстракцией. Полная очистка плазмидной ДНК от белков, РНК и других соединений проводится в несколько стадий. После того как клетки разрушены, например, с помощью лизоцима (растворены их стенки), к экстракту добавляют детергент, чтобы растворить мембраны и инактивировать некоторые белки. Большинство хромосомной ДНК удаляют из получаемых препаратов обычным центрифугированием.

Часто для полной очистки используют хроматографию. Если требуется очень тщательная очистка, используют высокоскоростное центрифугирование в градиенте плотности CsCl с использованием этидия бромиды. Оставшаяся хромосомная ДНК будет фрагментирована в линейную, тогда как плазмидная ДНК останется ковалентно закрытой. Поскольку этидий бромид менее плотен, чем ДНК, то при ультрацентрифугировании в центрифужной пробирке будет «выкручиваться» два кольца – плазмидная ДНК и хромосомная ДНК. Плазмидную ДНК отбирают для дальнейшей работы, хромосомную ДНК выбрасывают.

7.1.1. Ферменты-рестриктазы и рестрикция ДНК

В ходе эволюции бактерии развили способность синтезировать так называемые рестрицирующие ферменты (эндонуклеазы), которые стали частью клеточной (бактериальной) системы рестрикции-модификации. У бактерий системы рестрикции-модификации являются внутриклеточной иммунной системой защиты от чужеродной ДНК. В отличие от высших организмов, у которых распознавание и разрушение вирусов, бактерий и других патогенов происходит внеклеточно, у бактерий защита от чужеродной ДНК (ДНК растений и животных, в организме которых они обитают) происходит внутриклеточно, т. е. тогда, когда чужеродная ДНК проникает в цитоплазму бактерий. С целью защиты бактерии в ходе эволюции развили также способность «метить» собственную ДНК метилирующими основаниями на определенных последовательностях. По этой причине чужеродная ДНК из-за отсутствия в ней метальных групп на тех же последовательностях плавится (разрезается) на фрагменты разными бакте-

риальными рестриктазами, а затем деградируется бактериальными экзонуклеазами до нуклеотидов. Можно сказать, что таким образом бактерии защищают себя от ДНК растений и животных, в организме которых они обитают временно (как патогены) или постоянно (как сапрофиты).

Рестриктазы впервые были выделены из *E. coli* в 1968 г. Оказалось, что они способны разрезать (плавить) молекулы ДНК на разных сайтах (местах) рестрикции. Эти ферменты получили название эндонуклеаз класса I. Затем у бактерий были обнаружены эндонуклеазы класса II, которые распознают в чужеродной ДНК сайты рестрикции специфически и на этих сайтах тоже осуществляют рестрикцию. Именно ферменты этого класса стали использовать в генной инженерии. Тогда же были открыты ферменты класса III, которые плавят ДНК рядом с сайтами распознавания, но эти ферменты не имеют значения в генной инженерии.

Действие системы рестрикции-модификации «рационализуется» так называемыми палиндромными (распознающими последовательностями) азотистых оснований, которые являются сайтами рестрикции ДНК. Палиндромные последовательности – это последовательности оснований, которые одинаково читаются вперед и назад, как, например, последовательность букв радар. Поскольку цепи ДНК обладают антипараллельным направлением, то считают, что последовательность является палиндромной, если она идентична, когда читается в направлении от 5'- к 3'-концу на верхней и 3'- к 5'-концу на нижней цепи, а именно:

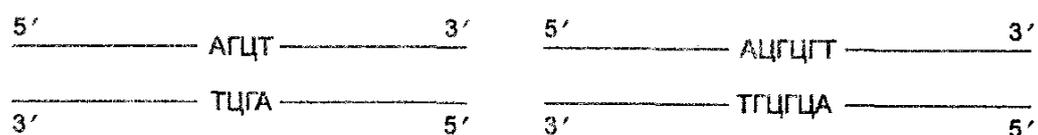


Рис. 36. Антипараллельность цепей ДНК

Палиндромы могут быть любых размеров, но большинство тех палиндромов, которые используют в качестве сайтов узнавания рестриктазами, состоят из 4, 5, 6 и реже 8 оснований.

Рестриктазы – это абсолютно необходимый инструмент в генной инженерии для вырезания интересующих фрагментов (генов) из больших молекул ДНК. Поскольку известно более 100 ферментов рестрикции, то это позволяет выбор рестриктаз и селективное вырезание фрагментов из исходной ДНК.

Замечательной особенностью рестриктаа является то, что они продуцируют разрезы молекул на несколько фрагментов (рестриктов) ДНК уступами, в результате чего в образующихся концах одна цепь длиннее другой, образуя своеобразный хвост. Такие концы (хвосты) получили название «липких» концов, т. к. они способны к самокомплементарности.

Рассмотрим результаты рестрикции на примере одной из наиболее известных рестриктаз Eco RI из системы рестрикция–модификация *E. coli*. Вместо того, чтобы плавить ДНК в центре палиндромной последовательности узнавания, этот фермент плавит ДНК за пределами центра и продуцирует 4 самокомплементарных («липких») конца, состоящих из разного количества нуклеотидов.

Эти «липкие» концы в генно-инженерных опытах полезны по той причине, что они могут быть воссоединены комплементарно при низких температурах, что позволяет эффективное смыкание ДНК-фрагментов.



Рис. 37. Рестрикция

Сайты распознавания и сайты плавления в случае других рестриктаз имеют другое содержание, а именно:

Вслед за рестрикцией ДНК из рестрикционной смеси выделяют рестрикционные ДНК-фрагменты (ДНК-рестрикты), которые необходимы затем для объединения с вектором. Для выделения ДНК-рестриктов прибегают к электрофорезу, поскольку с помощью этого метода рестриктированную ДНК очень легко фракционировать благодаря размерам фрагментов-рестриктов и благодаря константным отношениям электрический заряд-масса. Фрагменты в электрическом поле мигрируют в ходе электрофореза при частоте, зависящей от их

размеров (массы). Чем больше (длиннее) фрагмент, тем медленнее он мигрирует в электрическом поле. Материалом, в котором проводят электрофорез, являются незаряжающиеся агароза и полиакриламид. Для опознания фрагментов используют этидий бромид, который красит фрагменты, что ведет к их более легкому обнаружению.

Результативность электрофореза очень высока, поскольку с его помощью могут быть разделены фрагменты, размеры которых составляют от 2 до 50 000 оснований.

После электрофореза фрагменты из агарозы выделяют с помощью разных методов. На основании результатов сравнения размеров рестриктов одной и той же ДНК, полученных с помощью разных рестриктаз, строят рестрикционные карты, на которых показывают сайты рестрикции каждой из использованных рестриктаз (см. § 107). В практическом плане рестрикционные карты позволяют определять не только размеры рестриктов, но и выяснять расположение в молекулах ДНК локусов тех или иных генов.

Поскольку у высших организмов в ходе транскрипции синтезируется гетерогенная ДНК, корректируемая процессингом, то в генной инженерии обычно используют комплементарную ДНК (кДНК), которую получают при использовании в качестве матрицы мРНК, на которой обратная транскриптаза синтезирует одноцепочечную ДНК (кДНК), являющуюся копией мРНК. В последующем эти одноцепочечные ДНК превращают в двухцепочечные ДНК. Считают, что кДНК содержит непрерывные нуклеотидные последовательности (транскрибируемые и транслируемые). Именно кДНК используют для рестрикции.

Выделенные после электрофореза из агарозных гелей фрагменты ДНК (рестрикты) можно предварительно подвергнуть секвенированию, т. е. определить в них нуклеотидную последовательность. Для этого используют химический и ферментативный методы секвенирования.

Химический метод основан на получении меченных радиоактивным фосфором (^{32}P) фрагментов и удалении из этих фрагментов одного из оснований с последующим учетом результатов радиоавтографии гелей, содержащих эти фрагменты. Ферментативный метод основан на том, что в конец анализируемого фрагмента вводят нуклеотид, используемый затем в синтезе разных фрагментов *in vitro*, анализируемых на нуклеотидную последовательность электрофоретически. Для изучения специфических последовательностей нуклео-

тидов в молекуле ДНК используют также гибридизацию ДНК-ДНК, РНК-РНК, ДНК-РНК, Нозерн- и Саузерн-блоттинги.

7.1.2. Генетические векторы

Сегмент ДНК (ген), который предназначен для молекулярного клонирования, должен обладать способностью к репликации при переносе его в бактериальную клетку, т. е. быть репликоном. Однако он такой способностью не обладает. Поэтому, чтобы обеспечить перенос и обнаружение клонируемых генов в клетках, их объединяют с так называемыми генетическими векторами. Последние должны обладать, как минимум, двумя свойствами. Во-первых, векторы должны быть способны к репликации в клетках, причем в нескольких копиях. Во-вторых, они должны обеспечивать возможность селекции клеток, содержащих вектор, т. е. обладать маркером, на который можно вести контрселекцию клеток, содержащих вектор вместе с клонируемым геном (рекомбинантные молекулы ДНК). Таким требованиям отвечают плазмиды и фаги. Плазмиды являются хорошими векторами по той причине, что они являются репликонами и могут содержать гены резистентности к какому-либо антибиотику, что позволяет вести селекцию бактерий на устойчивость к этому антибиотику и, следовательно, легкое обнаружение рекомбинантных молекул ДНК.

Поскольку природные плазмидные векторы неизвестны, то все известные к настоящему времени плазмидные векторы были сконструированы искусственно. Исходным материалом для создания ряда генетических векторов послужили R-плазмиды, в которых с помощью рестриктаз удаляли излишние последовательности ДНК, в том числе те, на которых располагались множественные сайты рестрикции. Это удаление определялось тем, что плазмидный вектор должен обладать только одним сайтом узнавания для одной рестриктазы, причем этот сайт должен лежать в функционально несущественном районе плазмидного генома. Например, плазмидный вектор pBR 322, который содержит гены резистентности к ампициллину и тетрациклину, что делает его очень удобным для селекции бактерий, содержащих клонируемый сегмент ДНК, обладает одиночными сайтами рестрикции для более 20 ферментов-рестриктаз, включая такие известные рестриктазы, как Eco R I, Hind III, Pst I, Pva II и Sal I.

Фаговые векторы тоже обладают рядом преимуществ. Они могут включать в себя более крупные (более длинные) клонируемые фрагменты ДНК по сравнению с плазмидными векторами. Далее, пе-

ренос фагами клонируемого фрагмента в клетки в результате инфицирования ими последних является более эффективным, чем трансформация ДНК. Наконец, фаговые векторы позволяют более эффективный скрининг (распознавание) на поверхности агара колоний, содержащих клетки, несущие клонируемый ген. Многие фаговые векторы сконструированы на базе фага лямбда.

Кроме фаговых используют и другие вирусные векторы, сконструированные на базе вируса герпеса, а также векторы, сконструированные на базе дрожжевой ДНК.

Если клонирование генов проводят, используя клетки млекопитающих или растений, то требования к векторам те же, что и в случае клонирования в бактериальных клетках.

Непосредственное конструирование рекомбинантных молекул ДНК следует после того, как получены рестрикты исследуемой ДНК и векторной ДНК. Оно заключается в смыкании сегментов-рестриктвов исследуемой ДНК с рестриктом векторной ДНК, которая в результате рестрикции превращается из кольцевой в линейную ДНК.

Чтобы сомкнуть фрагменты исследуемой ДНК с ДНК-вектора, используют ДНК-лигазу. Лигирование будет успешным, если смыкаемые структуры обладают 3'-гидроксил и 5'-фосфатной группами и если эти группы расположены соответствующим образом одна относительно другой. Фрагменты объединяются через их «липкие» концы в результате самокомплементарности. При высоких концентрациях фрагментов последние время от времени становятся в правильное положение (напротив друг друга). Многие рестриктазы, такие как Eco R I, продуцируют «липкие» концы, состоящие из 4-х оснований. Процесс лигирования «липких» концов, состоящих из четырех оснований, происходит при пониженной температуре (до 12°C).

Если при рестрикции образуются фрагменты без «липких» концов, то их «насилованно» конвертируют в молекулы с «липкими» концами, используя фермент трансферазу. Этот фермент добавляет нуклеотиды к 3'-концу ДНК. На одном фрагменте может быть добавлен поли-А-хвост, на другом – поли-Т-хвост. Для генерации любых желаемых концов ДНК используют также так называемую полимеразную цепную реакцию (ПНР). Принцип ПЦР основан на денатурации выделенной из клеток ДНК и «отжиге» ее с добавлением к ренатурирующимся цепям ДНК-олигонуклеотидов, состоящих из 15–20 нуклеотидов каждый. Эти олигонуклеотиды должны быть комплементарны последовательностям в целях, разделенных расстояниями в

50-2000 нуклеотидов. Будучи «затравкой» для синтеза ДНК *in vitro*, они позволяют ДНК-полимеразе копировать те участки, которые находятся между «затравками». Это копирование дает большое количество копий изучаемого фрагмента ДНК.

7.1.3. Введение рекомбинантных молекул ДНК в клетки

После смыкания интересующего фрагмента ДНК (гена) с генетическим вектором с помощью ДНК-лигазы образованные рекомбинантные молекулы вводят в клетки с целью добиться их репликации (за счет генетического вектора) и увеличения количества копий. Наиболее популярным способом введения в клетки рекомбинантных молекул ДНК, в которых вектором служит плазида, является трансформация *E. coli*. С этой целью бактериальные клетки предварительно обрабатывают кальцием или рубидием (ионами) для того, чтобы они стали «компетентными» в восприятии рекомбинантной ДНК.

Чтобы повысить частоту проникновения ДНК в клетки, используют метод электропорации, заключающийся в кратком экспонировании клеток в интенсивном электрическом поле. Эта обработка создает полости в мембранах клеток, что способствует лучшему восприятию клетками ДНК. После введения рекомбинантных молекул ДНК в бактерии последние высевают на МПА, обогащенный антибиотиками для селекции желаемых клеток, т. е. клеток, содержащих рекомбинантные молекулы ДНК. Частота трансформации является невысокой. Обычно один трансформант возникает на 10^6 высеянных клеток. Если же вектор является фаговым, то прибегают к трансфекции клеток (бактерий или дрожжей) фагом. Что касается соматических клеток животных, то их трансфекцию осуществляют ДНК в присутствии химических веществ, облегчающих прохождение ДНК через плазматические мембраны. Возможны также прямые микроинъекции ДНК в овоциты лягушек, в культивируемые соматические клетки и в эмбрионы млекопитающих.

Важнейшим моментом, связанным с молекулярным клонированием, является поиск способа, позволяющего установить, действительно ли клонируемый фрагмент включился в вектор и вместе с вектором, образовав рекомбинантную молекулу ДНК, вошел в клетки. Если речь идет о бактериальных клетках, то один из способов основан на учете инсерционной инактивации плазмидного (векторного) гена резистентности. Например, в плазмидном векторе pBR322, детерминирующем резистентность к ампициллину и тетрациклину, един-

ственный сайт для рестриктазы Pst I находится в локусе, занимаемом геном резистентности к ампициллину. Pst I –плавление на этом сайте генерирует липкие концы, позволяющие лигирование клонируемого фрагмента с векторной ДНК. Однако при этом плазмидный (векторный) ген ампициллинрезистентности инактивируется, тогда как ген тетрациклинрезистентности на векторе остается интактным. Именно, ген тетрациклинрезистентности и используется для селекции клеток, трансформируемых рекомбинантными молекулами ДНК. Чтобы убедиться, что клетки выросших колоний на среде с тетрациклином действительно содержат рекомбинантные молекулы ДНК, их проверяют с помощью так называемого «спот-теста» на паре чашек с плотной средой, одна из которых содержит ампициллин, тогда как другая лишена этого антибиотика. Клонированные ДНК содержатся лишь в трансформантах, резистентных к тетрациклину. Что касается трансформантов, резистентных одновременно к ампициллину и тетрациклину (ArTc), то они содержат плазмидные (векторные) молекулы, которые спонтанно приобрели кольцевую форму без включения в них чужеродной (клонированной) ДНК. Другой способ обнаружения инсерции чужеродных (клонированных) фрагментов в плазмидный вектор основан на использовании вектора, содержащего ген (3-галактозидазы. Инсерция чужеродной ДНК в этот ген неизбежно инактивирует синтез р-галактозидазы, что может быть обнаружено посевом трансформированных клеток на среду, которая содержит субстраты р-галактозидазы. Эта среда позволяет селекцию окрашенных колоний клеток.

Как уже отмечено, рестрикционные линейные фрагменты векторной ДНК способны к восстановлению кольцевой структуры без включения в них клонируемых сегментов. Чтобы уменьшить частоту спонтанного образования таких кольцевых молекул векторной ДНК, рестрикты векторной ДНК обрабатывают фосфатазой. В результате этого образование кольцевых молекул ДНК становится невозможным, поскольку будут отсутствовать концы 5'-PO[^], необходимые для действия лигазы.

Совокупность клоний-трансформантов, выросших на селективной среде, представляет собой совокупность клеток, содержащих клоны разных фрагментов (генов) клонируемой геномной или кДНК. Коллекции этих клонов формируют так называемые библиотеки ДНК, широко используемые в генно-инженерных работах.

Заключительной стадией клонирования генов является выделение и исследование клонированной ДНК, включая секвенирование.

Перспективные штаммы бактерий или соматических клеток, содержащих рекомбинантные молекулы ДНК, которые контролируют синтез интересующих белков, имеющих коммерческую ценность, передают в промышленность.

Контрольные вопросы

1. В чем заключается прогрессивность генетической инженерии по сравнению с другими методами, используемыми в биологии?
2. Перечислите основные «инструменты» генной инженерии.
3. Что представляют собой ферменты-рестриктазы, каковы их свойства и какова их роль в генной инженерии?
4. Все ли рестриктазы образуют «липкие» концы исследуемой ДНК и зависит ли структура «липких» концов от вида рестриктазы?
5. Дайте определение генетическим векторам. Существуют ли природные векторы?
6. Как получают генетические векторы в лабораторных условиях? Какие биологические объекты являются исходным материалом для получения векторов?
7. Какова предельная длина последовательностей азотистых оснований ДНК, которые еще могут включиться в генетический вектор? Различаются ли векторы по «мощности»?
8. Охарактеризуйте свойства ДНК-лигазы и определите ее роль в генной инженерии.
9. Как смыкают клонируемый сегмент ДНК (ген) с генетическим вектором?
10. Какова частота введения рекомбинантных молекул ДНК в бактериальные клетки?
11. На каком принципе основана селекция бактериальных клеток, содержащих рекомбинантные молекулы ДНК? Приведите один из примеров такой селекции.

7.2. Клеточная инженерия у человека и животных

Предпосылкой к развитию клеточной инженерии у человека и животных явилась разработка методов культивирования их соматических клеток на искусственных питательных средах, а также получение гибридов соматических клеток, включая межвидовые гибриды. В свою очередь, успехи в культивировании соматических клеток оказа-

ли влияние на изучение половых клеток и оплодотворение у человека и животных. Начиная с 60-х гг., в нескольких лабораториях мира были выполнены многочисленные эксперименты по пересадке ядер соматических клеток в яйцеклетки, искусственно лишённые ядер. Результаты этих экспериментов часто были противоречивы, но в целом они привели к открытию способности клеточных ядер обеспечивать нормальное развитие яйцеклеток.

На основе результатов изучения развития оплодотворённых яйцеклеток в 60-е гг. были начаты также исследования по выяснению возможности оплодотворения яйцеклеток вне организма матери. Очень быстро эти исследования привели к открытию возможности оплодотворения яйцеклеток сперматозоидами в пробирке и дальнейшего развития образованных таким путем зародышей при имплантации их в матку женщины. Дальнейшее совершенствование разработанных в этой области методов привело к тому, что рождение «пробирочных» детей стало реальностью. Уже к 1981 г. в мире было рождено 12 детей, жизнь которым была дана в лаборатории, в пробирке. В настоящее время этот раздел клеточной инженерии получил большое распространение, а количество «пробирочных» детей составляет уже десятки тысяч. В нашей стране работы по получению «пробирочных» детей были начаты в 1986 г. В 1993 году была разработана методика получения монозиготных близнецов человека *in vitro*, путем деления эмбрионов на бластомеры и доращивания последних до 32 клеток, после чего они могли быть имплантированы в матку женщины.

Под влиянием результатов, связанных с получением «пробирочных» детей, у животных тоже была разработана технология, получившая название трансплантации эмбрионов. Она связана с разработкой способа индукции полиовуляции, способов искусственного оплодотворения яйцеклеток и имплантации зародышей в организм животных – приемных матерей. Суть этой технологии сводится к следующему. Высокопродуктивной корове вводят гормоны, в результате чего наступает полиовуляция, заключающаяся в созревании сразу 10–20 клеток. Затем яйцеклетки искусственно оплодотворяются мужскими половыми клетками в яйцеводе. На 7-8-й день зародышей вымывают из матки и трансплантируют в матки другим коровам (приемным матерям), которые затем дают жизнь телятам-близнецам. Телята наследуют генетический статус своих подлинных родителей.

Другой областью клеточной инженерии у животных является получение трансгенных животных. Наиболее простой способ получения таких животных заключается во введении в яйцеклетки исходных животных линейных молекул ДНК. Животные, развившиеся из оплодотворенных таким образом яйцеклеток, будут содержать в одной из своих хромосом копию введенного гена. Больше того, они и будут передавать этот ген по наследству. Более сложный способ получения трансгенных животных разработан на мышах, различающихся по окраске шерстного покрова, и сводится к следующему. Вначале из организма беременной серой мыши извлекают четырехдневных зародышей и измельчают их на отдельные клетки. Затем из эмбриональных клеток извлекают ядра, переносят их в яйцеклетки черных мышей, предварительно лишенные ядер. Яйцеклетки черных мышей, содержащие чужие ядра, помещают в пробирки с питательным раствором для дальнейшего развития. Развившиеся из яйцеклетки черных мышей зародыши имплантируют в матки белых мышей. В выполненных по этой методике экспериментах от пяти белых мышей («приемных матерей») было получено 36 мышей, среди которых трое были серыми. Таким образом, в этих экспериментах удалось получить клон мышей с серой окраской шерстного покрова, т. е. клонировать эмбриональные клетки с заданными свойствами. Трансгенные животные получены также при использовании исходного материала, принадлежащего разным видам, в частности, известен способ передачи гена, контролирующего гормон роста, от крыс в яйцеклетки мышей, а также способ комбинирования бластомеров овцы с бластомерами козы, что привело к получению гибридных животных (ковец). Эти эксперименты указывают на возможность преодоления видовой несовместимости на самых ранних этапах развития. Особенно заманчивые перспективы открываются (если видовая несовместимость будет преодолена полностью) на пути оплодотворения яйцеклеток одного вида ядрами соматических клеток другого вида. Речь идет о реальной перспективе получения хозяйственно-ценных гибридов животных, которых невозможно получить путем скрещиваний.

Следует отметить, что ядерно-трансплантационные работы еще не очень эффективны. Эксперименты, выполненные на земноводных и млекопитающих, в целом показали, что их результативность является небольшой, причем она зависит от несовместимости между донорскими ядрами и реципиентными овоцитами. Кроме того, препятствием на пути к успехам являются также образующиеся хромосомные

абберрации в трансплантированных ядрах в ходе дальнейшего развития, которые сопровождаются гибелью трансгенных животных.

На стыке работ по изучению гибридизации клеток и иммунологических исследований возникла проблематика, связанная с получением и изучением так называемых моноклональных антител. Как отмечено выше, антитела, продуцируемые организмом в ответ на введение антигена (бактерии, вирусы, эритроциты и т. д.), представляют собой белки, называемые иммуноглобулинами и составляющие фундаментальную часть защитной системы организма против возбудителей болезней. Но любое чужеродное тело, вводимое в организм, представляет собой смесь разных антигенов, которые будут возбуждать продукцию разных антител. Например, эритроциты человека обладают антигенами не только для групп крови А (II) и В (III), но и многими другими антигенами, включая резус-фактор. Далее, белки клеточной стенки бактерий или капсида вирусов также могут действовать в качестве разных антигенов, вызывающих образование разных антител. В то же время лимфоидные клетки иммунной системы организма обычно представлены клонами. Значит, даже только по этой причине в сыворотке крови иммунизированных животных антитела всегда представляют собой смесь, состоящую из антител, продуцируемых клетками разных клонов. Между тем для практических потребностей необходимы антитела только одного типа, т.е. необходимы так называемые моноспецифические сыворотки, содержащие антитела только одного типа, или, как их называют, моноклональные антитела.

В поисках методов получения моноклональных антител швейцарскими исследователями в 1975 г. был открыт способ получения гибридов между лимфоцитами мышей, иммунизированных тем или иным антигеном, и культивируемыми опухолевыми клетками костного мозга. Такие гибриды получили название «гибридомы». От «лимфоцитарной» части, представленной лимфоцитом одного клона, одиночная гибридома наследует способность вызывать образование необходимых антител, причем одного типа, а благодаря «опухолевой (миеломной)» части она становится способной, как и все опухолевые клетки, бесконечно долго размножаться на искусственных питательных средах, давая многочисленную популяцию гибридом. Линии мышинных клеток, синтезирующих моноклональные антитела, выделяют путем слияния миеломных клеток с лимфоцитами из селезенки мыши, иммунизированной за пять дней до этого желаемым антигеном. Слияние клеток достигают смешиванием их в присутствии поли-

этиленгликоля, который индуцирует слияние клеточных мембран, а затем в высевае их на питательную среду, позволяющую рост и размножение только гибридных клеток (гибридом). Размножение гибридомы разводят в жидкой среде, где они растут далее и секретируют антитела в культуральную жидкость, причем только одного типа, к тому же в неограниченных количествах. Эти антитела получили название моноклональных.

Чтобы повысить частоту образования антител, прибегают к клонированию гибридом, т. е. к селекции отдельных колоний гибридом, способных вызывать образование наибольшего количества антител желаемого типа. Моноклональные антитела нашли широкое применение в медицине для диагностики и лечения ряда болезней. В то же время важнейшее преимущество моноклональной технологии заключается в том, что с ее помощью могут быть получены антитела против материалов, которые невозможно очистить. Напротив, можно получить моноклональные антитела против клеточных (плазматических) мембран нейронов животных. Для этого мышей иммунизируют выделенными мембранами нейронов, после чего их селезеночные лимфоциты объединяют с миеломными клетками, а дальше поступают, как описано выше.

Клеточная инженерия у растений

Клеточная инженерия у растений заключается в получении растений из одной клетки, а также в генетических манипуляциях с изолированными клетками, направленными на преобразование их генотипов.

Метод получения растений из одной клетки основан на способности тканей растений ряда видов к неорганическому росту на специальных искусственных средах, содержащих питательные вещества и регуляторы роста. При культивировании тканей растений на таких средах многие клетки оказываются способными к неограниченному размножению, образуя слои (массу) недифференцированных клеток, получивших название каллуса. Если затем каллус разделить на отдельные клетки и продолжить культивирование изолированных клеток на питательных средах, то из отдельных (одиночных) клеток могут развиваться настоящие растения. Способность одиночных соматических клеток растений развиваться в настоящее (целое) растение, называют *тотипотентностью*. Возможно, тотипотентность присуща клеткам всех листостебельных растений. Но пока она обнаружена у

растений ограниченного круга. В частности, эта способность обнаружена у клеток картофеля, моркови, табака и ряда других видов сельскохозяйственных культур. Этот метод клеточной инженерии растений уже вошел в широкую практику. Однако растения, развившиеся из одной клетки, характеризуются генетической нестабильностью, что связано с мутациями их хромосом. Поскольку генетическая нестабильность дает разнообразные формы растений, они очень полезны в качестве исходного материала для селекции.

Однако растения можно получить и из так называемых протопластов растительных клеток, под которыми понимают клетки, у которых искусственно с помощью гидролитических ферментов (пектиназы и целлюлазы) удалена клеточная стенка. Обычно протопласты получают из клеток листьев, корней, лепестков, прорастающей пыльцы, плодов и других структур растений. Способность протопластов давать начало растениям выявлена у очень большого количества видов.

Получение растений из одной клетки или протопласта часто называют клональным микроразмножением. Главнейшее преимущество этого метода заключается в том, что он позволяет резко сократить сроки размножения многих видов растений, а также очень быстро воспроизвести одно и то же растение в сотнях тысяч экземпляров, что имеет исключительно важное значение в селекционной работе и в получении посадочного материала, незараженного возбудителями болезней.

Генетические манипуляции, связанные с растительными клетками, направлены на преобразование генотипов клеток растений, что достигают либо путем соматической гибридизации (получения гибридных клеток) либо путем переноса в клетки генетического материала, происходящего от других организмов. Во всех случаях исходным материалом являются протопласты клеток.

Соматическую гибридизацию осуществляют в несколько этапов, а именно:

1. Получение и слияние протопластов, происходящих от клеток растений разных видов.
2. Культивирование гибридных протопластов, используя селективные питательные среды.
3. Регенерация растений из соматических гибридов (гибридов протопластов) через образование последними каллуса.

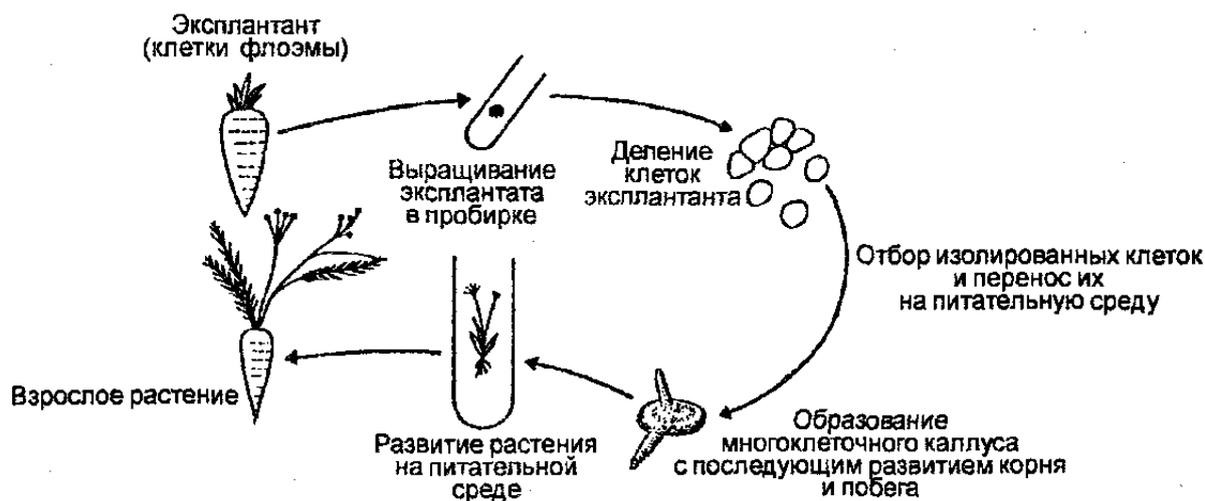


Рис.38. Развитие растения моркови из отдельной клетки

Как видно, соматическая гибридизация осуществляется по схеме растения – протопласты – каллус – растения. Ее практическая ценность заключается в том, что соматические гибриды используют в селекционной работе.

Перенос генетического материала от одних клеток к другим осуществляют путем трансформации протопластов чужеродной ДНК либо введением в протопласты чужеродной ДНК с помощью плазмид. Из образующегося затем каллуса выращивают растения, содержащие интересующий ген. Растения, полученные таким путем, называют трансгенными растениями.

Контрольные вопросы

1. Что понимают под клеточной инженерией и каково ее отличие от геной инженерии?
2. Каковы биологические основы выращивания растений из одной клетки?
3. Назовите методы клеточной инженерии в применении к растениям. Какова хозяйственная ценность растений, получаемых этими методами?
4. Назовите методы клеточной инженерии в применении к животным. Какова хозяйственная ценность животных, получаемых этими методами?
5. Дайте определение понятиям «трансгенные растения» и «трансгенные животные». Сохраняют ли трансгенные организмы

свою видовую принадлежность или их можно считать организмами новых видов?

6. Применима ли клеточная инженерия к человеку?

7.3. Направления генетической инженерии

Генетическая инженерия не только повысила эффективность старых отраслей биотехнологии, но и открыла новые направления в различных областях этой практической деятельности человека. Рассмотрим некоторые из этих направлений, начав с такого важнейшего направления для жизни людей, как производство пищи, тем более что именно в связи с острой необходимостью решения продовольственной проблемы в мире идет бурное развитие биологической технологии.

Производство пищи. Рост народонаселения мира обостряет проблему обеспечения людей пищей. Как показывают расчеты, чтобы обеспечить хотя бы минимальные пищевые потребности населения мира, в ближайшие 20–25 лет необходимо удвоить количество продовольствия, резко увеличить производство пищевого белка, доведя его количество хотя бы до 40-50 млн тонн в год к началу XXI в. Например, по данным Всемирного продовольственного форума ООН, состоявшегося в ноябре 1996 г., производство только риса необходимо увеличить к 2030 г. на 70%.

Из биологических наук прямое отношение к производству пищи имели и имеют микробиология и биохимия, которые непосредственно вовлечены в разработку биотехнологических процессов, основанных на использовании биосинтезирующей способности микроорганизмов.

Уже давно в промышленных условиях осуществляется микробиологический синтез лимонной, щавелевой, итаконовой, глюконовой и других органических кислот, которые используются в пищевой промышленности.

Как известно, белки растительного происхождения содержат отдельные аминокислоты в очень малых количествах. Это создает значительный дефицит качества кормов, потребляемых сельскохозяйственными животными и птицами. Поэтому еще в начале 60-х гг. в ряде стран был введен промышленный микробиологический синтез аминокислот, включая незаменимые. Сейчас микробиологическим путем получают лизин, аланин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты, метионин, триптофан, лейцин и другие аминокислоты, которые широко используют для обогащения кормов.

Значительный удельный вес в микробиологической промышленности занимает производство ферментов. Промышленным путем производят амилалитические, протеолитические, пектиназы и другие ферменты, которые широко используют в пищевой промышленности с целью улучшения вкуса и аромата пищевых продуктов (изготовление сыров, различных кисломолочных продуктов), а также для ферментации соевых бобов и другого сырья.

Определенное значение имеет дешевое производство богатого незаменимыми аминокислотами кормового «одноклеточного» белка (кормовых дрожжей). Подсчитано, что тонны дрожжей, добавленной в корм кур, достаточно для получения дополнительно почти 35 тыс. яиц и 1,5 т куриного мяса. В больших количествах получают также биомассу хлореллы, пасты из которой идут в корм животных, птицы, шелковичного червя. Хлорелла используется также в качестве удобрения.

Микробиологическая промышленность производит в больших количествах различные витамины, которые добавляют в пищевые продукты, а в сочетании с белками добавляют и в корма (белково-витаминный комплекс) для повышения продуктивности животных. Наконец, отметим микробиологическое производство кормовых антибиотиков, используемых для добавки в корм скоту, а также гибберелинов и энтомопатогенных препаратов, применяемых в растениеводстве для регуляции роста растений и для защиты их от вредителей.

Сейчас все большее значение приобретают поиски культур микроорганизмов, которые позволили бы придать определенный (желаемый) вкус пищевым продуктам. По грубым подсчетам в мире имеется крупных домашних животных столько же, сколько и людей, т. е. на одного человека приходится одно крупное домашнее животное, а также одна домашняя птица (куры, гуси и др.), что снижает белковые ресурсы биосферы. Поэтому возникла идея получения пищи из микроорганизмов, минуя животноводство и растениеводство. Специалисты считают вполне возможным получение различных продуктов из микроорганизмов, из которых при сочетании с традиционными видами пищи можно приготовить блюда, сбалансированные по количеству и аминокислотному составу белка и по другим соединениям.

Однако традиционных мер недостаточно в повышении количества и качества пищи. Именно по этой причине производство пищи стало важнейшим направлением генетической инженерии. Задачей этого направления является повышение на принципиально новой ос-

нове урожайности сельскохозяйственных растений и, в первую очередь, злаковых культур, как источника хлеба, а также повышение продуктивности сельскохозяйственных животных как источника мяса и мясопродуктов.

В течение длительного периода, начиная с доисторических времен, селекционеры отбирали и размножали растения со свойствами, имеющими агрономический интерес. Этот путь известен в качестве классической селекции. Однако и древние и современные селекционеры были всегда ограничены в своих успехах, ибо это ограничение определялось ограничениями используемых методов отбора.

Генетическая инженерия распространила свои претензии на создание условий для управления такими процессами, как фиксация азота атмосферы, фотосинтез, цветение растений, водный режим, минеральное питание, транспорт веществ и др., которые, как предполагают, имеют важное значение в формировании агрономически ценных признаков растений.

Говоря о фиксации азота, отметим, что ежегодно во всех странах для повышения урожайности полей в почву вносят около 6 млрд тонн удобрений. Высокоурожайные сорта пшеницы, риса и других культур, внедрение которых в практику в ряде стран вызвало в свое время так называемую «зеленую революцию», нуждаются в огромных количествах азотных удобрений. Однако их производство очень обременено для экономики. Недостатком их является и то, что они усваиваются растениями лишь на 40-50%. Значительная часть их смывается в водоемы дождями и вешними водами, что загрязняет питьевую воду и создает условия для развития в водоемах водорослей, поглощающих кислород. Между тем, атмосфера состоит на 70% из азота. Но, как известно, главный источник зерна, злаковые, не способны усваивать азот атмосферы. Поэтому возникла идея переноса генов фиксации азота от клубеньковых бактерий, являющихся симбионтами бобовых и способных фиксировать азот атмосферы, к почвенным микроорганизмам, способным обитать в ризосфере злаковых. Результаты уже выполненных генно-инженерных опытов показывают перспективность этой задачи и реальность ее решения в производственном масштабе.

Увеличение продуктивности растений посредством интенсификации фотосинтеза – это одна из старых идей сельскохозяйственной биологии. Однако на пути ее реализации даже генно-инженерным путем имеется много трудностей. Одна из них заключается в том, что

мы ничего не знаем о механизмах, которые ограничивают фотосинтез. Именно это пока препятствует использованию генетических манипуляций применительно к фотосинтезу.

Важной задачей генной инженерии являются поиски путей обеспечения растений генами, контролирующими сроки цветения. Такие гены должны контролировать цветение растений лишь в определенное время года, что позволит уменьшить зависимость земледелия от климатических и метеорологических факторов. Этот вопрос решают введением генов от быстрозацветающих растений в клетки растений, зацветающих в более поздние сроки. Например, установлено, что введение генов, контролирующих цветение растений *Arabidopsis*, в клетки осины сопровождалось развитием трансгенных осин, зацветающих в 7-месячном возрасте. Осины обычно зацветают лишь в 8-летнем возрасте. Известно, что некоторые растения содержат гены резистентности (R-гены), которые обеспечивают их устойчивость к вирусам, бактериям или грибам, являющимся возбудителями болезней растений. Эти гены кодируют в растениях рецепторные белки. Связываясь с продуктами генов, обеспечивающими патогенность микроорганизмов, R-контролируемые рецепторные белки включают в действие факторы защиты растений. Однако естественной защиты недостаточно во всех случаях для предупреждения болезней культивируемых растений. Поэтому не меньший интерес представляют также генно-инженерные разработки с целью создания растений с повышенной устойчивостью к заболеваниям. Как известно, ресурсы пахотных земель в мире давно исчерпаны, а сейчас даже уменьшаются в связи с деятельностью человека. Между тем одну треть земной поверхности составляют пустыни, полупустыни и сухие саванны. Оскудение ресурсов и рост народонаселения заставляет искать новые сорта и виды сельскохозяйственных растений, которые можно было бы культивировать в пустыне, орошаемой морской водой (неопресненной). Поэтому уже давно ведутся работы, направленные на создание растений – галофитов, способных использовать морскую воду, или растений с меньшей потребностью в воде, когда их культивирование не связано с орошением.

На генетическую инженерию возлагают надежды в плане разработки способов обеспечения растений генами, которые контролируют их устойчивость к заморозкам, засухе и другим неблагоприятным факторам в сельском хозяйстве разных географических зон.

Одно из направлений генетической инженерии в области производства пищи связано с разработкой методов введения генов от животных в геном растений. Как предполагают, это позволит добиться качественного изменения хлеба, сходство его с продуктами животного происхождения. То, что уже удалось ввести гены интерферона в табачные и другие растения, делают это направление перспективным.

Как отмечено выше, генетические манипуляции с изолированными клетками растений (клональное микроразмножение растений) позволяют резко сократить сроки размножения многих видов растений, а также воспроизвести одно и то же растение в сотнях тысяч экземпляров, причем незараженных возбудителями болезней, что исключительно важно для сельскохозяйственной практики. Получение сельскохозяйственных растений из одной клетки и дальнейшее клонирование их обещает выведение сортов растений, устойчивых к вирусам, бактериям и грибам, способным вызывать болезни.

Известно, что в сельскохозяйственной практике давно и с успехом используют для повышения урожайности гибридизацию растений и, в частности, отдаленную гибридизацию, под которой понимают скрещивание растений, принадлежащих к разным видам и родам. В разработку теории отдаленной гибридизации и в получение практических результатов в этой области существенный вклад внесли русские ученые Н. И. Вавилов, Г. Д. Карпеченко, А. И. Державин, Н. В. Цицин и другие. Однако отдаленная гибридизация растений связана с затратой многих лет работы, ценность генетической инженерии здесь заключается в том, что она открыла перспективы для значительного сокращения сроков получения отдаленных гибридов, а также почти неограниченного использования видового и родового разнообразия растений в качестве исходных форм. Получение отдаленных гибридов стало возможным на основе слияния протопластов отдельных растительных клеток либо на основе трансформации клеток с помощью чужеродной ДНК или с помощью плазмид.

По существу, речь идет о чрезвычайно быстром преодолении генетической несовместимости растений, т. е. о перспективах гибридизации растений отдельных видов или родов с помощью современных методов. Реализация этих перспектив уже привела к некоторым результатам, в частности, к получению новых форм в виде так называемых соккура (soy + кукуруза), сотаба (soy + табак) и табапета (табак + петунья). Осуществлены также эксперименты по получению картомидора (картофель + помидор). Растения, развившиеся из от-

дельных гибридных клеток, еще не имеют той хозяйственной ценности, которой от них ожидают. Поэтому предстоит еще многое сделать для доработки как самих методов получения отдаленных гибридов, так и сохранения хозяйственно-полезных признаков этих гибридов. Но то, что в ряде стран уже культивируют на значительных площадях генно-инженерные сорта кукурузы, сои и томатов, порождает надежду, что в ближайшие годы в сельскохозяйственное производство войдут принципиально новые методы получения растений с заданными свойствами, включая такие растения, которые не существовали в природе раньше.

Поиски новых способов повышения продуктивности животноводства на основе методов генетической инженерии проходят в трех направлениях, а именно: «конструирование» животных с заданными свойствами путем пересадки генов, клонирование животных путем клонирования клеток после деления эмбрионов и трансплантации эмбрионов.

Возможность «конструирования» животных с заданными свойствами путем пересадки генов показана в экспериментах, в которых удалось пересадить крысиный ген гормона роста в оплодотворенные яйцеклетки мышей, которые затем были имплантированы в матки мышей – приемных матерей. Некоторые из появившихся на свет мышат продуцировали чужой гормон роста в очень больших количествах и по этой причине значительно переросли своих собратьев, став мышами-гигантами. Исследования в этом направлении углубляются с каждым годом, принося новые результаты. С помощью пересадки генов предполагают вывести коров, вес которых будет в несколько раз большим по сравнению с весом коров существующих пород, а удои будут достигать до 20 000 кг молока в год.

Большие возможности таит в себе метод клонирования животных, который уже применяют в случае крупного и мелкого рогатого скота. Обычно измельчают эмбрионы, состоящие из 60–80 клеток, которые имплантируют в организм приемных матерей. Следовательно, в принципе можно получать из одного эмбриона несколько десятков животных.

Трансплантации эмбрионов – это, вероятно, наиболее развитое направление в рассматриваемой области, успехи которого связаны, как уже отмечено выше, с разработкой способов индукции полиовуляции, искусственного оплодотворения клеток и имплантации эмбри-

онов в организм животных. С помощью этого метода уже произведены сотни тысяч телят.

Новые методы обладают чрезвычайно важными преимуществами, обеспечивающими несомненный прогресс в этой области. Они позволяют прежде всего ускорить разведение животных с высокими хозяйственными качествами. Кроме того, они позволят сохранить ценный генофонд, т. к. «вымытые» эмбрионы можно консервировать замораживанием и хранить неопределенно долгий срок. Этот способ удешевляет транспортировку животных, ибо рентабельнее транспортировать замороженные эмбрионы в пробирке, нежели самих животных.

Производство источников энергии и новых материалов. Это направление генетической инженерии связано с решением другой глобальной проблемы, которая касается производства энергии и материалов. В связи с неизбежным истощением мировых запасов природных энергоносителей исключительное значение приобрело создание индустрии, связанной с использованием растительного сырья для получения моторного топлива. В обозримом будущем, вероятно, будут найдены заменители нефтепродуктов. Предполагается, что бензин будет полностью заменен этиловым спиртом. Поэтому идут поиски микроорганизмов, пригодных для создания более эффективной технологии получения дешевого этилового спирта из растительного сырья на основе ферментации. Заметим, что дешевый этиловый спирт необходим также для производства растворителей, красок, смазочных и клеящих материалов, детергентов, смол для синтетических волокон, лекарственных веществ и т. д.

Известны попытки создать технологию получения этилового спирта из бумажной макулатуры с помощью генно-инженерных штаммов микроскопических грибов.

Генетическая инженерия вовлечена в разработку способов получения искусственной сырой нефти, а также способов получения «биогаза» из сырья различного происхождения.

С генетической инженерией связывают прогресс в области создания технологии новых материалов. Уже найдены микроорганизмы, которые размножаются в аэрируемой среде, представляющей собой смесь метилового спирта, аммония и других неорганических соединений.

Некоторые из утилизирующих метиловый спирт микроорганизмов способны синтезировать полимер, напоминающий синтетический

полиэфир, но отличающийся от него хрупкостью. Сейчас проводятся исследования с целью «уподобить» структуру этого полимера структуре полиэфира и использовать затем этот полимер для изготовления из него тканей с особыми свойствами. Речь идет о реальной перспективе разработки научных и технологических основ текстильной промышленности нового типа, в которой производителями тканей станут микроорганизмы, сконструированные генно-инженерными методами.

В настоящее время ищут методы ферментативного синтеза окиси пропилена, необходимого в производстве пластических масс. Это направление имеет ряд преимуществ по сравнению с химическим синтезом. Уже найдены микроорганизмы, синтезирующие ферменты для этих целей.

Генетическая инженерия и медицина. Генная инженерия оказалась очень перспективной для медицины, прежде всего, в создании новых технологий получения физиологически активных белков, используемых в качестве лекарств (инсулин, соматостатин, интерфероны, соматотропин и другие). Инсулин используют для лечения больных диабетом, который стоит на третьем месте (после болезней сердца и рака) по частоте вызываемых смертельных случаев. Мировая потребность инсулина составляет несколько десятков килограммов. Традиционно его получают из панкреатических желез свиней и коров, но гормоны этих животных слегка отличаются от инсулина человека. Инсулин свиней различается по одной аминокислоте, а коровий – по трем. Считают, что инсулин животных часто вызывает побочные эффекты. Хотя химический синтез инсулина осуществлен давно, но до сих пор промышленное производство гормона оставалось очень дорогим. Сейчас получают дешевый инсулин с помощью генно-инженерного метода путем химико-ферментативного синтеза гена инсулина с последующим введением этого гена в кишечную палочку, которая затем синтезирует гормон. Такой инсулин более «биологичен», т. к. химически идентичен инсулину, вырабатываемому клетками поджелудочной железы человека.

Интерфероны – белки, синтезируемые клетками главным образом в ответ на заражение организма вирусами. Интерфероны характеризуются видовой специфичностью. Например, у человека установлены три группы интерферонов, продуцируемых различными клетками под контролем соответствующих генов. Интерес к интерферонам определяется тем, что их широко используют в клинической практике для лечения многих болезней человека, особенно вирусных.

Имея крупные размеры, молекулы интерферона малодоступны для синтеза. Поэтому большинство интерферонов сейчас получают из крови человека, но выход их при таком способе получения небольшой. Между тем потребности в интерфероне исключительно велики. Это поставило задачу изыскать эффективный метод производства интерферона в промышленных количествах. Генетическая инженерия лежит в основе современного производства «бактериального» интерферона.

Усилилось влияние генетической инженерии на технологию лекарственных веществ, которые уже давно создаются по биологической технологии. Еще в 40-50-е годы была создана биологическая промышленность для производства антибиотиков, которые составляют наиболее эффективную часть лекарственного арсенала современной медицины. Однако в последние годы отмечается значительный рост лекарственной устойчивости бактерий, особенно к антибиотикам. Причина заключается в широком распространении в микробном мире плазмид, детерминирующих лекарственную устойчивость бактерий, именно поэтому многие знаменитые ранее антибиотики утратили свою былую эффективность. Единственный пока путь преодоления резистентности бактерий к антибиотикам – это поиски новых антибиотиков. По оценкам специалистов в мире ежегодно создают около 300 новых антибиотиков. Однако большинство из них либо неэффективно, либо токсично. В практику же каждый год вводится лишь несколько антибиотиков, что заставляет не только сохранять, но и увеличивать мощности антибиотической промышленности на основе генно-инженерных разработок.

Для лечения паразитарных и многих неинфекционных болезней в течение длительного времени используют лекарственные вещества, полученные в процессе химического синтеза, однако некоторые из них вредны для организма. Поэтому наметилась тенденция расширить производство микробных метаболитов (других, кроме антибиотиков), перспективных в качестве лекарственных веществ. Еще в начале XX в. В. Л. Омелянский разработал теоретические основы учения о трансформирующей активности микроорганизмов. Вызывая окисление, восстановление, гидратацию, дегидратацию, полимеризацию и другие реакции, микроорганизмы многих видов способны изменять субстрат, на который они воздействуют, трансформировать химические соединения. В настоящее время на трансформирующей способности микроорганизмов основан ряд производств, выпускающих из

стероидного сырья растительного происхождения вещества с фармакологическими свойствами. Например, с помощью микроскопических грибов трансформируют стероидные соединения в кортизон и гидрокортизон. Актиномицеты и бактерии используются для производства преднизолона, диакабола и т. д., имеющих большое значение в медицине.

Основные задачи генной инженерии в тех технологиях лекарственных веществ, в которых продуцентами лекарств являются микроорганизмы, определяются необходимостью генно-инженерной реконструкции последних с целью повышения их активности. В то же время началась реализация идеи создания лекарств в виде малых молекул, что способствует их большей эффективности.

Иммунная биотехнология связана с производством, прежде всего вакцин нового поколения для профилактики инфекционных болезней человека и животных.

Первыми коммерческими продуктами, созданными с помощью генетической инженерии, стали вакцины против гепатита людей, ящура животных и некоторые другие. Исключительно важное направление в этой области связано с производством моноклональных антител, реагентов, необходимых для диагностики возбудителей болезни, а также для очистки гормонов, витаминов, белков различной природы (ферментов, токсинов и других).

Значительный практический интерес представляет метод получения искусственного гемоглобина путем введения гемоглобиновых генов в растения табака, где под контролем этих генов продуцируются α - и β -цепи гемоглобина, которые объединяются в гемоглобин. Синтезируемый в клетках табачных растений гемоглобин полностью функционален (связывает кислород). Клеточная инженерия в применении к человеку связана не только с решением фундаментальных проблем биологии человека, но и с преодолением прежде всего женского бесплодия. Поскольку частота положительных случаев имплантации в матку женщин эмбрионов, полученных *in vitro*, является небольшой, то получение монозиготных близнецов-эмбрионов *in vitro* также имеет значение, поскольку увеличиваются возможности повторных имплантаций за счет «запасных» эмбрионов.

В использовании генетической инженерии применительно к проблемам медицины особое значение приобрела задача разработки генно-инженерных методов радикального лечения наследственных болезней, которые, к сожалению, еще не поддаются лечению суще-

ствующими методами. Содержание этой задачи заключается в разработке способов исправления (нормализации) мутаций, результатом которых являются наследственные болезни, и в обеспечении передачи «исправлений» по наследству. Считают, что успешной разработке генно-инженерных методов лечения наследственных болезней будут способствовать данные о геноме человека, получаемые в результате выполнения международной научной программы «Геном человека».

Экологические проблемы генетической инженерии. Подняв на новый уровень биотехнологию, генетическая инженерия нашла также применение в разработке способов определения и устранения загрязнений окружающей среды. В частности, сконструированы штаммы бактерий, которые являются своеобразными индикаторами мутагенной активности химических загрязнителей. С другой стороны, генно-инженерным способом сконструированы штаммы бактерий, которые содержат плазмиды, под контролем которых происходит синтез ферментов, способных разрушать многие химические соединения-загрязнители среды обитания. В частности, некоторые плазмидосодержащие бактерии способны разлагать до безвредных соединений нефть и нефтепродукты, оказавшиеся в среде в результате различных аварий или других неблагоприятных причин.

Однако генетическая инженерия – это превращение генетического материала, которое в природе отсутствует. Следовательно, продукты генной инженерии – это абсолютно новые продукты, не существующие в природе. Поэтому она сама по себе из-за неизвестности ее продуктов таит опасность как для природы и среды обитания, так и для персонала, работающего в лабораториях, где используют методы генетической инженерии или работают со структурами, созданными в ходе генно-инженерных работ.

Поскольку возможности клонирования генов безграничны, то еще в самом начале этих исследований среди ученых возникли вопросы о природе создаваемых организмов. Одновременно были высказаны предположения о ряде нежелательных последствий этой методологии, причем эти предположения нашли поддержку и среди широкой общественности. В частности, появились вопросы о свойствах бактерий, получивших в генно-инженерных экспериментах гены животных. Например, сохраняют ли бактерии *E. coli* свою видовую принадлежность из-за содержания введенных в них генов животного происхождения (например, гена инсулина) или их следует считать новым видом? Далее, насколько долговечны такие бактерии, в каких экологических нишах они могут существовать? Но самое главное стало за-

ключаться в появлении опасений, что в ходе производства и манипуляций с рекомбинантными молекулами ДНК могут быть созданы генетические структуры со свойствами, непредвиденными и опасными для здоровья человека, для исторически сложившегося экологического равновесия. Тогда же начались и призывы к мораторию на генетическую инженерию. Эти призывы вызвали международный резонанс и повели к международной конференции, которая состоялась в 1975 г. в США и на которой широко обсуждались возможные последствия исследований в этой области. Затем в странах, в которых стала развиваться генетическая инженерия, были выработаны правила работы с рекомбинантными молекулами ДНК. Эти правила направлены на исключение попадания в среду обитания продуктов деятельности генно-инженерных лабораторий.

Другой аспект нежелательных последствий генно-инженерных работ связан с опасностью для здоровья персонала, работающего в лабораториях, где используют методы генетической инженерии, поскольку в таких лабораториях используют фенол, этидий бромид, УФ-излучение, которые являются вредными для здоровья факторами. Кроме того, в этих лабораториях существует возможность заражения бактериями, содержащими рекомбинантные молекулы ДНК, контролируемые нежелательные свойства, например, лекарственную резистентность бактерий. Эти и другие моменты определяют необходимость повышения уровня техники безопасности в генно-инженерных работах.

Контрольные вопросы

1. Каковы научные и социальные предпосылки формирования разных направлений в использовании генетической инженерии?
2. Что вы можете сказать о результативности генетической инженерии в растениеводстве?
3. Можно ли с помощью методов генетической инженерии повысить продуктивность животноводства? Если да, то каким образом?
4. Действительно ли реальны надежды на генную инженерию в создании новых источников энергии и новых материалов?
- б. Что Вы знаете о роли генетической инженерии в создании лекарств и иммунопрепаратов? Приведите примеры успехов в этой области.
- б. Каковы возможности генетической инженерии в охране среды обитания?

ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАДАНИЯ

Деление клеток. Синтез белка

1. Сколько нуклеотидов во фрагменте матричной цепи ДНК кодируют 55 аминокислот во фрагменте полипептида? В ответе запишите только соответствующее число.

2. Сколько нуклеотидов в участке гена кодируют фрагмент белка из 25 аминокислотных остатков? В ответ запишите только соответствующее число.

3. Определите число молекул ДНК в анафазе второго деления мейоза при образовании гамет у зелёной лягушки, если число хромосом в диплоидной клетке равно 26. В ответ запишите только число.

4. В ядрах клеток слизистой оболочки кишечника позвоночного животного 20 хромосом. Какое число хромосом будет иметь ядро зиготы этого животного? В ответ запишите только соответствующее число.

5. У плодовой мухи дрозофилы в соматических клетках содержится 8 хромосом, а в половых клетках? В ответ запишите только соответствующее число.

6. Определите число хромосом в конце телофазы митоза в клетках эндосперма семени лука (в клетках эндосперма триплоидный набор хромосом), если клетки корешков лука содержат 16 хромосом. В ответ запишите только соответствующее число хромосом.

7. Число хромосом в лейкоцитах – клетках крови человека равно... В ответ запишите только соответствующее число хромосом.

8. Сколько аминокислот кодирует 900 нуклеотидов? В ответ запишите только соответствующее число.

9. В молекуле ДНК количество нуклеотидов с гуанином составляет 20% от общего числа. Сколько нуклеотидов в % с тиминем в этой молекуле. В ответ запишите только соответствующее число.

10. Какой процент нуклеотидов с цитозином содержит ДНК, если доля её адениновых нуклеотидов составляет 10% от общего числа. В ответ запишите только соответствующее число.

11. Сколько нуклеотидов в гене кодируют последовательность 60 аминокислот в молекуле белка. В ответ запишите только соответствующее число.

12. Белок состоит из 100 аминокислот. Определите число нуклеотидов в молекуле ДНК, кодирующих данный белок. В ответ запишите только соответствующее число.

13. Какое число нуклеотидов в гене кодирует первичную структуру белка, состоящего из 300 аминокислот. В ответ запишите только соответствующее число.

14. В молекуле ДНК количество нуклеотидов с гуанином составляет 10% от общего числа. Сколько нуклеотидов в % с аденином в этой молекуле? В ответ запишите только соответствующее число.

15. В молекуле ДНК количество нуклеотидов с цитозином составляет 30% от общего числа. Какой процент нуклеотидов с аденином в этой молекуле? В ответ запишите только соответствующее число.

16. В молекуле ДНК количество нуклеотидов с цитозином составляет 15% от общего числа. Какой процент нуклеотидов с аденином в этой молекуле? В ответ запишите только соответствующее число.

17. Белок состоит из 180 аминокислотных остатков. Сколько нуклеотидов в гене, в котором закодирована последовательность аминокислот в этом белке. В ответ запишите только соответствующее число.

18. Белок состоит из 240 аминокислотных остатков. Сколько нуклеотидов в гене, в котором закодирована первичная структура этого белка? В ответ запишите только соответствующее число.

19. В молекуле ДНК 100 нуклеотидов с тиминем, что составляет 10% от общего количества. Сколько нуклеотидов с гуанином? В ответ запишите только соответствующее количеству нуклеотидов число.

20. Какое число аминокислот в белке, если его кодирующий ген состоит из 600 нуклеотидов? В ответ запишите только соответствующее число.

21. В двух цепях молекулы ДНК насчитывается 3000 нуклеотидов. Информация о структуре белка кодируется на одной из цепей. Подсчитайте сколько закодировано аминокислот на одной цепи ДНК. В ответ запишите только соответствующее количеству аминокислот число.

22. Какой антикодон транспортной РНК соответствует триплету ТГА в молекуле ДНК?

23. Антикодону ААУ на транспортной РНК соответствует триплет на ДНК

24. Какой триплет в молекуле информационной РНК соответствует кодовому триплету ААТ в молекуле ДНК?

25. Какой триплет в тРНК комплементарен кодону ГЦУ на иРНК?

26. Какой триплет на ДНК соответствует кодону УГЦ на и-РНК?

27. Сколько клеток образуется в результате митоза одной клетки? В ответ запишите только соответствующее число.

28. В ядре соматической клетки тела человека в норме содержится 46 хромосом. Сколько хромосом содержится в оплодотворённой яйцеклетке? В ответ запишите только соответствующее число.

29. Гамета пшеницы содержит 14 хромосом. Каково число хромосом в клетке её стебля? В ответ запишите только соответствующее число.

30. Сколько хромосом содержится в ядре клетки кожи, если в ядре оплодотворённой яйцеклетки человека содержится 46 хромосом? В ответ запишите только соответствующее число.

31. Ядро соматической клетки лягушки содержит 26 хромосом. Сколько молекул ДНК содержит сперматозоид лягушки? В ответ запишите только соответствующее число.

32. Сколько полноценных гамет образуется в овогенезе у человека из одной исходной клетки? В ответ запишите только соответствующее число.

1. Известно, что все виды РНК синтезируются на ДНК-матрице. Фрагмент молекулы ДНК, на которой синтезируется участок центральной петли тРНК, имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь смысловая, нижняя транскрибируемая).

5'-ЦГААГГТГАЦААТГТ-3'

3'-ГЦТТЦАЦТГТТАЦА-5'

Установите нуклеотидную последовательность участка тРНК, который синтезируется на данном фрагменте, обозначьте 5' и 3' концы этого фрагмента и определите аминокислоту, которую будет переносить эта тРНК в процессе биосинтеза белка, если третий триплет с 5' конца соответствует антикодону тРНК. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода.

2. Фрагмент начала гена имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – ТААТГАЦЦГЦАТАТАТЦЦАТ – 3'

3' – АТТАЦТГГЦГТАТАТАГГТА – 5'

Ген содержит информативную и неинформативную части для трансляции. Информативная часть гена начинается с триплета, коди-

рующего аминокислоту Мет. С какого нуклеотида начинается информативная часть гена? Определите последовательность аминокислот во фрагменте полипептидной цепи. Ответ поясните. Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода.

3. Фрагмент начала гена имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – АЦАТГГГАТЦЦАТАТАТЦГЦГ – 3'

3' – ТГТАЦЦЦТАГГАТАТАГАЦЦЦ – 5'

Ген содержит информативную и неинформативную части для трансляции. Информативная часть гена начинается с триплета, кодирующего аминокислоту Мет. С какого нуклеотида начинается информативная часть гена? Определите последовательность аминокислот во фрагменте полипептидной цепи. Ответ поясните. Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода.

4. Фрагмент начала гена имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – ЦТАТГААТАЦТГАТЦТТАГТ – 3'

3' – ГАТАЦТТАТГАЦТАГААТЦА – 5'

Ген содержит информативную и неинформативную части для трансляции. Информативная часть гена начинается с триплета, кодирующего аминокислоту Мет. С какого нуклеотида начинается информативная часть гена? Определите последовательность аминокислот во фрагменте полипептидной цепи. Ответ поясните. Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода.

5. Исходный фрагмент молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – ГЦГГЦЦАТГАТЦТГ – 3'

3' – ЦГЦЦЦГАТАЦТАГАЦ – 5'

В результате замены одного нуклеотида в ДНК четвёртая аминокислота во фрагменте полипептида заменилась на аминокислоту Вал. Определите аминокислоту, которая кодировалась до мутации. Какие изменения произошли в ДНК, иРНК в результате замены одного нуклеотида? Благодаря какому свойству генетического кода одна и та же аминокислота у разных организмов кодируется одним и тем же триплетом? Ответ поясните. Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода.

6. Фрагмент начала гена имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – ГЦАТГГГЦТЦТГГАТЦТАГГ – 3'

3' – ЦГТАЦЦЦГАГАЦЦТАГАТЦЦ – 5'

Ген содержит информативную и неинформативную части для трансляции. Информативная часть гена начинается с триплета, кодирующего аминокислоту Мет. С какого нуклеотида начинается информативная часть гена? Определите последовательность аминокислот во фрагменте полипептидной цепи. Ответ поясните. Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода.

7. Молекулы тРНК, несущие соответствующие антикодоны, входят в рибосому в следующем порядке: ГУА, УАЦ, УГЦ, ГЦА. Определите последовательность нуклеотидов смысловой и транскрибируемой цепей ДНК, иРНК и аминокислот в молекуле синтезируемого фрагмента белка. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода. При выполнении задания учитывайте, что антикодоны тРНК антипараллельны кодомам иРНК.

8. Фрагмент молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – ГТЦАЦАГЦГАТЦААТ – 3'

3' – ЦАГТГТЦГЦТАГТТА – 5'

Определите последовательность аминокислот во фрагменте полипептидной цепи и обоснуйте свой ответ. Какие изменения могли произойти в результате генной мутации во фрагменте молекулы ДНК, если вторая аминокислота в полипептиде заменилась на аминокислоту Про? Какое свойство генетического кода определяет возможность существования разных фрагментов мутированной молекулы ДНК? Ответ обоснуйте. Для решения задания используйте таблицу генетического кода.

9. Некоторые вирусы в качестве генетического материала несут РНК. Такие вирусы, заразив клетку, встраивают ДНК-копию своего генома в геном хозяйской клетки. В клетку проникла вирусная РНК следующей последовательности:

5' – АУГГЦУУУУГЦА – 3'.

Определите, какова будет последовательность вирусного белка, если матрицей для синтеза иРНК служит цепь, комплементарная вирусной РНК. Напишите последовательность двуцепочечного фраг-

мента ДНК, укажите 5' и 3' концы цепей. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода.

10. Фрагмент молекулы ДНК имеет последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – ТАТТЦЦТАЦГГАААА – 3'

3' – АТААГГАТГЦЦТТТТ – 5'

Определите последовательность аминокислот во фрагменте полипептидной цепи и обоснуйте свой ответ. Какие изменения могли произойти в результате генной мутации во фрагменте молекулы ДНК, если третья аминокислота в полипептиде заменилась на аминокислоту Цис? Какое свойство генетического кода определяет возможность существования разных фрагментов мутированной молекулы ДНК? Ответ обоснуйте. Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода.

11. Некоторые вирусы в качестве генетического материала несут РНК. Такие вирусы, заразив клетку, встраивают ДНК-копию своего генома в геном хозяйской клетки. В клетку проникла вирусная РНК следующей последовательности:

5' – ГЦГГААААГЦГЦ – 3'.

Определите, какова будет последовательность вирусного белка, если матрицей для синтеза иРНК служит цепь, комплементарная вирусной РНК. Напишите последовательность двуцепочечного фрагмента ДНК, укажите 5' и 3' концы цепей. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода.

12. Фрагмент молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – ГЦГГЦТАТГАТЦТГ – 3'

3' – ЦГЦЦГАТАЦТАГАЦ – 5'

В результате замены одного нуклеотида в ДНК третья аминокислота во фрагменте полипептида заменилась на аминокислоту Гис. Определите аминокислоту, которая кодировалась до мутации. Какие изменения произошли в ДНК, иРНК в результате замены одного нуклеотида? Благодаря какому свойству генетического кода одна и та же аминокислота у разных организмов кодируется одним и тем же триплетом? Ответ поясните. Для выполнения задания используйте таблицу генетического кода.

13. Некоторые вирусы в качестве генетического материала несут РНК. Такие вирусы, заразив клетку, встраивают ДНК-копию

своего генома в геном хозяйской клетки. В клетку проникла вирусная РНК следующей последовательности:

5' – ГУГАГГАЦЦУЦГ – 3'.

Определите, какова будет последовательность вирусного белка, если матрицей для синтеза иРНК служит цепь, комплементарная вирусной РНК. Напишите последовательность двуцепочечного фрагмента ДНК, укажите 5' и 3' концы цепей. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода.

14. Известно, что все виды РНК синтезируются на ДНК-матрице. Фрагмент молекулы ДНК, на которой синтезируется участок центральной петли тРНК, имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – ТГЦЦТТГЦАЦЦАГЦТ – 3'

3' – АЦГЦГАЦГТТГТЦГА – 5'

Установите нуклеотидную последовательность участка тРНК, который синтезируется на данном фрагменте, обозначьте 5' и 3' концы этого фрагмента и определите аминокислоту, которую будет переносить эта тРНК в процессе биосинтеза белка, если третий триплет с 5' конца соответствует антикодону тРНК. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода.

15. Молекулы тРНК, несущие соответствующие антикодоны, входят в рибосому в следующем порядке: ЦГЦ, ЦЦУ, АЦГ, АГА, АГЦ. Определите последовательность нуклеотидов смысловой и транскрибируемой цепей ДНК, иРНК и аминокислот в молекуле синтезируемого фрагмента белка. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода. При выполнении задания учитывайте, что антикодоны тРНК антипараллельны кодомам иРНК.

16. Известно, что все виды РНК синтезируются на ДНК-матрице. Фрагмент молекулы ДНК, на которой синтезируется участок центральной петли тРНК, имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя – транскрибируемая):

5' – ТГЦЦАТТТЦГАТАГ – 3'

3' – АЦГГТААААГЦТАТЦ – 5'

Установите нуклеотидную последовательность участка тРНК, который синтезируется на данном фрагменте, обозначьте 5' и 3' концы этого фрагмента и определите аминокислоту, которую будет переносить эта тРНК в процессе биосинтеза белка, если третий триплет с 5' конца соответствует антикодону тРНК. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода.

17. Антикодоны тРНК поступают к рибосомам в следующей последовательности нуклеотидов УЦГ, ЦГА, ААУ, ЦЦЦ. Определите последовательность нуклеотидов на иРНК, последовательность нуклеотидов смысловой и транскрибируемой цепей ДНК и последовательность аминокислот во фрагменте молекулы синтезируемого белка, используя таблицу генетического кода.

Ответ поясните. При выполнении задания учитывайте, что антикодоны тРНК антипараллельны кодонам иРНК.

18. Молекулы тРНК, несущие соответствующие антикодоны, входят в рибосому в следующем порядке: ГАА, ГЦА, ААА, АЦЦ. Определите последовательность нуклеотидов смысловой и транскрибируемой цепей ДНК, иРНК и аминокислот в молекуле синтезируемого фрагмента белка. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода. При выполнении задания учитывайте, что антикодоны тРНК антипараллельны кодонам иРНК.

19. Известно, что все виды РНК синтезируются на ДНК-матрице. Фрагмент молекулы ДНК, на котором синтезируется участок тРНК, имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь смысловая, нижняя транскрибируемая).

5'-ТАТЦГАТТЦГЦЦТГА-3'

3'-АТАГЦТААГЦГГАЦТ-5'

Установите нуклеотидную последовательность участка тРНК который синтезируется на данном фрагменте, обозначьте 5' и 3' концы этого фрагмента. Какой кодон иРНК будет соответствовать антикодону этой тРНК, если она переносит к месту синтеза белка аминокислоту ГЛЮ. Ответ поясните. Для решения задания используйте таблицу генетического кода:

20. Фрагмент молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов (верхняя цепь – смысловая, нижняя транскрибируемая):

5' – ГЦГГГЦТАТГАТЦТГ – 3'

3' – ЦГЦЦЦГАТАЦТАГАЦ – 5'

В результате мутации – замены одного нуклеотида в ДНК третья аминокислота во фрагменте полипептида заменилась на аминокислоту Гис. Определите аминокислоту, которая кодировалась до мутации. Какие изменения произошли в ДНК, иРНК в результате замены одного нуклеотида? Благодаря какому свойству генетического кода одна и та же аминокислота у разных организмов кодируется одним и тем же триплетом? Ответ поясните.

21. Общая масса всех молекул ДНК в 46 хромосомах одной соматической клетки человека составляет 6×10^{-9} мг. Определите, чему равна масса всех молекул ДНК в сперматозоиде и в соматической клетке перед началом деления и после его окончания. Ответ поясните.

22. Какое деление мейоза сходно с митозом? Объясните, в чем оно выражается. К какому набору хромосом в клетке приводит мейоз.

23. Объясните, в чем заключается сходство и различие мутационной и комбинативной изменчивости.

24. Какой хромосомный набор характерен для клеток зародыша и эндосперма семени, листьев цветкового растения. Объясните результат в каждом случае.

25. Хромосомный набор соматических клеток пшеницы равен 28. Определите хромосомный набор и число молекул ДНК в одной из клеток семязачатка перед началом мейоза, в анафазе мейоза I и в анафазе мейоза II. Объясните, какие процессы происходят в эти периоды и как они влияют на изменение числа ДНК и хромосом.

26. Какой хромосомный набор характерен для ядер клеток эпидермиса листа и восьмиядерного зародышевого мешка семязачатка цветкового растения? Объясните, из каких исходных клеток и в результате какого деления образуются эти клетки.

27. Синдром Дауна у человека проявляется при трисомии по 21 паре хромосом. Объясните причины появления такого хромосомного набора у человека.

28. Укажите число хромосом и количество молекул ДНК в профазе первого и второго мейотического деления клетки. Какое событие происходит с хромосомами в профазе первого деления?

29. Для соматической клетки животного характерен диплоидный набор хромосом. Определите хромосомный набор (n) и число молекул ДНК (c) в клетке в профазе мейоза I и метафазе мейоза II. Объясните результаты в каждом случае.

30. Какой хромосомный набор характерен для гамет и спор растения мха кукушкина льна? Объясните, из каких клеток и в результате какого деления они образуются.

31. Соматические клетки дрозофилы содержат 8 хромосом. Как изменится число хромосом и молекул ДНК в ядре при гаметогенезе перед началом деления и в конце телофазы мейоза I? Объясните результаты в каждом случае.

32. Для соматической клетки животного характерен диплоидный набор хромосом. Определите хромосомный набор (n) и число молекул

ДНК(с) в клетке в конце телофазы мейоза I и анафазе мейоза II. Объясните результаты в каждом случае.

33. Каковы особенности мейоза, которые обеспечивают разнообразие гамет? Укажите не менее трёх особенностей.

34. Для соматической клетки животного характерен диплоидный набор хромосом. Определите хромосомный набор (n) и число молекул ДНК (с) в клетке перед мейозом I и профазе мейоза II. Объясните результаты в каждом случае.

35. Какой хромосомный набор характерен для гаметофита и гаметы мха сфагнума? Объясните из каких исходных клеток и в результате какого деления образуются эти клетки?

36. Укажите число хромосом и количество молекул ДНК в профазе первого и второго мейотического деления клетки. Какое событие происходит с хромосомами в профазе первого деления?

37. У крупного рогатого скота в соматических клетках 60 хромосом. Определите число хромосом и молекул ДНК в клетках яичников при овогенезе в интерфазе перед началом деления и после деления мейоза I. Объясните полученные результаты на каждом этапе.

38. В соматических клетках дрозофилы содержится 8 хромосом. Какое число хромосом и молекул ДНК содержится в ядре при гаметогенезе перед началом мейоза I и мейоза II? Объясните, как образуется такое число хромосом и молекул ДНК.

Основы генетики

1. У мышей гены окраски шерсти и длины хвоста не сцеплены. Длинный хвост (В) развивается только у гомозигот, короткий хвост развивается у гетерозигот. Рецессивные гены, определяющие длину хвоста, в гомозиготном состоянии вызывают гибель эмбрионов.

При скрещивании самок мышей с чёрной шерстью, коротким хвостом и самца с белой шерстью, длинным хвостом получено 50% особей с чёрной шерстью и длинным хвостом, 50% - с чёрной шерстью и коротким хвостом. Во втором случае скрестили полученную самку с чёрной шерстью, коротким хвостом и самца с белой шерстью, коротким хвостом. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, генотипы и фенотипы потомства в двух скрещиваниях, соотношение фенотипов во втором скрещивании. Объясните причину полученного фенотипического расщепления во втором скрещивании.

2. Скрестили гомозиготного петуха, имеющего гребень (А) и оперенные ноги (В) с гетерозиготной курицей, имеющей гребень и голые ноги (гены не сцеплены). Самца и самку первого поколения, имевших разные генотипы, скрестили между собой. Определите генотипы родителей, генотипы и фенотипы гибридов первого и второго поколений.

3. Кареглазая правша вышла замуж за голубоглазого левшу. У них родился голубоглазый левша. Определите генотип матери (карие глаза и праворукость доминируют).

4. Черная окраска шерсти (А) доминирует над белой (а), а мохнатая шерсть (В) над гладкой (в). Какого расщепления по фенотипу следует ожидать от скрещивания двух гетерозиготных по двум признакам кроликов?

5. При скрещивании двух сортов томата с красными шаровидными и желтыми грушевидными плодами в первом поколении все плоды шаровидные, красные. Определите генотипы родителей, гибридов первого поколения, соотношение фенотипов второго поколения.

6. При скрещивании томата с пурпурным стеблем (А) и красными плодами (В) и томата с зеленым стеблем и красными плодами получили 722 растения с пурпурным стеблем и красными плодами и 231 растение с пурпурным стеблем и желтыми плодами. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, потомства в первом поколении и соотношение генотипов и фенотипов у потомства.

7. У человека темный цвет волос (А) доминирует над светлым цветом (а), карий цвет глаз (В) – над голубым (b). Запишите генотипы родителей, возможные фенотипы и генотипы детей, родившихся от брака светловолосого голубоглазого мужчины и гетерозиготной кареглазой светловолосой женщины.

8. Черный хохлатый петух скрещен с такой же курицей. От них получены 20 цыплят: 10 черных хохлатых, 5 бурых хохлатых, 3 черных без хохла и 2 бурых без хохла. Определите генотипы родителей, потомков и закономерность наследования признаков. Гены двух признаков не сцеплены, доминантные признаки – черное оперение (А), хохлатость (В).

9. У свиней черная окраска щетины (А) доминирует над рыжей (а), длинная щетина (В) – над короткой (b). Запишите генотипы родителей, фенотипы и генотипы потомства, полученного при скрещива-

нии черного с длинной щетиной дигетерозиготного животного с гомозиготным черным с короткой щетиной

10. При скрещивании растений душистого горошка с усиками на побегах и яркими цветками и растений без усиков на побегах с бледными цветками все гибриды F_1 получились с усиками и яркими цветками. В анализирующем скрещивании гибридов F_1 получили растения: 323 с усиками и яркими цветками, 311 без усиков и с бледными цветками, 99 с усиками и бледными цветками, 101 без усиков и с яркими цветками. Составьте схемы скрещиваний. Определите генотипы родителей и потомства в двух скрещиваниях. Объясните формирование четырёх фенотипических групп в потомстве.

11. Одна из форм анемии (заболевание крови) наследуется, как аутосомный доминантный признак. У гомозигот это заболевание приводит к смерти, у гетерозигот проявляется в легкой форме. Женщина с нормальным зрением, но легкой формой анемии родила от здорового по крови мужчины дальтоника, сына, страдающего легкой формой анемии и дальтонизмом. Определите генотипы родителей и вероятность рождения следующего сына без аномалий, указав его генотип?

Ответ запишите в виде числа, показывающего искомую вероятность в процентах. Знак % не используйте.

12. Голубоглазый мужчина, оба родителя которого кареглазые, женился на кареглазой женщине, мать которой голубоглазая, а отец – кареглазый. От брака родился голубоглазый сын. Составить родословную и указать генотипы всех родственников.

13. Известно, что при дигибридном скрещивании во втором поколении происходит независимое наследование двух пар признаков. Объясните это явление поведением хромосом в мейозе при образовании гамет и при оплодотворении.

14. При скрещивании растения гороха с гладкими семенами и усиками с растением с морщинистыми семенами без усиков все поколение было единообразно и имело гладкие семена и усики. При скрещивании другой пары растений с такими же фенотипами (гороха с гладкими семенами и усиками и гороха с морщинистыми семенами без усиков) в потомстве получили половину растений с гладкими семенами и усиками и половину растений с морщинистыми семенами без усиков. Составьте схему каждого скрещивания. Определите генотипы родителей и потомства. Объясните полученные результаты. Как определяются доминантные признаки в данном случае?

15. Гладкая форма семян кукурузы доминирует над морщинистой, фиолетовый цвет семян – над жёлтым. При скрещивании растения с гладкими фиолетовыми семенами и растения с морщинистыми жёлтыми семенами получили 4749 потомков с гладкими фиолетовыми семенами, 4698 – с морщинистыми жёлтыми семенами, 301 – с гладкими жёлтыми семенами и 316 – с морщинистыми фиолетовыми. Составьте схему скрещивания. Какой тип наследования наблюдался в данном случае?

16. При скрещивании растения кукурузы с гладкими окрашенными семенами с растением, имеющим морщинистые неокрашенные семена (гены сцеплены), потомство оказалось с гладкими окрашенными семенами. При дальнейшем анализирующем скрещивании гибрида из F1 получены растения с семенами: 7115 с гладкими окрашенными, 7327 с морщинистыми неокрашенными, 218 с морщинистыми окрашенными, 289 с гладкими неокрашенными. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, потомства F1, F2. Какой закон наследственности проявляется в F2? Объясните, на чём основан Ваш ответ.

17. У супругов Анны и Павла, имеющих нормальное зрение, родились два сына и две дочери. У первой дочери зрение нормальное, но она родила 3 сыновей, 2 из которых дальтоники. У второй дочери и её пяти сыновей зрение нормальное. Первый сын Анны и Павла – дальтоник. Две его дочери и два сына видят нормально. Каковы генотипы всех указанных родственников? Доминантный признак нормальное зрение.

18. У человека нос с горбинкой (А) – доминантный признак, а прямой нос – рецессивный. Полные губы (В) – доминантный признак, а тонкие губы – признак рецессивный. Гены обоих признаков находятся в разных хромосомах. Мужчина, имеющий нос с горбинкой и тонкие губы, мать которого имела прямой нос и полные губы, женился на женщине с прямым носом и тонкими губами. Определите генотипы родителей и возможные генотипы, и фенотипы потомков. С какой вероятностью в этой семье могут родиться дети с полными губами? В соответствии с каким законом происходит наследование данных признаков?

19. Потомство морских свинок, полученное от скрещивания гомозиготных по обоим признакам родителей: коричневых (А) с волнистой шерстью (В) самок и белых (а) с гладкой шерстью (в) самцов,

скрестили между собой. Во втором поколении образовались четыре фенотипические группы животных.

Составьте схему решения задачи. Определите генотипы и фенотипы первого и второго поколений, их соотношение. Объясните причины появления четырёх групп животных.

20. При скрещивании растений кукурузы с гладкими окрашенными зёрнами с растением, дающим морщинистые неокрашенные зёрна, в первом поколении все растения давали гладкие окрашенные зёрна. При анализирующем скрещивании гибридов из F_1 в потомстве было четыре фенотипические группы: 1200 гладких окрашенных, 1215 морщинистых неокрашенных, 309 гладких неокрашенных, 315 морщинистых окрашенных. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомства в двух скрещиваниях. Объясните формирование четырёх фенотипических групп во втором скрещивании.

21. При скрещивании растения флокса с белой окраской цветков и воронковидным венчиком с растением, имеющим кремовые цветки и плоские венчики, получено 78 потомков, среди которых 38 образуют белые цветки с плоскими венчиками, а 40 – кремовые цветки с плоскими венчиками. При скрещивании флоксов с белыми цветками и воронковидными венчиками с растением, имеющим кремовые цветки и плоские венчики, получены флоксы двух фенотипических групп: белые с воронковидными венчиками и белые с плоскими венчиками. Составьте схемы двух скрещиваний. Определите генотипы родителей и потомства в двух скрещиваниях. Какой закон наследственности проявляется в данном случае?

22. От скрещивания двух сортов земляники, один из которых имеет усы и красные ягоды, а второй не имеет усов и образует белые ягоды, в первом поколении все растения имели усы и розовые ягоды. От скрещивания растений без усов с розовыми ягодами с растениями без усов с красными ягодами получены две фенотипические группы растений: без усов розовые и без усов красные. Составьте схемы двух скрещиваний. Определите генотипы родителей и потомства, характер наследования окраски ягод у земляники, закон наследственности, который проявляется в данном случае.

23. У канареек наличие хохолка – доминантный аутосомный признак (А); сцепленный с полом ген X^B определяет зелёную окраску оперения, а X^b – коричневую. У птиц гомогаметный пол мужской, а гетерогаметный женский. Скрестили самку без хохолка с коричневым

оперением с хохлатым самцом с зелёным оперением. В потомстве оказались птенцы хохлатые зелёные, хохлатые коричневые, без хохолка зелёные и без хохолка коричневые. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомства, соответствующие их фенотипам, возможный пол потомства. Какие законы наследственности проявляются в данном случае?

24. У человека ген нормального слуха (В) доминирует над геном глухоты и находится в аутосоме; ген цветовой слепоты (дальтонизма – d) рецессивный и сцеплен с X-хромосомой. В семье, где мать страдала глухотой, но имела нормальное цветовое зрение, а отец – с нормальным слухом (гомозиготен), дальтоник, родилась девочка-дальтоник с нормальным слухом. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, дочери, возможные генотипы детей и вероятность в будущем рождения в этой семье детей-дальтоников с нормальным слухом и глухих.

25. У человека глаукома наследуется как аутосомно-рецессивный признак (а), а синдром Марфана, сопровождающийся аномалией в развитии соединительной ткани, – как аутосомно-доминантный признак (В). Гены находятся в разных парах аутосом. Один из супругов страдает глаукомой и не имел в роду предков с синдромом Марфана, а второй дигетерозиготен по данным признакам. Определите генотипы родителей, возможные генотипы и фенотипы детей, вероятность рождения здорового ребёнка. Составьте схему решения задачи. Какой закон наследственности проявляется в данном случае?

26. Скрестили низкорослые (карликовые) растения томата с ребристыми плодами и растения нормальной высоты с гладкими плодами. В потомстве были получены две фенотипические группы растений: низкорослые с гладкими плодами и нормальной высоты с гладкими плодами. При скрещивании растений томата низкорослых с ребристыми плодами с растениями, имеющими нормальную высоту стебля и ребристые плоды, всё потомство имело нормальную высоту стебля и ребристые плоды. Составьте схемы скрещиваний. Определите генотипы родителей и потомства растений томата в двух скрещиваниях. Какой закон наследственности проявляется в данном случае?

27. Существует два вида наследственной слепоты, каждый из которых определяется рецессивными аллелями генов (а или b). Оба аллеля находятся в различных парах гомологичных хромосом. Какова вероятность рождения слепого внука в семье, в которой бабушки по

материнской и отцовской линиям дигомозиготны и страдают различными видами слепоты, а оба дедушки хорошо видят (не имеют рецессивных генов). Составьте схему решения задачи. Определите генотипы и фенотипы бабушек и дедушек, их детей и возможных внуков.

28. У канареек наличие хохолка – доминантный аутосомный признак (А); сцепленный с полом ген X^B определяет зелёную окраску оперения, а X^b – коричневую. У птиц гомогаметный пол мужской, а гетерогаметный женский. Скрестили хохлатую зелёную самку с самцом без хохолка и зелёным оперением (гетерозигота). В потомстве оказались птенцы хохлатые зелёные, без хохолка зелёные, хохлатые коричневые и без хохолка коричневые. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомства, их пол. Какие законы наследственности проявляются в данном случае?

29. Тыкву, имеющую жёлтые плоды дисковидной формы, скрестили с тыквой, у которой были белые шаровидные плоды. Все гибриды от этого скрещивания имели белую окраску и дисковидную форму плодов. Какие признаки доминируют? Каковы генотипы родителей и потомства? Растение с каким генотипом надо выбрать, чтобы поставить анализирующее скрещивание с представителем полученного потомства? Какое при этом будет расщепление по генотипу и фенотипу в F_2 ?

30. У собак чёрный цвет шерсти доминирует над кофейным, а короткая шерсть – над длинной. Обе пары генов находятся в разных хромосомах. Охотник купил чёрную с короткой шерстью собаку и хочет быть уверен, что его собака чистопородна. Какого партнёра по скрещиванию ему нужно подобрать, чтобы убедиться в чистоте породы? Напишите возможные генотипы собаки охотника и возможные варианты расщепления по генотипу и фенотипу при скрещивании, с помощью которого Вы будете проверять её генотип.

31. У дрозофил серая окраска тела (А) доминирует над чёрной, а нормальная форма крыльев (В) – над скрюченной (неаллельные гены расположены в разных аутосомах). При скрещивании серых мух с нормальными крыльями с серыми мухами со скрюченными крыльями одна четверть потомства имела чёрное тело. При этом в потомстве 50% особей имели нормальные крылья, а 50% – скрюченные. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомства, соотношение видов фенотипов особей данного потомства. Какой тип наследования признаков проявляется в данном скрещивании?

32. В брак вступают голубоглазая женщина-правша, отец которой был левшой, и кареглазый мужчина-правша, мать которого была голубоглазой левшой. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, возможные генотипы и фенотипы детей в этом браке. Какова вероятность рождения кареглазого ребёнка-левши в этом браке? Гены обоих признаков не сцеплены. Голубые глаза и леворукость - аутосомные рецессивные признаки. Какой закон наследственности проявляется в данном случае?

33. Курица с гороховидным гребнем и рябой окраской оперения была скрещена с петухом такого же фенотипа. Один цыплёнок от этого скрещивания получился с листовидным гребнем и чёрной окраской оперения. Аллели гена формы гребня расположены в аутосоме; аллели гена окраски оперения – в X-хромосоме. Самки птиц являются гетерогаметным полом. Составьте схему скрещивания, определите все возможные генотипы и фенотипы цыплят. Какие законы наследственности проявляются в данном случае?

34. В семье у резус-положительных здоровых родителей родился резус – отрицательный ребёнок с отсутствием потовых желёз. Резус-фактор (R) у человека определяется аутосомным геном, а ген отсутствия потовых желёз сцеплен с X-хромосомой. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, возможные генотипы и фенотипы детей в этом браке. Какова вероятность рождения в этом браке детей с отсутствием потовых желёз?

35. Пробанд – женщина, умеющая сворачивать язык в трубочку, выходит замуж за мужчину, который не умеет сворачивать язык в трубочку. У них родились сын и дочь, оба умеют сворачивать язык в трубочку. Мать пробанда умеет сворачивать язык в трубочку, а отец – не умеет.

Брат пробанда умеет сворачивать язык в трубочку.

У пробанда есть и сестра, которая не умеет сворачивать язык в трубочку, она дважды выходила замуж за мужчин, которые умеют сворачивать язык в трубочку. Сын от первого брака не умеет сворачивать язык в трубочку, дочь от первого брака и сын от второго брака умеют сворачивать язык в трубочку. Бабушка по материнской линии не умела сворачивать язык в трубочку, а дедушка – умеет. Определите характер наследования признака (умение сворачивать язык в трубочку) и укажите генотипы пробанда и её сестры.

36. При скрещивании растения кукурузы с гладкими окрашенными семенами и растения с морщинистыми неокрашенными семе-

нами все гибриды первого поколения имели гладкие окрашенные семена. От анализирующего скрещивания гибридов F₁ получено: 3800 растений с гладкими окрашенными семенами; 150 – с морщинистыми окрашенными; 4010 – с морщинистыми неокрашенными; 149 – с гладкими неокрашенными. Определите генотипы родителей и потомства, полученного в результате первого и анализирующего скрещиваний. Составьте схему решения задачи. Объясните формирование четырёх фенотипических групп в анализирующем скрещивании.

37. У львиного зева красная окраска цветка неполно доминирует над белой. Гибридное растение имеет розовую окраску. Узкие листья частично доминируют над широкими (у гибридов листья имеют среднюю ширину). Какое потомство получится от скрещивания растения с красными цветами и средними листьями с растением, имеющим розовые цветки и средние листья? Напишите генотипы и гаметы родителей и используйте решётку Пеннета для решения задачи.

38. У шортгорнской породы скота цвет шерсти наследуется по промежуточному типу: ген R обуславливает красную масть, ген r – белую; генотипы Rr имеют чалую шерсть. Комолость (A) доминирует над рогатостью (a). Белая рогатая корова скрещена с гомозиготным красным рогатым быком. Какой фенотип и генотип будет иметь их потомство? Какое получится потомство от скрещивания особей F₁ между собой? Используйте решётку Пеннета для определения генотипов и фенотипов F₂.

39. При скрещивании серых (A) самок мух дрозофил, имеющих нормальные крылья (B), с чёрными (a), короткокрылыми (b) самцами в потомстве были не только серые мухи с нормальными крыльями и чёрные с короткими крыльями, но также некоторое количество особей с серым телом и укороченными крыльями, а также с чёрным телом и нормальными крыльями. Определите генотипы родителей и потомства, если известно, что доминантные и рецессивные признаки попарно сцеплены. Составьте схему скрещивания и объясните полученные результаты.

40. У гороха посевного розовая окраска венчика доминирует над белой, а высокий стебель – над карликовым. При скрещивании растения с высоким стеблем и розовыми цветками с растением, имеющим розовые цветки и карликовый стебель, получили 63 растения с высоким стеблем и розовыми цветками, 58 – с розовыми цветками и карликовым стеблем, 18 – с белыми цветками и высоким стеблем, 20 – с белыми цветками и карликовым стеблем. Составьте схему решения

задачи. Определите генотипы исходных растений и потомков. Объясните характер наследования признаков и формирование четырёх фенотипических групп.

41. Ген окраски кошек сцеплен с X-хромосомой. Черная окраска определяется геном X^A , рыжая – геном X^B . Гетерозиготы имеют черепаховую окраску. От черепаховой кошки и рыжего кота родились пять рыжих котят. Определите генотипы родителей и потомства, характер наследования признаков.

42. Гены окраски шерсти кошек расположены в X-хромосоме. Черная окраска определяется геном X^B рыжая – X^b , гетерозиготы имеют черепаховую окраску. От черной кошки и рыжего кота родились один черепаховый и один черный котенок. Определите генотипы родителей и потомства, возможный пол котят.

43. Какие группы крови возможны у детей, если у матери первая группа крови, а у отца – четвертая?

44. Гены окраски шерсти кошек расположены в X-хромосоме. Черная окраска определяется геном X^B , рыжая – геном X^b , гетерозиготы имеют черепаховую окраску. От черной кошки и рыжего кота родились: один черепаховый и один черный котенок. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомства, возможный пол котят.

45. У человека имеются четыре фенотипа по группам крови: I(0), II(A), III(B), IV(AB). Ген, определяющий группу крови, имеет три аллеля: I^A , I^B , i^0 , причем аллель i^0 является рецессивной по отношению к аллелям I^A и I^B . Родители имеют II (гетерозигота) и III (гомозигота) группы крови. Определите генотипы групп крови родителей. Укажите возможные генотипы и фенотипы (номер) группы крови детей. Составьте схему решения задачи. Определите вероятность наследования у детей II группы крови.

46. Группа крови и резус-фактор – аутосомные несцепленные признаки. Группа крови контролируется тремя аллелями одного гена: i^0 , I^A , I^B . Аллели I^A и I^B доминантны по отношению к аллелю i^0 . Первую группу (0) определяют рецессивные аллели i^0 , вторую группу (A) определяет доминантный аллель I^A , третью группу (B) определяет доминантный аллель I^B , а четвертую (AB) – два доминантных аллеля – $I^A I^B$. Положительный резус-фактор (R) доминирует над отрицательным (r).

У отца третья группа крови и положительный резус (дигетерозигота), у матери вторая группа и положительный резус (дигомозигота).

та). Определите генотипы родителей. Какую группу крови и резус-фактор могут иметь дети в этой семье, каковы их возможные генотипы и соотношение фенотипов? Составьте схему решения задачи. Какой закон наследственности проявляется в данном случае?

47. Составьте схему, иллюстрирующую текст, приведённый ниже, показав генотипы и характер наследования дальтонизма.

Если женщина, страдающая цветовой слепотой, выходит замуж за мужчину с нормальным зрением, то у их детей наблюдается очень своеобразная картина перекрёстного наследования. Все дочери от такого брака получают признак отца, т. е. они имеют нормальное зрение, а все сыновья, получая признак матери, страдают цветовой слепотой (d-дальтонизм, сцепленный с X-хромосомой).

В том же случае, когда наоборот, отец является дальтоником, а мать имеет нормальное зрение, все дети оказываются нормальными.

В отдельных браках, где мать и отец обладают нормальным зрением, половина сыновей может оказаться поражёнными цветовой слепотой. В основном наличие цветовой слепоты чаще встречается у мужчин.

48. Одна из форм анемии (заболевание крови) наследуется как аутосомный доминантный признак. У гомозигот это заболевание приводит к смерти, у гетерозигот проявляется в лёгкой форме. Женщина с нормальным зрением, но лёгкой формой анемии родила от здорового (по крови) мужчины-дальтоника двух сыновей – первого, страдающего лёгкой формой анемии и дальтонизмом, и второго, полностью здорового. Определите генотипы родителей, больного и здорового сыновей.

Какова вероятность рождения следующего сына без аномалий?

49. У овец длинные уши не полностью доминируют над безухостью. Промежуточным признаком являются короткие уши. Чёрная шерсть доминирует над белой шерстью. Длинноухую чёрную овцу, гетерозиготную по второму признаку скрестили с короткоухим белым бараном. Определите генотипы родителей, возможные генотипы и фенотипы потомства, и вероятность рождения безухих белых ягнят.

50. Признаки, определяющие группу крови и резус-фактор, не сцеплены. Группа крови контролируется тремя аллелями одного гена – i^0 , I^A , I^B . Аллели I^A и I^B доминантны по отношению к аллели i^0 . Первую группу (0) определяют рецессивные гены i^0 , вторую группу (A) определяет доминантная аллель I^A , третью группу (B) определяет доминантная аллель I^B , а четвертую (AB) – две доминантные аллели

IAIB. Положительный резус-фактор (R) доминирует над отрицательным резус – фактором (r)

У отца вторая группа крови и отрицательный резус, у матери – первая группа и положительный резус (гомозигота). Составьте схему решения задачи. Определите возможные генотипы родителей, возможные группы крови, резус-фактор и генотипы детей. Объясните полученные результаты. Какой закон наследственности проявится в этом случае?

51. Ген короткой шерсти (A) у кошек доминирует над геном длинной шерсти (a) и наследуется аутосомно. Ген окраски кошек сцеплен с X-хромосомой. Чёрная окраска определяется геном X^B, рыжая – геном X^b. Гетерозиготы имеют черепаховую окраску. Длинношёрстная кошка черепаховой окраски была скрещена с рыжим короткошёрстным (Aa) котом. Определите генотипы и фенотипы родителей и потомства, а также вероятность рождения чёрной кошки. Объясните результат скрещивания. Какие законы наследования проявляются в этих скрещиваниях?

52. У человека альбинизм наследуется как аутосомный рецессивный признак, а дальтонизм, как признак, сцепленный с X-хромосомой. Определите генотипы родителей, а также возможные генотипы и фенотипы потомства, и их процентное соотношение от брака гетерозиготной по первому признаку здоровой женщины, не несущей гена дальтонизма, и мужчины дальтоника и альбиноса. Какие законы наследования проявляются в данном случае?

53. У отца вторая группа крови и нормальное зрение (X^D), у его матери – первая группа; жена имеет первую группу крови и нормальное зрение, но является носителем дальтонизма. Составьте схему решения задачи. Определите возможные генотипы родителей, фенотипы и генотипы детей. Укажите вероятность рождения дальтоника.

54. При скрещивании дигетерозиготного высокого растения томата с округлыми плодами и карликового растения (a) с грушевидными плодами (b) в потомстве получили по фенотипу: 12 высоких растений с грушевидными плодами, 39 высоких растений с округлыми плодами, 40 карликовых с грушевидными плодами, 14 карликовых с округлыми плодами. Составьте схему скрещивания, определите генотипы потомства. Объясните формирование четырёх фенотипических групп.

55. Ген группы крови человека имеет три аллеля: i⁰, IA и IB. Аллели IA и IB кодоминантны (в гетерозиготе проявляются оба) и

они оба доминантны по отношению к аллелю i^0 . Человек с генотипом i^0i^0 имеет I группу крови, $IAIA$ или IAi^0 – II группу, $IBIB$ или IBi^0 – III группу, а $IAIB$ – IV группу крови.

У Екатерины II группа крови. Она вышла замуж за Николая с III группой крови. У Николая есть взрослая дочь Анна от первого брака, у которой I группа крови. От брака Екатерины и Николая родился сын Фёдор с III группой крови. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомков во всех браках, обоснуйте своё решение. Какая ещё группа крови может быть у детей Екатерины и Николая?

56. Мужчина с первой группой крови и отрицательным резус-фактором женился на женщине с третьей группой крови и положительным резус-фактором, отец которой имел первую группу и отрицательный резус-фактор. Их дочь с третьей группой крови и положительным резус-фактором вышла замуж за мужчину с четвёртой группой крови и отрицательным резус-фактором. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы и фенотипы родителей и детей в первом и во втором поколениях. Может ли у человека с четвёртой группой крови родиться ребёнок с первой группой? Ответ поясните.

57. Василиса – кареглазая женщина с нормальной свёртываемостью крови вышла замуж за Евгения – голубоглазого гемофилика. У них родилась кареглазая дочь Мария с нормальной свёртываемостью крови и голубоглазый сын Пётр с гемофилией. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, генотипы, фенотипы и пол потомков. Какой генотип имел кареглазый муж Марии с нормальной свёртываемостью крови, если известно, что у них родился голубоглазый сын, страдающий гемофилией? Василиса считала, что именно Евгений передал Петру свой ген гемофилии. Была ли Василиса права? Ответ поясните.

58. При скрещивании растений томата нормальной высоты с овальными плодами и карликового растения с округлыми плодами всё потомство имело нормальную высоту и округлые плоды. При анализирующем скрещивании гибридов первого поколения было получено 4 фенотипических класса, имевших 246, 251, 24 и 32 растения соответственно. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы и фенотипы всех родителей и потомков. Поясните фенотипическое расщепление во втором скрещивании.

59. Мужчина, имеющий вторую группу крови и положительный резус женился на женщине, имеющей третью группу, и отрицатель-

ный резус. У них родилось два сына, один с первой группой крови и отрицательным резусом, второй с третьей группой и положительным резусом. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы и фенотипы родителей и детей во всех браках. Какова вероятность рождения ребёнка с отрицательным резусом, если сын с третьей группой крови женится на женщине с первой группой и положительным резусом? Поясните свой ответ.

60. У дрозофилы гетерогаметный пол – мужской. При скрещивании самки дрозофилы с коричневыми глазами и вильчатыми крыльями с самцом, имеющим красные глаза и нормальные крылья, все самцы из потомства имели красные глаза и вильчатые крылья, а все самки имели красные глаза и нормальные крылья. При скрещивании самки дрозофилы с красными глазами и нормальными крыльями и самцов с коричневыми глазами и вильчатыми крыльями всё потомство было единообразным по окраске глаз и форме крыльев. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы, фенотипы и пол всех родителей и потомков. Поясните фенотипическое расщепление в первом скрещивании.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В курсе общей биологии изучаются основные принципы организации и функционирования биологических систем (клетки, организма), основы цитологии и эмбриологии, основные закономерности наследственности и изменчивости; рассматриваются основные эволюционные законы и антропогенез, а также использование биологических объектов и процессов в различных отраслях промышленности, сельского хозяйства и медицины.

Изученные биологические процессы и явления помогут свободно ориентироваться в том многообразии живой природы, которое окружает человека, выработать понимание смысла и назначения биологических знаний для повседневной жизни и будущей профессиональной деятельности.

В современной биологии есть немало проблем, решение которых имеет огромное значение для будущего, в том числе: более глубокое познание строения и функционирования биологических макромолекул, молекулярного механизма включения генов, регуляции и координации внутриклеточных, тканевых, организменных процессов; индивидуальное развитие организма и влияние на него факторов окружающей среды; анализ управляемого белкового биосинтеза; создание новых технологий в сферах промышленной микробиологии, клеточной и генной инженерии.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Константинов В. М. Общая биология: учебник для студ. образоват. учреждений сред. проф. образования / В. М. Константинов, А. Г. Резанов, Е.О.Фадеева; под ред. В.М.Константинова. – 5-е изд., стер. – М.: Издательский центр «Академия», 2008. – 256 с.
2. Пехов А. П. Биология с основами экологии. Серия «Учебники для вузов. Специальная литература» – СПб.: Издательство «Лань», 2000. – 672 с.
3. Альберте В., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Роберте К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки. М.: Мир. 1994. Т. 1. 615 с.
4. Пехов А. П., Щипков В. П., Кривская К. С. Новейшие биотехнологические процессы и система современного высшего образования. Вестник РУДН, серия «Фундаментальное естественнонаучное образование», 1999, стр. 120-128.
5. Общая биология / под ред. Д.К.Беляева, Г.М.Дымшица и А.О.Рувимского. – М.: Просвещение, 2000. – 289 с.
6. Хрисанфова Е. Н. Антропология / Е. Н.Хрисанфова, И. В. Перевозчиков. – М.: Высшая школа, 2002. – 231с.
7. Ярыгин В.Н. Биология: учебник для медицинских вузов/под ред.Ярыгина В.Н. М.: 2020.Т.1. 328 с.
8. Ярыгин В.Н. Биология: учебник для медицинских вузов/под ред. Ярыгина В.Н. М.: 2020.Т.2. 276 с.

Учебное электронное издание

РОЖКОВА Анастасия Николаевна
МАЗИРОВ Михаил Арнольдович
ЗИНЧЕНКО Сергей Иванович

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Учебно-практическое пособие

Издается в авторской редакции

Системные требования: Intel от 1,3 ГГц; Windows XP/7/8/10; Adobe Reader;
дисковод CD-ROM.

Тираж 25 экз.

Владимирский государственный университет
имени Александра Григорьевича и Николая Григорьевича Столетовых
Изд-во ВлГУ
rio.vlgu@yandex.ru

Кафедра почвоведения, агрохимии и лесного дела
k.vlgu@yandex.ru