

А. А. Слюсарев

БИОЛОГИЯ С ОБЩЕЙ ГЕНЕТИКОЙ

**Допущено Главным управлением учебных заведений
Министерства здравоохранения СССР в качестве
учебника для студентов медицинских институтов**



Издательство «Медицина» Москва — 1970

Учебник содержит три раздела: основные закономерности существования живого; закономерности индивидуального развития (онтогенез); закономерности эволюции органического мира. Подробно освещены вопросы биологии клетки и общей генетики. Сведения по паразитологии даны вместе с характеристикой основных систематических групп животных, описанию же паразитических форм уделено особое внимание.

При изложении общебиологических закономерностей использовался преимущественно материал, представляющий наибольший интерес для студентов-медиков.

Учебник соответствует программе курса биологии, утвержденной Министерством здравоохранения СССР в 1969 г. и предназначается для студентов медицинских институтов.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебник написан в соответствии с программой курса биологии для медицинских институтов, утвержденной в 1969 г.

В учебнике автор стремился отразить современное состояние биологической науки, дать критическую оценку идеалистических и метафизических концепций в истории развития биологии и в наши дни.

Автор считал необходимым подчеркнуть медицинские аспекты излагаемого материала. Это относится в первую очередь к таким разделам, как Основы общей генетики, Индивидуальное развитие и Основы паразитологии. Последовательность в расположении материала соответствует рекомендациям программы.

В работе над учебником автор использовал свой многолетний опыт преподавания биологии в Донецком медицинском институте.

С безграничной признательностью автор отмечает, что в формировании его как ученого и преподавателя большую роль сыграл его учитель и друг профессор Анатолий Владимирович Анучин, под руководством которого автор работал многие годы.

Все критические замечания и пожелания читателей в отношении данного учебника автор примет с благодарностью.

Глава I. ВВЕДЕНИЕ

Предмет биологии

Биология — наука о жизни. Она изучает жизнь как особую форму движения материи, законы ее существования и развития. Предметом изучения биологии являются живые организмы, их строение, функции, их природные сообщества. Термин «биология», предложенный в 1802 г. впервые Ж. Б. Ламарком, происходит от двух греческих слов: *bios* — жизнь и *logos* — наука. Вместе с астрономией, физикой, химией, геологией и другими науками, изучающими природу, биология относится к числу естественных наук. В общей системе знаний об окружающем мире другую группу наук составляют социальные, или гуманитарные (от лат. *humanitas* — человечество), науки, изучающие закономерности развития человеческого общества.

Биология как система наук

Современная биология представляет собой систему наук о живой природе. Общие закономерности развития живой природы, раскрывающие сущность жизни, ее формы и развитие, рассматривает общая биология. Соответственно объектам изучения — животным, растениям, вирусам — существуют специальные науки: зоология, ботаника, вирусология, изучающие каждую из названных групп организмов. В свою очередь эти науки имеют разделы в зависимости от охватываемых ими объектов. Так, ботаническими науками являются микология — наука о грибах, альгология — о водорослях, бриология — о мхах и т. д. Подобно этому, к зоологическим наукам относятся: протозоология — учение о простейших, гельминтология — о паразитических червях, арахнология — о паукообразных, энтомология — о насекомых и т. д. Классификацией живых существ занимается систематика.

Ряд биологических наук изучает морфологию, т. е. строение организмов, другие — физиологию, т. е. процессы, протекающие в живых организмах, и обмен веществ между организмом и средой.

К морфологическим наукам относятся анатомия, изучающая макроскопическую организацию животных и растений, и гистология — наука о тканях и о микроскопическом строении тела.

Многие общebiологические закономерности являются предметом изучения цитологии, эмбриологии, геронтологии, генетики, экологии, дарвинизма и других наук.

Цитология — наука о клетке. Благодаря применению электронного микроскопа, новейших химических и физических методов исследования современная цитология изучает строение и жизнедеятельность клетки не только на микроскопическом, но и на субмикроскопическом, молекулярном уровне.

Эмбриология изучает закономерности индивидуального развития организмов, развитие зародыша.

Геронтология — учение о старении организмов и борьбе за долголетие.

Генетика — наука о закономерностях изменчивости и наследственности. Она является теоретической базой селекции микроорганизмов, культурных растений и домашних животных.

Исследование взаимодействия между организмами и окружающей их средой, обуславливающего выживание, развитие и размножение, входит в задачу экологии. К экологии близки биогеография, выясняющая распространение организмов по земной поверхности, и паразитология, которая изучает паразитические организмы, пути их циркуляции в природе и разрабатывает способы борьбы и ликвидации возбудителей паразитарных болезней человека, домашних животных и культурных растений.

Палеонтология изучает вымершие организмы, ископаемые остатки прежней жизни.

Дарвинизм, или эволюционное учение, изучает общие закономерности исторического развития органического мира.

Антропология — наука о происхождении человека и его рас. Правильное понимание биологической эволюции человека невозможно без учета закономерностей развития человеческого общества, поэтому антропология является не только биологической, но и социальной наукой.

Биологические науки представляют собой теоретическую основу медицины, агрономии, животноводства, а также всех тех отраслей производства, которые связаны с живыми организмами.

Все биологические науки в той или иной мере являются базой для теоретической или практической медицины. Так, на базе морфологических наук развивается патологическая анатомия, на базе физиологии, биохимии, генетики — патологическая физиология. Гигиена тесно связана с физиологией, экологией и генетикой (например, радиационная гигиена с радиационной генетикой). Терапия и хирургия постоянно оперирует сведениями из области анатомии, физиологии, биохимии. Акушерство имеет тесную связь с эмбриологией. Эпидемиология опирается на достижения дарвинизма, экологии, зоологии, паразитологии, бактериологии, вирусологии.

Во всех теоретических и практических медицинских науках используются общebiологические обобщения.

Диалектический материализм — философский фундамент современной биологии

Накопление сведений о живых организмах началось еще в доисторический период. Многовековой человеческий опыт дал обширный фактический материал, без которого не могла возникнуть наука. По мере развития науки факты постепенно обобщались, осмысливались, создавались гипотезы и теории. Однако философские обобщения и выводы всегда обусловлены мировоззрением ученого, которое в классовом обществе носит классовый характер. Именно поэтому биология, как и любая наука, всегда являлась ареной острой идеологической борьбы, отображающей борьбу классов.

По своему мировоззрению ученые с древнейших времен разделились на материалистов и идеалистов. Материалисты признают, что весь мир материален, природа существует объективно, т. е. независимо от сознания человека, а сознание — продукт материи (мозга) и общественного развития. В противоположность этому идеалисты утверждают, что первичным является нематериальное начало и что весь материальный мир — порождение сознания, духа.

Связь идеализма с религией очевидна. Идеалистическая философия всегда поддерживалась и поддерживается реакционными классами.

Сторонникам передовых идей в науке постоянно приходилось бороться не только с идеализмом, но и с метафизическими представлениями, в том числе и с метафизическим материализмом, рассматривающим объекты и явления односторонне, без учета их связей друг с другом.

Решение задач, которые стоят перед наукой, возможно лишь на базе научного мировоззрения, которое дает правильное представление об окружающем мире. Таким научным мировоззрением является диалектический материализм, созданный К. Марксом (1818—1883), Ф. Энгельсом (1820—1895) и В. И. Лениным (1870—1924).

Диалектический материализм как учение о всеобщих принципах развития природы, общества и процессов мышления — единственный общий метод познания окружающего мира, а следовательно, и живой природы. Ярким примером диалектико-материалистического решения кардинальной проблемы биологии является эволюционная теория Дарвина. Дарвин стихийно используя диалектический метод, показал, что органический мир находится в постоянном развитии от простейших форм к более сложным, вскрыл факторы эволюционного процесса.

Методы биологических наук

Основными частными методами в биологии являются: описательный, сравнительный, исторический и экспериментальный.

Чтобы выяснить сущность явлений, необходимо прежде всего собрать фактический материал и описать его. Собираание и описание фактов было главным приемом исследования в ранний период развития биологии, однако он не утратил своего значения и в настоящее время.

Еще в XVIII веке получил распространение сравнительный метод, позволяющий путем сопоставления изучать сходство и различие организмов и их частей. На принципах этого метода была основана систематика, сделано одно из крупнейших обобщений — создана клеточная теория. Применение сравнительного метода в анатомии, палеонтологии, эмбриологии, зоогеографии способствовало утверждению эволюционных представлений. Сравнительный метод перерос в исторический, но не потерял своего значения и сейчас.

Исторический метод выясняет закономерности появления и развития организмов, становления их структуры и функции. Утверждением в биологии исторического метода наука обязана Дарвину.

Экспериментальный метод исследования явлений природы связан с активным воздействием на них путем постановки опытов (экспериментов) в точно учитываемых условиях и путем изменения течения процессов в нужном исследователю направлении. Этот метод позволяет изучать явления изолированно и добиваться повторяемости их при воспроизведении тех же условий. Эксперимент обеспечивает не только более глубокое, чем другие методы, проникновение в сущность явлений, но и непосредственное овладение ими. Высшей формой эксперимента является моделирование изучаемых процессов. Блестящий экспериментатор И. П. Павлов говорил: «Наблюдение собирает то, что ему предлагает природа, опыт же берет у природы то, что он хочет».

Комплексное использование различных методов дает наиболее полное познание явлений и объектов природы.

Происходящее в настоящее время сближение биологии с химией, физикой, математикой и кибернетикой, использование их методов для решения биологических задач оказались весьма плодотворными.

Этапы развития биологии

Развитие каждой науки находится в известной зависимости от способа производства, общественного строя, потребностей практики, общего уровня науки и техники. Первые сведения о живых организмах начал накапливать еще первобытный человек. Живые организмы доставляли ему пищу, материал для одежды и жилища. Уже в то время появилась необходимость в знаниях свойств растений и животных, мест их произраста-

ния, сроков созревания плодов и семян, особенностей поведения животных. Так постепенно не из праздной любознательности, а вследствие насущных повседневных потребностей накапливались сведения о живых организмах. Приручение животных и начало возделывания растений потребовали более глубоких сведений о живых организмах.

Первоначально накапливающийся опыт передавался устно от одного поколения другому. Появление письменности способствовало лучшему сохранению и передаче знаний. Информация становилась полней, богаче. Однако длительное время, даже в исторический период, вследствие низкого уровня развития общественного производства биологической науки еще не существовало.

Значительный фактический материал о живых организмах был собран великим врачом древней Греции Гиппократом (460—377 гг. до н. э.). Ему принадлежат первые сведения о строении животных и человека, описания костей, мышц, сухожилий, головного и спинного мозга. Гиппократ учил: «Необходимо, чтобы каждый врач понимал природу».

Естествознание и философия античного мира в наиболее концентрированном виде представлены в трудах Аристотеля (384—322 гг. до н. э.). Он описал более 500 видов животных и сделал первую попытку их классификации. Аристотель интересовался строением и образом жизни животных. Им были заложены основы зоологии. Аристотель оказал огромное влияние на все дальнейшее развитие естествознания и философии.

Работы Аристотеля в области изучения и систематизации знаний о растениях продолжил Теофраст (372—287 гг. до н. э.). Его называют «отцом ботаники». Расширением знаний о строении человеческого тела древняя наука была обязана римскому врачу Галену (130—200), производившему вскрытие обезьян и свиней. Труды его оказывали влияние на естествознание и медицину в течение ряда веков.

Римский поэт и философ Лукреций Кар, живший в I веке до нашей эры, в поэме «О природе вещей» выступил против религии и высказал мысли о естественном возникновении и развитии жизни.

На смену рабовладельческому обществу в результате развития производительных сил и производственных отношений пришел феодализм, охватывающий период средневековья. В эту мрачную эпоху утвердилось господство церкви с ее мистикой и реакционной идеологией. Наука переживала упадок, стала, по выражению Маркса, «служанкой богословия». Церковь канонизировала, объявила незыблемой истиной сочинения Аристотеля, Галена, во многом исказив их. Утверждалось, что в естествознании все проблемы уже решены учеными древности, поэтому в изучении живой природы нет необходимости. «Мудрость мира есть безумие перед богом» — поучала церковь. Библия была объявлена книгой «божественного откровения». Все объяснения явлений природы не должны были противоречить ни библии, ни сочинениям древних. Церковь жестоко карала всех прогрессивных мыслителей и исследователей и накопление знаний в эпоху средневековья шло очень медленно.

Важным рубежом в развитии науки явилась эпоха Возрождения (XIV—XV вв.). С этой эпохой связано зарождение капиталистического способа производства и появление нового развивающегося тогда класса — буржуазии.

Развивающиеся производительные силы требовали конкретных знаний. Это привело к обособлению ряда наук о природе. В XV—XVIII веках выделились и интенсивно развивались ботаника, зоология, анатомия, физиология.

Но развивающему естествознанию нужно было еще отстаивать свои права на существование, вести жестокую борьбу с церковью. Еще продолжали пылать костры инквизиции, и Мигель Сервет (1511—1553), открывший малый круг кровообращения, был объявлен еретиком и сожжен на костре.

Характерной чертой естествознания того времени было изолированное изучение объектов природы. «Надо было исследовать предметы, прежде чем можно было приступить к исследованию процессов», — писал Ф. Энгельс¹. Но изолированное изучение объектов природы порождало представления об ее неизменности, в том числе неизменности видов. «Видов столько, сколько их создал творец» — считал Линней.

«Но что особенно характеризует рассматриваемый период, так это — выработка своеобразного общего мировоззрения, центром которого является представление об *абсолютной неизменяемости природы*», — писал Ф. Энгельс². Этот период в развитии естествознания он называл метафизическим.

Однако, как указывает Энгельс, уже тогда в метафизических представлениях начинают возникать первые бреши. В 1755 г. появилась «Всеобщая естественная история и теория неба» Канта (1724—1804), в которой он развил гипотезу о естественном происхождении Земли. Через 50 лет эта гипотеза получила математическое обоснование в работе П. Лапласа (1749—1827).

В борьбе с идеалистическими представлениями большую положительную роль сыграли французские материалисты третьей четверти XVIII века — Ж. Ламерти (1709—1751), Д. Дидро (1713—1784) и др.

В период быстрого развития промышленности и роста городов, требовавший резкого увеличения продуктов сельскохозяйственного производства, возникла потребность в научном ведении земледелия. Потребовалось раскрытие закономерностей жизнедеятельности организмов, истории их развития. Для решения этих задач нужен был новый подход к изучению природы. В науку начинают проникать идеи о всеобщей связи явлений, об изменяемости природы, об эволюции органического мира.

Академик Российской академии наук К. Ф. Вольф (1733—1794), исследуя зародышевое развитие животных, выясняет, что индивидуальное развитие связано с новообразованием и преобразованием частей эмбриона. По словам Ф. Энгельса, «Вольф произвел в 1759 году первое нападение на теорию постоянства видов».

В 1809 г. Ж. Б. Ламарк (1744—1829) выступил с первой теорией эволюции. Однако фактического материала для обоснования теории эволюции еще было недостаточно, основных закономерностей развития органического мира Ламарку не удалось открыть и его теория не была признана современниками.

В первой половине XIX века возникают новые науки: палеонтология, сравнительная анатомия животных и растений, гистология и эмбриология. Знания, накопленные естествознанием в первой половине XIX века, явились прочной основой для эволюционной теории Ч. Дарвина.

Труд Чарлза Дарвина «Происхождение видов», опубликованный в 1859 г., знаменует собой переломный момент в развитии биологии, с него начинается новая эпоха в истории всего естествознания. Вокруг учения Дарвина возникает ожесточенная идеологическая борьба. Но идея эволюции быстро завоевывает всеобщее признание. Вторая половина XIX века характеризуется плодотворным проникновением идей дарвинизма во все области биологии.

В конце XIX — начале XX века капитализм вступил в империалистическую стадию своего развития. Обострилась классовая борьба и одна из форм ее выражения — идеологическая борьба. На этом фоне возник кризис в естествознании. Это выразилось в отходе ряда ученых от дар-

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Людвиг Фейербах и конец классической немецкой философии. Сочинения. Т. 21. М., 1961, стр. 303.

² К. Маркс и Ф. Энгельс. Диалектика природы. Сочинения. Т. 20. М., 1961, стр. 348.

винизма, в тенденции заменить учение Дарвина метафизическими и идеалистическими теориями.

В. И. Ленин в гениальном труде «Материализм и эмпириокритицизм» (1908) дал глубокий анализ истоков кризиса в науке и разоблачил реакционную сущность идеалистических течений, проникающих в естествознание. В. И. Ленин показал, что, кроме социальных, кризис имел и теоретико-познавательные причины. Они состоят в неспособности буржуазных ученых, не владеющих диалектико-материалистическим методом, дать правильное объяснение новейшим открытиям естествознания. Исходя из этого, В. И. Ленин на примере материалистического объяснения новых открытий в физике показал, что выход из кризиса будет осуществлен только путем сознательного перехода естествоиспытателей на позиции диалектического материализма.

Для биологии XX века характерны два процесса. Во-первых, вследствие накопления огромного фактического материала прежние единые науки начинают распадаться на отдельные отрасли. Так, в зоологии выделяется энтомология, гельминтология, протозоология и многие другие отрасли, в физиологии — эндокринология, физиология высшей нервной деятельности и т. д. Во-вторых, намечается тенденция к сближению биологии с другими науками — возникают биохимия, биофизика, биогеохимия и др. Появление пограничных наук указывает на диалектическое единство многообразных форм существования и развития материи и способствует преодолению метафизического разобщения в изучении различных форм ее существования.

В последние десятилетия в связи с бурным развитием техники и новейшими достижениями в ряде областей естествознания возникли молекулярная биология, бионика, радиобиология, космическая биология.

Молекулярная биология — бурно развивающаяся область современного естествознания. Используя теоретические основы и экспериментальные методы химии и молекулярной физики, она дает возможность исследовать биологические системы на молекулярном уровне.

Бионика изучает функции и строение организмов с целью использования тех же принципов при создании новой техники. Если до настоящего времени биология была одной из теоретических основ медицины и сельского хозяйства, то ныне она становится также одной из основ техники будущего.

Появление радиобиологии — учения о действии ионизирующих излучений на живые организмы — связано с открытием биологического действия рентгеновых и радиовых лучей, особенно после обнаружения природных источников радиоактивности и создания искусственных источников ионизирующих излучений.

До недавнего прошлого биология оставалась «чисто земной наукой», изучающей формы жизни только на нашей планете, но успехи современной техники, позволившие создать реактивные летательные аппараты, способные преодолевать земное притяжение и выходить в космическое пространство, поставили перед биологией ряд новых задач, составляющих предмет космической биологии.

В решении вопросов, стоящих перед биологией сегодняшнего дня, вместе с биологами принимают участие математики, кибернетики, физики, химики и специалисты в других областях естествознания.

Коммунистическая партия Советского Союза и Советское правительство неизменно проявляют интерес к развитию науки, обеспечивают условия для плодотворных научных исследований в нашей стране. Центральный Комитет КПСС и Совет Министров СССР в январе 1963 г. приняли постановление «О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой».

Биологии уделено особое внимание в Программе КПСС, где сказано: «Крупные сдвиги предстоят в развитии всего комплекса биологических

наук в связи с потребностями успешного решения проблем медицины, дальнейшего подъема сельского хозяйства» (Программа Коммунистической партии Советского Союза, стр. 127).

Роль биологии в системе медицинского образования

Важность изучения биологии для медика определяется тем, что биология — это теоретическая основа медицины. Успехи медицины связаны с биологическими исследованиями, поэтому врач постоянно должен быть осведомлен о новейших достижениях биологии. Следует помнить, что ни сам патологический процесс, ни пути распространения болезней не могут быть поняты без знания природы человека. Возбудителями многих болезней человека являются живые организмы, поэтому для понимания патогенеза (возникновения и развития болезни) и закономерностей эпидемиологического процесса (т. е. распространения заразных болезней) необходимо знание биологии болезнетворных организмов.

В программу курса биологии включены многие вопросы, знание которых имеет прямое отношение к практической деятельности врача. Таковы, например, закономерности наследственности, индивидуального развития (онтогенеза), регенерации, биологии паразитов и переносчиков возбудителей болезней и многое другое.

Изучение биологии как теоретической естественно научной дисциплины имеет и более общую задачу — способствует выработке научного диалектико-материалистического, марксистского мировоззрения.

Знание биологических закономерностей играет важную роль в пропаганде атеизма, преодолении религиозных воззрений, которые бытуют еще у части населения нашей страны, часто вредят здоровью и препятствуют проведению важнейших лечебных и гигиенических мероприятий.

Курс биологии логически делится на три раздела: основные закономерности существования живого; закономерности индивидуального развития (онтогенез); закономерности эволюции органического мира (филогенез).

В последний раздел включены сведения об основах медицинской паразитологии.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СУЩЕСТВОВАНИЯ ЖИВОГО

Глава II. СУЩНОСТЬ ЖИЗНИ

Определение сущности жизни

Познание сущности жизни — одна из основных задач общей биологии. Дать научное определение сущности жизни, указать принципиальное отличие живого от неживого очень сложно.

Современное диалектико-материалистическое определение жизни подчеркивает, что жизнь — качественно особая форма существования материи, высшая по сравнению с физической и химической формами ее существования. Живые тела построены из тех же химических элементов, что и неживые, но форма существования материи, форма ее организации в живом иная, чем в неорганической природе. В живых телах протекают не только химические превращения и осуществляются сложные физические процессы, но имеют место также качественно новые биологические закономерности, отличающиеся от закономерностей неживой природы.

Диалектико-материалистическое определение сущности жизни требует выяснения, в чем же именно заключается более высокое качество биологической формы существования материи. Эта задача приводит к поискам свойств, присущих живым и отсутствующих у неживых тел. Изучение этих свойств убеждает, что живое качественно отличается от неживого. И субстрат и закономерности существования живого имеют свои, только им присущие особенности.

Субстрат жизни

Ф. Энгельс, обобщая достижения естествознания второй половины XIX века, определил жизнь как способ существования белковых тел. Уровень знаний того времени позволял полагать, что основным субстратом жизни является белок.

В свете современных представлений под субстратом жизни следует понимать прежде всего комплекс веществ, принадлежащих к двум классам биополимеров: это белки и нуклеиновые кислоты.

В настоящее время на Земле неизвестно ни одной живой системы, которая не представляла бы собой совокупности белков и нуклеиновых кислот. Более того, все основные процессы, характеризующие жизнь, связаны с комплексными свойствами этих соединений. Установлено также, что субстратом жизни может быть только комплекс разнокачественных соединений; отдельная молекула или даже группа молекул какого-либо одного типа соединений не может быть носителем жизни.

Закономерности, характеризующие жизнь

К числу закономерностей, совокупность которых характеризует жизнь, в настоящее время относят: дискретность и целостность, обмен веществ и энергии, структурность, способность к репродукции, наследственность,

изменчивость, рост и развитие, раздражимость, внутреннюю регуляцию и др.

Дискретность и целостность. Жизнь характеризуется диалектическим единством противоположностей, она одновременно и целостна и дискретна (от лат. *discretus* — прерывистый). Органический мир целостен, существование одних организмов зависит от других. В очень общей и упрощенной схеме это можно представить так: животные-хищники для своего питания нуждаются в существовании растительноядных, животные-растительноядные — в существовании растений, растения в процессе фотосинтеза поглощают из атмосферы CO_2 , выделение которого в атмосферу связано с жизнедеятельностью живых организмов; кроме того, растения из почвы получают ряд минеральных веществ, количество которых не истощается благодаря разложению органических веществ, осуществляемому бактериями, и т. д. Органический мир целостен, так как составляет систему взаимосвязанных частей, и в то же время он дискретен. Он состоит из единиц — организмов, или особей. Каждый живой организм дискретен, так как состоит из органов, тканей, клеток, но вместе с тем каждый из органов, обладая определенной автономностью, действует как часть целого. Каждая клетка состоит из органоидов, но функционирует как единое целое. Наследственная информация осуществляется генами, но ни один из генов вне всей совокупности не определяет развитие признаков и т. д. Идя далее, следует сказать, что жизнь связана с молекулами белков и нуклеиновых кислот, но только их единство, целостная система обуславливает существование живого.

С дискретностью жизни связаны различные уровни организации органического мира (см. ниже).

Структурная организация. Живое построено из тех же химических элементов, что и неживое, но характеризуется сложностью химических соединений, обусловленной определенной упорядоченностью на молекулярном уровне. Эта упорядоченность приводит к образованию все больших комплексов молекулярных и надмолекулярных структур. В способности живого создавать порядок из хаотического движения молекул состоит одно из важных отличий его от неживого. Упорядоченность в пространстве сопровождается упорядоченностью во времени, обеспечивающей строгую последовательность процессов, протекающих в живых системах.

Дискретные единицы в организме образуют упорядоченную систему, чем обусловлена хорошо согласованная деятельность всех органов, всех протекающих процессов как в целом организме, так и в отдельных клетках. Процессы жизнедеятельности не сумма хаотичных реакций, а комплекс сложных, строго упорядоченных, саморегулирующихся процессов обмена веществ. Они находятся в тесной связи и зависимости от факторов внешней среды, влияющих на изменение их характера и интенсивности. Это обусловлено четкой, «жесткой» организацией живого и регуляцией по принципу обратной связи.

Структурная организация в широком смысле, т. е. определенная упорядоченность, обнаруживается не только при исследовании жизнедеятельности отдельных организмов. Родственные (принадлежащие к одному виду) организмы, населяющие определенную территорию, объединяются в популяции, для существования которых характерны свои закономерности. Организмы различных видов, связанные друг с другом средой обитания, составляют биоценозы (исторически сложившиеся сообщества), совокупность живого на Земле составляет биосферу и т. д.

Упорядоченность — характерное свойство живого на всех уровнях, начиная от молекулярного и кончая глобальным, охватывающим всю биосферу, все живое на нашей планете.

Обмен веществ и энергии. Согласно ставшему классическим определению Энгельса, *«Жизнь есть способ существования белковых тел, и этот*

способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел»¹.

Обмен веществами имеет место и между телами неживой природы. Однако принципиально обмен веществ как свойство живого качественно отличается от обменных процессов в неживых телах. Чтобы показать эти отличия, рассмотрим ряд примеров.

Горящий кусок угля находится в состоянии обмена с окружающей природой, происходит включение кислорода в химическую реакцию и выделение углекислого газа. Образование ржавчины на поверхности железного предмета является следствием обмена со средой. Но в результате этих процессов неживые тела перестают быть тем, чем они были. Наоборот, для тел живой природы обмен с окружающей средой является условием существования. В живых организмах обмен веществ приводит к самообновлению и самовоспроизведению, т. е. построению тела живого организма за счет усвоения веществ из окружающей среды.

Таким образом, организмы находятся в единстве со средой, а физические, химические и биологические свойства окружающей среды обуславливают осуществление всех процессов жизнедеятельности. Организм существует как открытая система. Каждый вид организмов приспособлен к обитанию лишь в определенных условиях. Это те условия, в которых происходило развитие данного вида, к которым данный вид приспособился. Одни виды обитают только в воде, другие — на суше, одни — лишь в полярных широтах, другие — в экваториальном поясе, различные организмы приспособлены к обитанию в степи, пустынях, лесах, глубинах океанов или на вершинах гор. Немало таких, для которых средой обитания служат другие организмы (их кишечник, мышцы, кровь), и т. д.

Не только организмы зависят от среды, но и сама окружающая среда изменяется в результате жизнедеятельности организмов. Первобытный облик нашей планеты значительно изменился под воздействием организмов: она приобрела атмосферу со свободным кислородом и почвенный покров. Многие геологические породы, такие, как известняки, каменный уголь, торф и др., образованы организмами. Растительный покров влияет на климат, древесная растительность делает его более мягким, уменьшает колебания температуры и других метеорологических элементов. Влияние неживой природы на организмы и организмов на неживые тела указывает на единство всей природы.

Обмен веществ в организмах поддерживает постоянство внутренней среды — гомеостаз (от греч. *homos* — равный, неизменный, *stasis* — состояние). Организмам свойственно постоянство химического состава, физико-химических особенностей; для всех живых существ характерно наличие механизмов, поддерживающих постоянство внутренней среды.

В биоценозах в результате обмена веществ между организмами и окружающей их неживой природой также поддерживается определенный биоценотический гомеостаз.

Репродукция. В связи с тем что жизнь дискретна и существование каждой дискретной единицы ограничено, жизнь на любом уровне поддерживается благодаря репродукции. Любой вид состоит из особей, каждая из которых рано или поздно перестанет существовать, но благодаря репродукции (размножению) жизнь вида не прекращается. Размножение организмов, всех видов, населяющих Землю, поддерживает существование биосферы.

В процессе обмена веществ в каждом организме постоянно изнашиваются структурные элементы, которые благодаря репродукции заменяются вновь образующимися. Это имеет место на клеточном, субклеточном и молекулярном уровнях.

Репродукция (самовоспроизведение) на молекулярном уровне осуще-

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Антидюринг. Сочинения. Т. 20, М., 1961, стр. 82.

ствляется на основе матричного синтеза. Принцип матричного синтеза заключается в том, что новые молекулы синтезируются в соответствии с программой, заложенной в структуре ранее существовавших молекул. Матричный синтез лежит в основе образования молекул белков и нуклеиновых кислот.

Наследственность. Наследственность обеспечивает материальную преемственность между поколениями организмов; она тесно связана с репродукцией (авторепродукцией) дискретных единиц жизни на молекулярном, субклеточном и клеточном уровнях. Благодаря наследственности из поколения в поколение передаются признаки, обеспечивающие приспособление организмов к среде обитания.

Изменчивость. Изменчивостью называется свойство, противоположное наследственности, связанное с появлением признаков, отличающихся от типичных. Если бы при репродукции всегда проявлялась только преемственность прежде существовавших свойств и признаков, то эволюция органического мира была бы невозможна, но живой природе свойственна изменчивость. В первую очередь она связана с «ошибками» при репродукции. По-иному построенные молекулы нуклеиновой кислоты несут новую наследственную информацию. Эта новая, измененная информация в большинстве случаев бывает вредной для организма, но в ряде случаев в результате изменчивости организм приобретает новые свойства, полезные в данных условиях. Новые признаки подхватываются и закрепляются отбором. Так создаются новые формы, новые виды. Таким образом, наследственная изменчивость создает предпосылки для видообразования и эволюции, а тем самым и существования жизни.

Рост и развитие. Организмы, появляющиеся в результате репродукции, наследуют не готовые признаки, а определенную генетическую информацию, возможность развития тех или иных признаков. Эта наследственная информация реализуется во время индивидуального развития. Индивидуальное развитие выражается, как правило, в увеличении массы (рост), что в свою очередь базируется на репродукции молекул, клеток и других биологических структур, а также на дифференцировке, т. е. появлении различий в структуре, усложнения функций и т. д.

Раздражимость. Эта неотъемлемая черта, свойственная всему живому, является выражением одного из общих свойств всех тел природы — свойства отражения. Раздражимость проявляется в реакциях организмов на внешние воздействия. Благодаря этому свойству достигается уравнивание организмов с внешней средой: организмы избирательно реагируют на условия окружающей среды, способны извлекать из нее необходимые для своего существования вещества, а следовательно, поддерживать столь характерный для живых организмов обмен веществ и энергии. Свойство раздражимости связано с химическим строением самого субстрата жизни.

Внутренняя регуляция. Проявление всех основных свойств, характеризующих жизнь, тесно связано с внутренней регуляцией. Внутренняя регуляция осуществляется в организмах по принципу обратной связи. Выяснено, что продукты жизнедеятельности могут оказывать сильное и строго специфическое тормозящее воздействие на те ферменты, которые составляют начальное звено в длинной цепи реакций. По принципу обратной связи регулируются процессы обмена веществ, репродукции, считывания наследственной информации, а следовательно, проявление наследственных свойств в индивидуальном развитии и т. д.

Уровни организации живого

В середине XX века в биологии сложились представления об уровнях организации как о конкретном выражении упорядоченности, являющейся одним из основных свойств живого (табл. 1).

Уровни организации органического мира

Основные группы или ступени	Уровни
I Биологические микросистемы	1. Молекулярный 2. Мицеллярный (субклеточный) 3. Клеточный
II. Биологические мезосистемы	4. Тканевый 5. Органный 6. Организменный (организм как целое)
III. Биологические макросистемы	7. Видовой (популяционный) 8. Биоценотический (сообщества, биоценозы) 9. Биосфера в целом (глобальный)

Живое на нашей планете представлено в виде дискретных единиц — организмов, особей. Каждый организм, с одной стороны, состоит из единиц, подчиненных ему уровней организации, а с другой — сам является единицей, входящей в состав надорганизменных биологических макросистем (популяций, биоценозов, биосферы в целом).

На всех уровнях жизни проявляются ее основные атрибуты: дискретность и целостность, структурная организация (упорядоченность), обмен веществ и энергии и т. д. Характер проявления основных свойств жизни на каждом из уровней имеет свои качественные особенности, свою упорядоченность. Как известно, в результате обмена веществ и энергии устанавливается единство живого и среды, но понятие среды для различных уровней будет различно. Для дискретных единиц молекулярного и надмолекулярного (субклеточного) уровней окружающей средой является внутренняя среда клетки, для клеток, тканей и органов — внутренняя среда организма. Внешняя живая и неживая среда на этих уровнях организации воспринимается через изменение внутренней среды, т. е. опосредованно. Для организмов (индивидуумов) и их сообществ среду составляют организмы того же и других видов и условия неживой природы.

Существование жизни на всех уровнях подготавливается и определяется структурой низшего уровня. Характер клеточного уровня организации определяется молекулярным и субклеточным уровнями, организменный — клеточным, тканевым, органным, видовой (популяционный) — организменным и т. д.

Следует отметить большое сходство дискретных единиц на низших уровнях и все возрастающее различие на высших уровнях. На молекулярном уровне обнаруживается удивительное однообразие дискретных единиц. Жизненный субстрат для всех животных, растений и вирусов составляет всего 20 одних и тех же аминокислот и 4 одинаковых основания, входящих в состав молекул нуклеиновых кислот. Близкий состав имеют липиды и углеводы.

Даже на клеточном уровне обнаруживается однотипность всех живых организмов. Более того, всего лишь 5 основных тканей входят в состав органов всех животных; немногочисленны ткани и растений. Однако на организменном уровне обнаруживается труднообозримое многообразие форм. Разнообразие видов — следствие не разнообразия дискретных единиц низшего порядка, а результат все усложняющихся их пространственных комбинаций, обуславливающих новые качественные особенности.

ИСТОРИЯ УЧЕНИЯ О КЛЕТКЕ

Первые наблюдения и исследования клетки

Каким бы многообразным ни представлялось строение организмов, в основе его лежат сходные структуры. Такими структурами являются клетки.

Предпосылкой открытия клетки было изобретение микроскопа и использование его для исследования биологических объектов.

В 1665 г. английский физик Роберт Гук (1635—1703), рассматривая под микроскопом срез пробки, обнаружил, что она состоит из ячеек, напоминающих пчелиные соты (рис. 1). Эти образования Гук назвал клет-

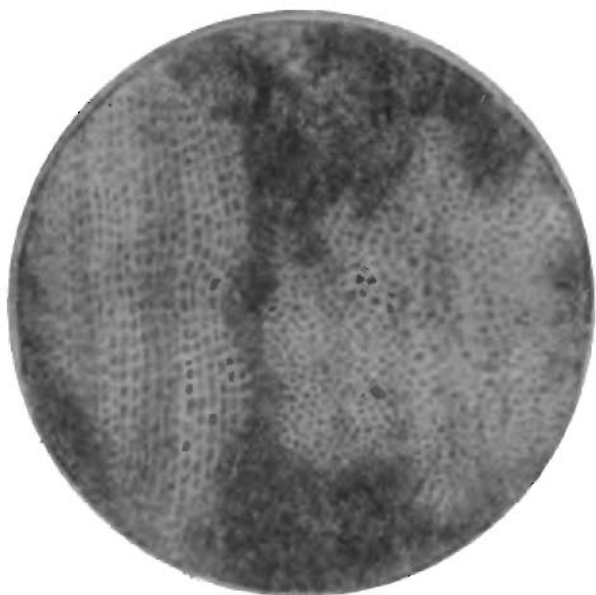


Рис. 1. Таблица из «Микрографии» Гука с изображением срезов пробки. Первое изображение «клеток».

ками (от лат. *cellula* — ячейка, клетка). Такое же строение Гук отметил в сердцевине бузины, камыша и некоторых других растений. Во второй половине XVII века появились работы ряда микроскопистов: итальянца М. Мальпиги (1628—1694), англичанина Н. Грю (1641—1712), также обнаруживших ячеистое строение многих растительных объектов. Голландец А. Левенгук (1632—1723) впервые обнаружил в воде одноклеточные организмы.

Внимание микроскопистов привлекала в первую очередь клеточная оболочка. Лишь во втором десятилетии XIX века исследователи обратили внимание на полужидкое студенистое содержимое, заполняющее клетку. Чешский ученый Ян Пуркинье назвал это вещество протоплазмой (от греч. *protos* — первый, *plasma* — образование). Однако

еще продолжало существовать убеждение, что оболочка, а не протоплазма является основной, главнейшей частью клетки. В 1831 г. английский ботаник Роберт Броун (1773—1858) обнаружил ядро. Это открытие было важной предпосылкой для установления сходства между клетками растений и животных.

К 30-м годам XIX века накопилось немало работ о клеточном строении организмов. Общепризнанным стало представление о клетке как элементарной микроскопической структуре растений. Немецкий ботаник Маттиас Шлейден (1804—1881) первым пришел к заключению, что в любой растительной клетке имеется ядро.

Клеточная теория Шванна

Немецкий зоолог Теодор Шванн (1810—1882) в 1839 г. опубликовал труд под названием «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений». В этой классической работе были заложены основы клеточной теории. Шванн нашел верный принцип сопоставления клеток растительных и животных организмов. Он установил, что клетки животных значительно отличаются от клеток растений и в то же время существенно отличаются друг от друга. Ядра во всех клетках, по мнению Шванна, обладают большим сходством, поэтому если в каком-либо, видимом под микроскопом, образовании присутствует ядро, это образование можно считать клеткой. Основываясь на таком критерии, Шванн выдвинул основные положения клеточной теории: 1) клетка является главной структурной единицей всех организмов (растительных и животных); 2) процесс образования клеток обуславливает рост, развитие и дифференцировку растительных и животных тканей.

Оценка клеточной теории Ф. Энгельсом

Клеточная теория — одно из крупнейших обобщений естествознания XIX века. Именно так характеризует ее Ф. Энгельс, упоминая о клеточной теории в числе трех главнейших достижений прошлого века. Двумя другими он считал закон сохранения энергии и эволюционную теорию Дарвина.

О клеточной теории Ф. Энгельс писал: «Это открытие не только убедило нас, что развитие и рост всех высших организмов совершаются по одному общему закону, но, показав способность клеток к изменению, оно наметило также путь, ведущий к видовым изменениям организмов, изменениям, вследствие которых организмы могут совершать процесс развития, представляющий собой нечто большее, чем развитие только индивидуальное»¹.

Клеточное учение имело большое значение не только для создания и успешного развития эволюционного учения, но и для утверждения материалистических представлений во всех областях биологии и медицины.

«Только со времени этого открытия стало на твердую почву исследования органических, живых продуктов природы...»².

Развитие клеточной теории Вирховом

В 1858 г. немецкий патолог Р. Вирхов (1821—1902) опубликовал свой основной труд «Целлюлярная патология». Это произведение, ставшее классическим, оказало влияние на все дальнейшее развитие учения о клетке и для своего времени имело большое прогрессивное значение. До

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Людвиг Фейербах и конец классической немецкой философии. Сочинения. Т. 21. М., 1961, стр. 304.

² К. Маркс и Ф. Энгельс. Диалектика природы. Сочинения. Т. 20. М., 1961, стр. 512.

Вирхов основу всех болезненных (патологических) процессов видел в изменении состава жидкостей и борьбе нематериальных сил организма. Вирхов подошел к объяснению патологического процесса материалистически, показав связь его в организме с морфологическими структурами, с определенными изменениями в строении клеток. Это исследование положило начало новой науке — патологии, которая является основой теоретической и клинической медицины. Вирхов ввел в науку ряд новых представлений о роли клеточных структур в организме.

Положение Вирхова «*Omnis cellula e cellula*» — каждая клетка из клетки — блестяще подтвердилось дальнейшим развитием биологии. В настоящее время нам не известны иные способы появления новых клеток, помимо деления уже существующих. Однако этот тезис не отрицает того факта, что на заре развития жизни клетки развились из образований, еще не имевших клеточной структуры.

Положение Вирхова, что вне клеток нет жизни, тоже не потеряло своего значения. В многоклеточном организме имеются неклеточные структуры, но они — производные клеток. Примитивные организмы — вирусы — приобретают способность к активным процессам жизнедеятельности и размножению лишь после проникновения в клетку.

Однако представления Вирхова не были лишены ошибок. Уже у Шванна проявилась тенденция рассматривать организмы как своеобразную сумму составляющих их клеток. Вирхов и особенно его последователи не только не отказались от этого положения, но и развили его дальше. Так, известный немецкий зоолог-дарвинист Э. Геккель рассматривал всякий многоклеточный организм как некое «государство» клеток, в котором каждая клетка «живет» своей самостоятельной жизнью. Отсюда вытекало ошибочное мнение, что патологический процесс в организме представляет собой сумму нарушений жизнедеятельности отдельных клеток, что это — локальный местный процесс.

Вирхов и его последователи не видели также качественного отличия между частью и целым, рассматривая организм вне его исторического развития и условий существования.

Вирховскую концепцию критиковали русские естествоиспытатели и клиницисты И. М. Сеченов, С. П. Боткин и И. П. Павлов. И. М. Сеченов уже в 1860 г. отметил, что Вирхов изучает организм оторванно от среды, а органы — от организма. Русские клиницисты и физиологи своими исследованиями показали, что организм — это единое целое и что интеграция его частей осуществляется в первую очередь нервной системой. И. П. Павлов установил ведущую координирующую роль центральной нервной системы в организме. Оказалось, что обмен веществ, питание органов и клеток находятся также под контролем нервной системы.

В настоящее время наука располагает большим фактическим материалом, убеждающим нас в том, что не только процессы жизнедеятельности, но и форма и величина клеток, так же как и другие морфологические особенности каждой клетки, стоят в связи с теми процессами, которые протекают в организме как целом. Единство частей целого обусловлено нервной и гуморальной регуляцией.

Оценивая «Целлюлярную патологию» Вирхова в целом, следует отметить, что она явилась важной вехой в истории биологии и медицины, и, будучи освобожденной от механистических ошибок, и дополненной позднейшими открытиями, легла в основу современных представлений о клеточном строении организма.

Клетка — основная структурная и функциональная единица живого

Со времени создания клеточной теории учение о клетке как элементарной микроскопической структуре организмов непрерывно пополнялось и уточнялось. Еще для Шванна и его современников клетка оставалась

преимущественно пространством, ограниченным оболочкой. Постепенно эти представления заменило понимание того, что основным жизненным субстратом является протоплазма. К концу прошлого века благодаря успехам микроскопической техники в клетке обнаруживается сложное строение, описываются органы иды — части клетки, выполняющие различные функции, и исследуются пути образования новых клеток (митоз). Уже к началу XX века становится ясным первостепенное значение клеточных структур в передаче наследственных свойств.

В настоящее время можно считать общепризнанным, что клетка является основной структурной и функциональной единицей организации живого.

На определенной ступени эволюции органического мира возникли клеточные структуры. В этом проявляется одна из основных закономерностей, характеризующих живое: единство дискретного и целостного. Именно благодаря клеточному строению организм, являясь дискретным, сохраняет целостность. Расчленение целого организма на мелкие морфологические единицы — клетки, обладающие большими поверхностями, весьма благоприятно для осуществления обмена веществ. Клеточная структура, не нарушая жизнедеятельности целого организма, способствует постепенной замене изношенных или патологически измененных частей тела новыми. Сохранение клеточной структуры во всем органическом мире обусловлено еще и тем, что, по-видимому, только с такой организацией связаны наилучшее обеспечение репродукции и реализации наследственной информации.

Наконец, разделение функций между клетками в многоклеточном организме обеспечило широкие возможности приспособления организмов к среде обитания и явилось предпосылкой усложнения организации.

Уже к концу прошлого века накопился обширный научный материал о строении и жизнедеятельности клетки и были разработаны новые специальные методы исследования. Все это способствовало выделению самостоятельной ветви биологии — цитологии (от греч. *cytos* — клетка, *logos* — учение).

Современные методы цитологических исследований

В живых или убитых биологических объектах, не подвергнутых специальной обработке, трудно различить микроскопические детали строения из-за их прозрачности и отсутствия видимых оптических границ между ними, поэтому первые микроскопы давали возможность получить весьма скудные представления о внутренней структуре клетки и описать лишь клеточные стенкн в тканях растений.

Стремление познать тонкую структуру клетки привело к развитию микроскопической техники. Для изучения микроскопического строения клеток стали применять фиксаторы, т. е. растворы, быстро убивающие ткани и не вызывающие в них значительных посмертных изменений. Из фиксированных тканей делали тонкие срезы и окрашивали их различными красителями. Были обнаружены такие красители, которые избирательно окрашивали отдельные части клетки.

Несколько позже нашли применение витальные прижизненные красители, благодаря чему удалось увидеть детали строения живых, неубитых клеток.

В начале XX века был разработан способ культивирования тканей (см. главу X), а затем и отдельных клеток. Этот метод позволил наблюдать размножение клеток, их рост, дифференцировку, влияние среды на процессы жизнедеятельности.

Изобретение специального прибора для хирургического вмешательства в клеточные структуры — микроманипулятора — дало возможность производить операции на живой клетке: удалять из клетки или

вносить в нее органоиды, вводить различные вещества, измерять электрическую активность и т. д.

В последние десятилетия были обнаружены новые возможности светового микроскопа: метод фазового контраста дал возможность изучить детали строения живой клетки, выявить артефакты (от лат. *arte* — искусственный, *factus* — сделанный), т. е. изменения, возникающие в клетке под действием фиксаторов. Этот метод используется для изучения действия химических и физических факторов на живую клетку.

В цитологии нашла применение люминесцентная и ультрафиолетовая микроскопия, позволяющая увидеть более тонкие структуры клетки, чем в обычном световом микроскопе.

Применение замедленной киностемки позволило наглядно представить многие процессы жизнедеятельности, в частности деление клетки.

Использование автордиографии, при которой меченые радиоактивные атомы вводятся в клетку, а затем обнаруживаются на фотоэмульсии, обусловило возможность проследить жизненный цикл клетки.

Метод лиофилизации, также используемый в цитологии, состоит в быстром замораживании (жидким азотом или жидким гелием) кусочков ткани с последующим обезвоживанием в вакууме при низкой температуре. Этим методом фиксация достигается настолько быстро, что клеточные структуры остаются почти ненарушенными и удается наблюдать их различное функциональное состояние, например выделение клетками почеч введенного предварительно в организм окрашенного вещества.

В XX веке появился метод цитохимического анализа, основанный на том, что определенные реактивы избирательно окрашивают различные химические вещества, входящие в состав протоплазмы. Этим методом удается установить как наличие тех или иных соединений в клетке, так и их распределение.

Для более детального исследования химического состава органоидов клетки разработан метод дифференцированного центрифугирования раздробленных тканей. Обнаружено, что при изменении числа оборотов центрифуги в единицу времени удается отделить друг от друга отдельные органоиды клетки. После центрифугирования проводят детальный химический анализ полученных фракций. Этим методом удалось выяснить химический состав ядра, ядрышка, хромосом, митохондрий и других органоидов.

Для изучения физических свойств молекул, входящих в состав клеточных структур, применяют рентгеноструктурный анализ. Этот метод позволяет определить пространственное расположение молекул вещества, расстояние между молекулами, их объем, протяженность, форму и внутреннюю организацию. С этой целью в молекулу белка вводят какие-либо атомы, видимые на рентгенограмме, например атомы металла, после чего делают «рентгеновские снимки» и анализируют их.

Новую эпоху в изучении клетки открыло применение электронного микроскопа, в котором объект рассматривается в потоке электронов, проходящих через электромагнитные линзы. Электронный микроскоп позволил гораздо глубже проникнуть в тонкие субмикроскопические структуры, увидеть даже некоторые крупные молекулы и их агрегаты, открыть новые органоиды, описать детали строения тех из них, которые при исследовании в световом микроскопе представлялись однородными.

СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ КЛЕТКИ

Величина и форма клеток

Как правило, клетки обладают микроскопическими размерами. Части клетки, выполняющие различные функции, — органоиды — имеют микроскопические и субмикроскопические размеры.

Диаметр большинства клеток колеблется от 0,01 до 0,1 мм (или от 10 до 100 μ)¹. Диаметр самых мелких клеток животных равен 4 μ . Объем большинства клеток человека находится в пределах 200—15 000 μ^3 .

Однако известны и очень крупные клетки, видимые невооруженным глазом. Величина клеток зависит от выполняемых ими функций. Так, яйцевые клетки благодаря накоплению в них питательных веществ достигают больших размеров. У многих растений крупные размеры имеют клетки плодов, включающие вакуоли с клеточным соком, например у арбуза, помидора, лимона и др.

Размеры клеток не стоят в прямой связи с величиной организма. Так, клетки печени и почки у лошади, крупного рогатого скота и мыши имеют примерно одинаковую величину. Размеры органов, как и целиком организма животных и растений, зависят от числа клеток.

Форма клеток (рис. 2) также обусловлена выполняемыми ими функциями. Так, мышечные клетки вытянуты, клетки покровной ткани многоугольны, нервные клетки благодаря большому числу отростков приобрели звездчатую форму; свободно подвижные лейкоциты имеют округлую и могут принимать амебоидную форму и т. д.

Число клеток, строящих организм, разнообразно: от одной (у протистов) или небольшого числа (у коловраток и круглых червей) до многих миллиардов, как у большинства многоклеточных.

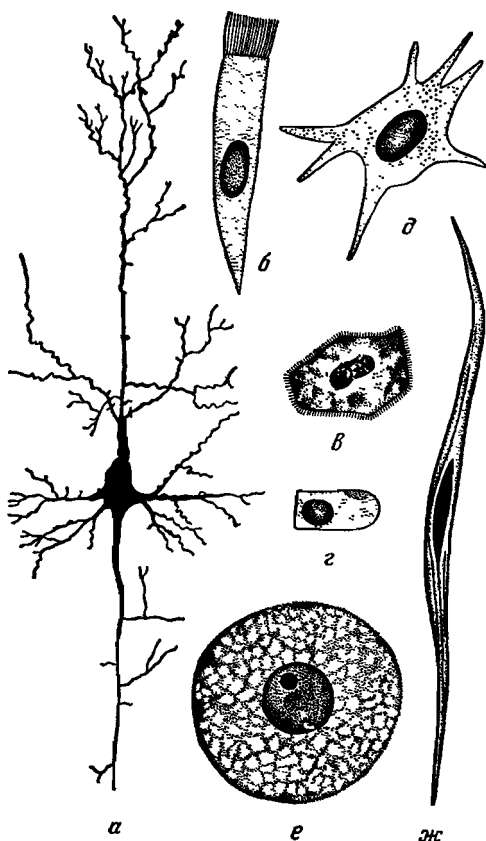


Рис. 2. Форма клеток.

а — нервная клетка; б—г — эпителиальные клетки; д — соединительнотканная клетка; е — яйцеклетка; ж — мышечная клетка.

СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ЦИТОПЛАЗМЫ

Строение клеток животных и растений в основных чертах сходно (рис. 3 и 4). В теле клетки — протоплазме — различают цитоплазму (от греч. *cytos* — клетка, *plasma* — образование) и кариоплазму (от греч. *karyon* — ядро).

Цитоплазма и кариоплазма (ядро) — обязательные составные части клетки. При удалении ядра из клетки она длительно существовать не может; точно так же и ядро, выделенное из клетки, погибает. Однако цитоплазма, лишенная ядра, теряет жизнеспособность не сразу. Это можно проследить в опытах на одноклеточных организмах. Если разделить амёбу на две части так, что ядро окажется в одной из них, то даже в благоприятных условиях безъядерный участок вскоре погибнет, а содержащий ядро будет продолжать существование. Для изучения

¹ μ (мк) — микрон = 0,001 мм.

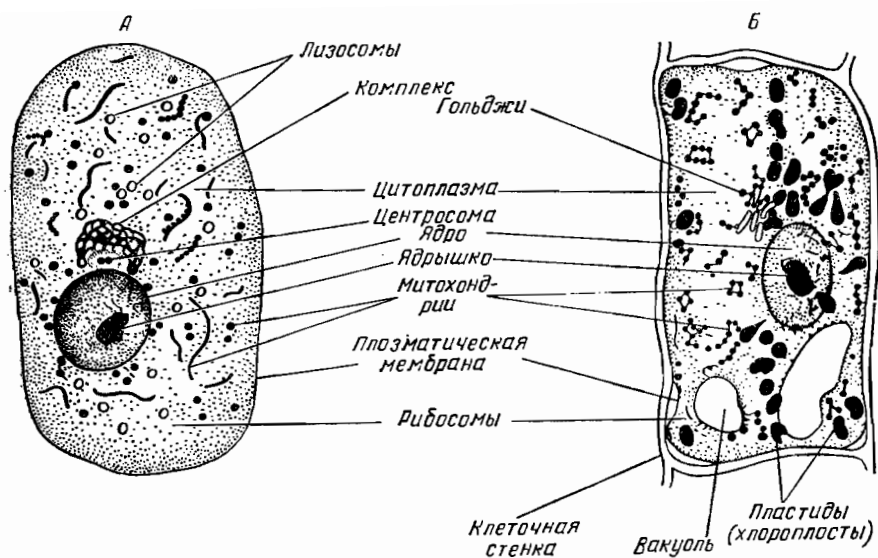


Рис. 3.

А — схема типичной животной клетки; Б — схема типичной растительной клетки.

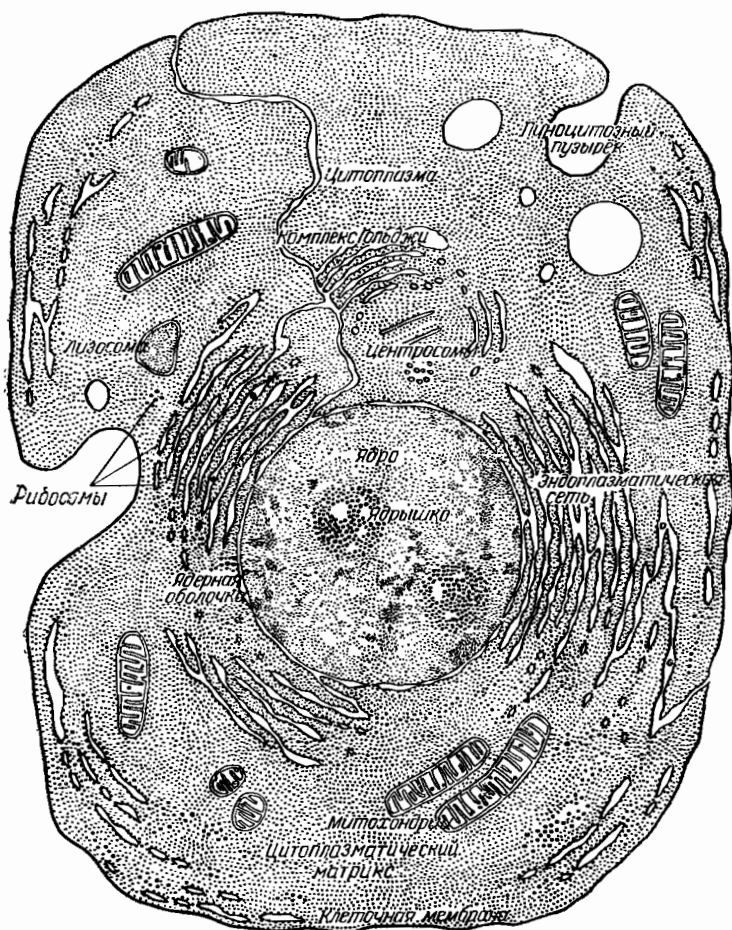


Рис. 4а. Строение клетки по современным данным (многие детали строения открыты с помощью электронного микроскопа).

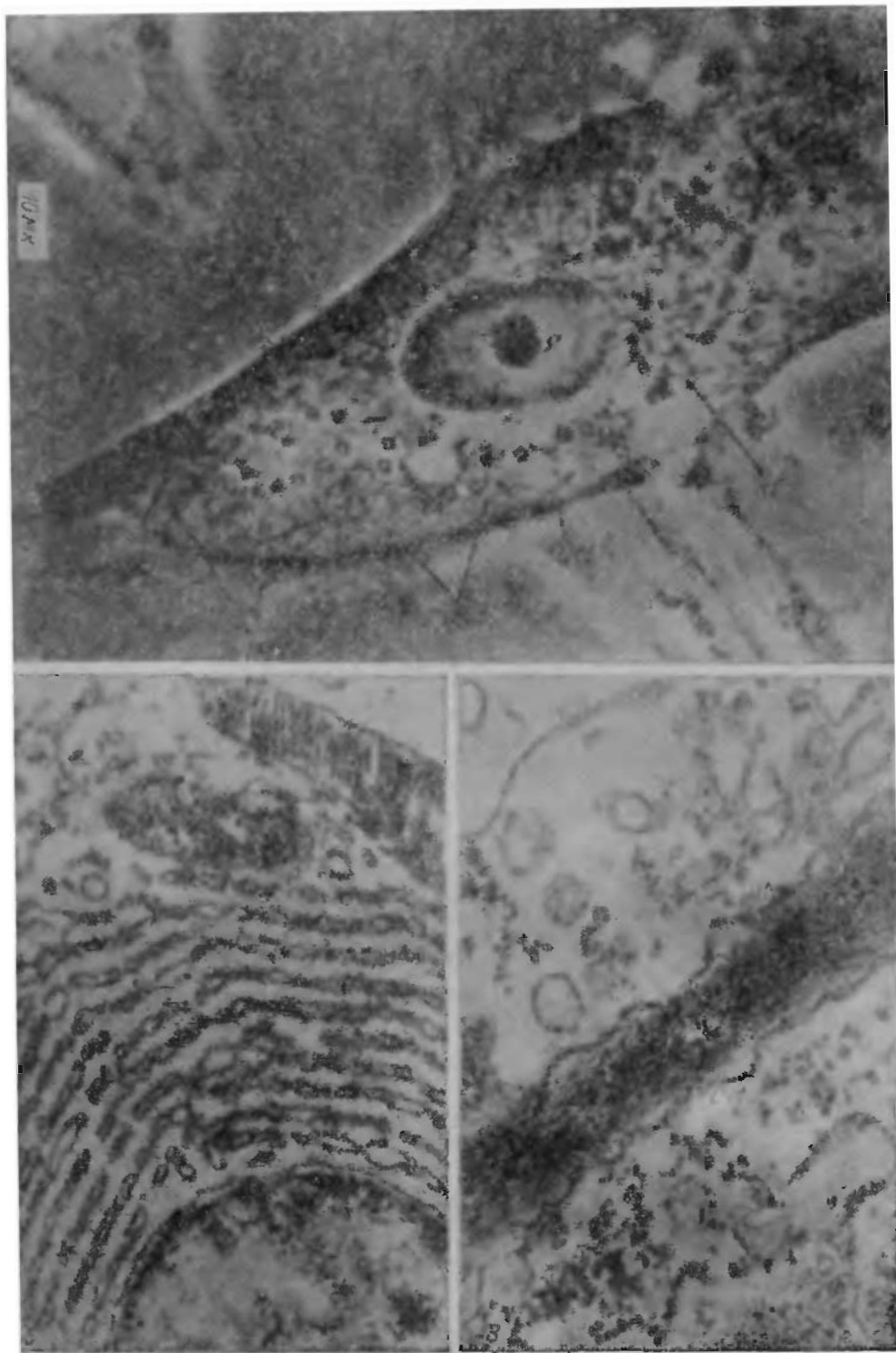


Рис. 46. Ультраструктура клетки.

А — нервная клетка человека (фазово-контрастная микроскопия); *Б* — часть клетки поджелудочной железы морской свинки (электронномикрофотография, ув. 40 000X); *В* — клеточная оболочка на границе двух растительных клеток (электронномикрофотография, ув. около 10 000X).

На всех трех изображениях: *эс* — эндоплазматическая сеть; *р* — рибосомы; *м* — митохондрии; *к.г.* — комплекс Гольджи; *я* — ядро с ядрышком; *я.м.* — ядерная мембрана; *ц.м.* — цитоплазматическая мембрана; *к.о.* — клеточная оболочка.

значения ядра в жизнедеятельности клетки оказалась также удобным объектом гигантская одноклеточная водоросль ацетабулярия. Она похожа на шляпочный гриб или на раскрытый зонтик. Ядро ее находится на конце ножки. При разделении ацетабулярии на части прослежено, что безъядерные фрагменты живут по нескольку месяцев и даже могут несколько восстанавливать недостающие части, но процессы жизнедеятельности постепенно снижаются и в конце концов эти фрагменты гибнут, а содержащая ядро часть полностью восстанавливает целый организм и сохраняет жизнеспособность.

Цитоплазма составляет основную массу клетки. При рассматривании живой клетки в световом микроскопе цитоплазма представляется гомогенной, бесцветной, прозрачной слизистой жидкостью. В клетках, убитых факсаторами, цитоплазма принимает нитевидную, зернистую или пенистую структуру. Предполагалось, что в живой клетке подобные структуры обратимы и переходят друг в друга. Однако электронный микроскоп позволил увидеть более тонкую структуру цитоплазмы, описанную ниже.

В цитоплазме различают **гиалоплазму** — **цитоплазматический матрикс**, **органониды** и **включения**.

Цитоплазматический матрикс

Основное вещество клетки составляет цитоплазматический матрикс. С ним связаны коллоидные свойства цитоплазмы, ее вязкость, эластичность, сократимость, внутреннее движение. По своему химическому составу цитоплазматический матрикс построен преимущественно из белков; в состав его входят ферменты. Под электронным микроскопом цитоплазматический матрикс представляется однородным или тонкозернистым веществом. Иногда обнаруживаются тонкие нити (толщиной менее 100 Å)¹ или пучки из них. Даже в одной клетке разные участки цитоплазматического матрикса могут иметь неодинаковую макромолекулярную структуру.

Функционально цитоплазматический матрикс является внутренней средой клетки, местом осуществления внутриклеточного обмена. В цитоплазматическом матриксе расположены специальные структуры клетки — органониды: митохондрии, рибосомы, комплекс Гольджи, лизосомы и др., а также включения.

Органониды

Современная цитология относит к органонидам клетки рибосомы, эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, митохондрии, клеточный центр, пластыди, лизосомы.

Рибосомы (рис. 5) — небольшие сферические тельца, имеющие размеры от 150 до 350 Å. Они описаны сравнительно недавно благодаря применению электронного микроскопа в исследованиях клеточных структур. Рибосомы расположены в цитоплазматическом матриксе, а также связаны с мембранами эндоплазматической сети. Рибосомы любых организмов — от бактерий до млекопитающих — характеризуются сходством структуры и состава. В состав их входит белок и РНК.

Наибольшее количество рибосом обнаружено в клетках интенсивно размножающихся тканей. На рибосомах осуществляется синтез белка. Каждая из рибосом состоит из двух неравных частей — субъединиц.

¹ Å (ангстрем) — единица длины, равная одной десятиллионной доле миллиметра.

В меньшую субъединицу молекулами РНК доставляются аминокислоты, а растущая белковая цепочка локализуется в большей субъединице.

Рибосомы обычно объединены в группы — полисомы (или полирибосомы); чем обеспечивается, по-видимому, согласование их деятельности.

Эндоплазматическая сеть, или вакуолярная система, обнаружена в клетках всех растений и животных, подвергнутых исследованию под электронным микроскопом. Она представляет собой систему мембран, формирующих сеть канальцев и цистерн. Эндоплазматическая сеть имеет большое значение в процессах внутриклеточного обмена, так как увеличивает площадь «внутренних поверхностей» клетки, делит ее на ча-

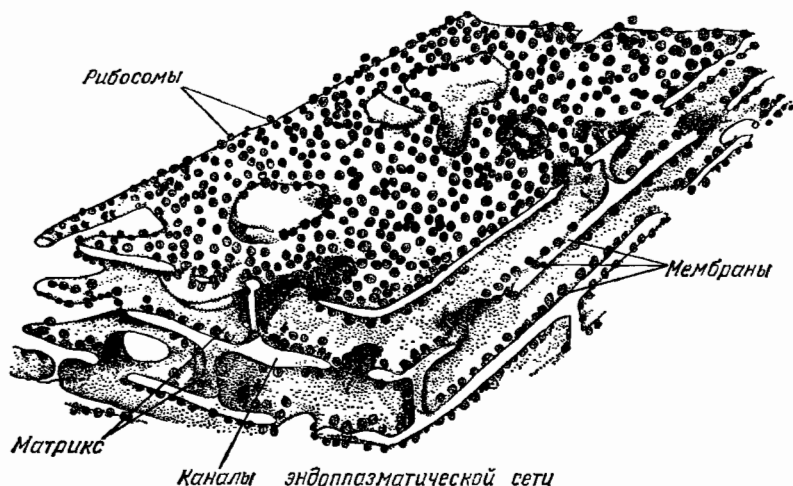


Рис. 5. Эндоплазматическая сеть и рибосомы (схема).

сти, отличающиеся физическим состоянием и химическим составом, обеспечивает изоляцию ферментных систем, что в свою очередь необходимо для их последовательного вступления в согласованные реакции. Непосредственным продолжением эндоплазматической сети является ядерная мембрана, отграничивающая ядро от цитоплазмы, и цитоплазматическая мембрана, расположенная на периферии клетки.

В совокупности внутриклеточные канальцы и цистерны образуют целостную систему, канализирующую клетку и называемую некоторыми исследователями в а к у о л я р н о й с и с т е м о й. Наиболее развита вакуолярная система в клетках с интенсивным обменом веществ. Предполагают ее участие в активном перемещении жидкостей внутри клетки.

Часть мембран несет на себе рибосомы. В некоторых специальных, лишенных гранул, вакуолярных образованиях происходит синтез жиров, в других — гликогена. Ряд частей эндоплазматической сети связан с комплексом Гольджи (см. ниже) и имеет, по-видимому, отношение к выполняемым им функциям.

Образования вакуолярной системы очень лабильны и могут меняться в зависимости от физиологического состояния клетки, характера обмена и при дифференцировке.

Комплекс Гольджи (рис. 6) виден в световом микроскопе как специфический дифференцированный участок цитоплазмы. В клетках высших животных он представляется состоящим из сеточки, иногда в виде скопления чешуек, палочек и зернышек. Электронномикроскопические исследования позволили убедиться, что комплекс Гольджи построен также из мембран и напоминает стопку полых рулонов, положенных друг на друга. В клетках растений и беспозвоночных животных комплекс Гольд-

жи удалось обнаружить лишь с помощью электронного микроскопа и показать, что он образован небольшими тельцами — диктиосомами, рассеянными по всей цитоплазме.

Полагают, что основная функция комплекса Гольджи — концентрация, обезвоживание и уплотнение продуктов внутриклеточной секреции и веществ, поступивших извне, предназначенных для выведения из клетки.

Митохондрии (от греч. *mitos* — нить, *chondros* — зернышко) — органоиды в виде гранул, палочек, нитей, видимых в световом микроскопе (рис. 7). Величина митохондрий сильно колеблется, достигая максималь-

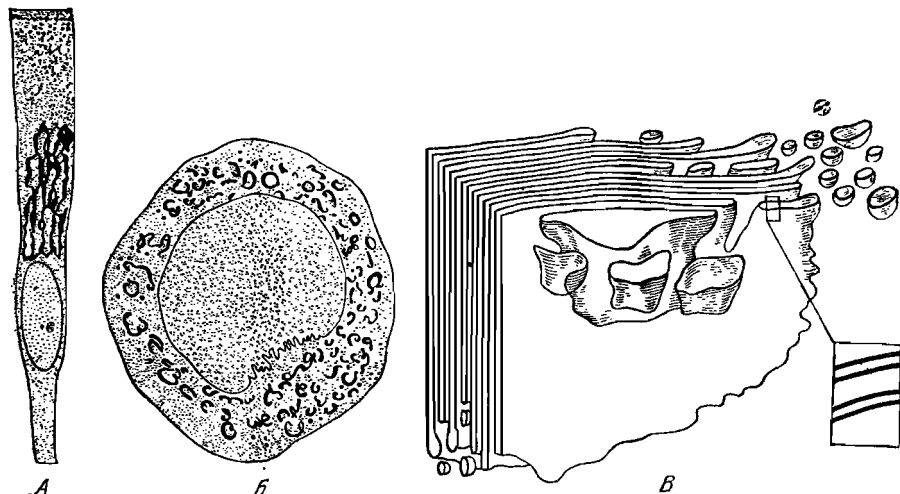


Рис. 6. Комплекс Гольджи.

А, Б — различные варианты комплекса Гольджи, видимые в световом микроскопе; В — схема пространственной организации комплекса Гольджи, сделанная на основании исследований под электронным микроскопом.

но в длину 7 μ . Митохондрии встречаются во всех клетках растений и животных. Число их в клетках, выполняющих различную функцию, неодинаково и колеблется от 50 до 5000. Электронная микроскопия дала возможность изучить детали строения митохондрий. Стенка митохондрии состоит из двух мембран: наружной и внутренней; последняя имеет выросты внутрь — гребни или кристы, делящие митохондрию на отсеки. Основная функция митохондрий, выясненная благодаря выделению их из клетки с помощью метода фракционного центрифугирования, это превращение энергии различных соединений в энергию фосфатных связей (АТФ — аденозинтрифосфат и АДФ — аденозиндифосфат). В таком состоянии энергия становится наиболее доступной для использования в жизнедеятельности клетки, в частности для синтеза веществ.

Пути образования новых митохондрий до сих пор неясны. Картины, видимые в световой микроскоп, говорят в пользу того, что митохондрии могут размножаться путем перешнуровки или почкования и что при делении клетки они более или менее равномерно распределяются между дочерними клетками. Создается убеждение, что между митохондриями клеток различных генераций существует преемственность. Работы последних лет свидетельствуют о наличии в митохондриях дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК).

Клеточный центр (центросома) (рис. 8) — органоид, отчетливо видимый в световой микроскоп и состоящий из одной или двух мелких гранул — центриолей. С помощью электронного микроскопа установлено, что каждая центриоль — это цилиндрическое тельце длиной 0,3—0,5 μ и диаметром около 0,15 μ . Стенки цилиндра состоят из 9 параллельно рас-

положенных трубочек. От центриолей под углом отходят отростки, которые, по-видимому, являются дочерними центриолями.

Клеточный центр иногда занимает геометрический центр клетки (откуда происходит название органоида); чаще же он оттеснен ядром или включениями к периферии, но обязательно располагается вблизи ядра по одной оси с центром ядра и центром клетки.

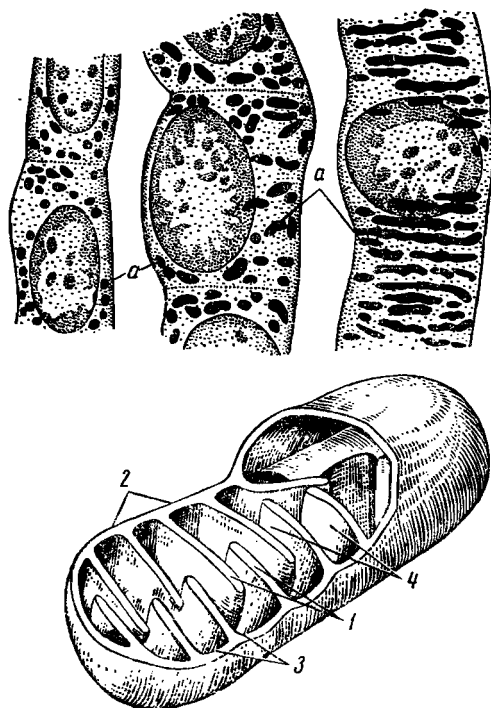


Рис. 7. Митохондрии. Вверху митохондрии (а) в клетках мочевых канальцев, видимые в световом микроскопе. Внизу трехмерная модель субмикроскопической организации митохондрии.

1 — кристы; 2 — внешняя мембрана; 3 — внутренняя мембрана; 4 — матрикс.

Активная роль клеточного центра обнаруживается при делении клетки. По-видимому, с его структурами связаны участки цитоплазмы, способные к активному движению. В этом убеждает то обстоятельство, что у основания органоидов клетки, выполняющих функцию движения, находится образование, сходное с центриолю. Такая структура свойственна блефаропластам простейших (из класса жгутиковых), базальным тельцам у основания ресничек в специальных эпителиальных клетках многоклеточных, у основания хвостового отдела сперматозоида. Такие органоиды получили название кинетосом от греч. *kinetikos* — относящийся к движению, *soma* — тело).

Пластиды — органоиды, характерные для клеток растений и отсутствующие в клетках животных. Не имеют пластид также клетки грибов, бактерий и синезеленых водорослей. В клетках листа цветковых растений насчитывается от 20 до 100 пластид. Размеры их колеблются от 1 до 12 μ . В световом микроскопе пластиды (рис. 9) имеют вид палоч-

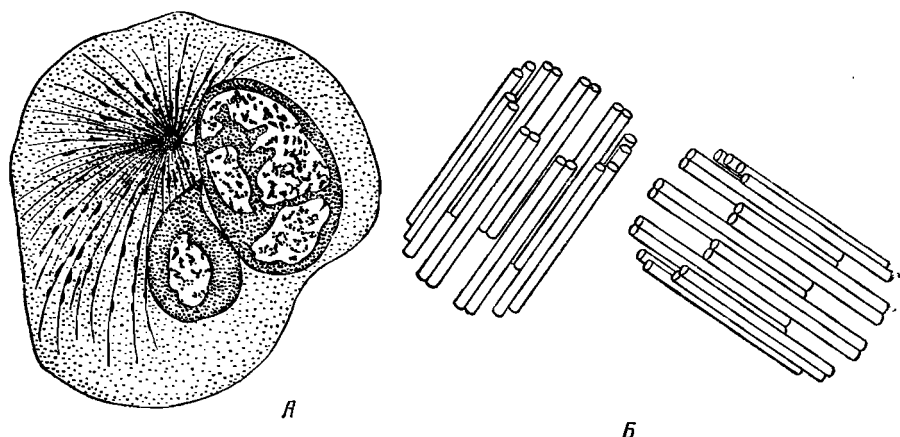


Рис. 8. Клеточный центр (центросома).

А — клеточный центр, видимый в световом микроскопе; Б — схема субмикроскопической организации центриоли.

чек, чешуек, зерен. Пластиды обладают различной окраской (пигментом) или бесцветны. В зависимости от характера пигмента различают хлоропласты (зеленого цвета), хромопласты (желтого, оранжевого и красного цвета). Одни виды пластид могут переходить в другие. Хлоропласты характерны для зеленых клеток растений, в них осуществляется фотосинтез. Хромопласты определяют окраску плодов, лепестков цветов и других окрашенных частей растений.

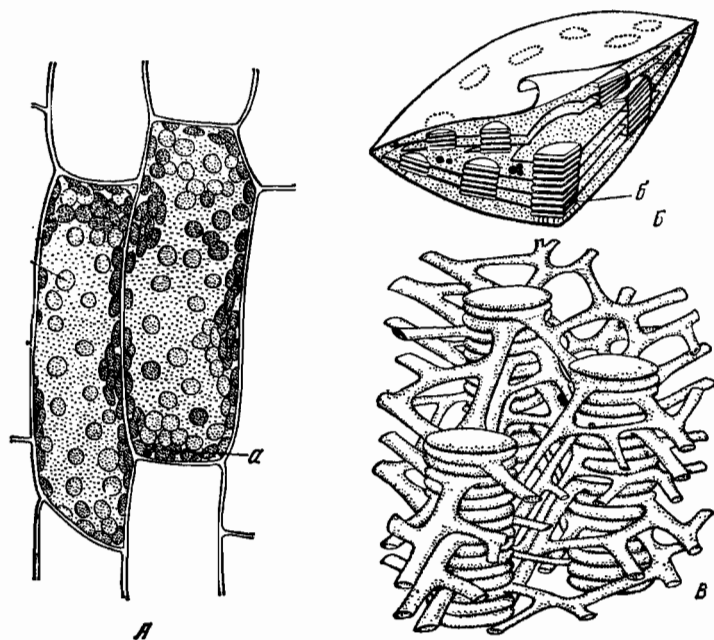


Рис. 9.

А — хлоропласты (*а*) в клетках листа элодея, видимые в световом микроскопе; *Б* — схема внутреннего строения хлоропласта с гранами (*б*), представляющими собой стопки из плоских мешочков, расположенные перпендикулярно поверхности хлоропласта; *В* — более подробная схема, на которой видны анастомозирующие трубочки, соединяющие отдельные камеры гран.

Тонкое строение пластид, в частности хлоропластов высших растений, изучено с помощью электронной микроскопии. Хлоропласт имеет двойную наружную мембрану. Внутренняя структура также состоит из мембран, между которыми находятся г р а н ы. Они представляют собой зерна, образованные плотно прилегающими друг к другу мешочками из двойных мембран.

Хлоропласты, по-видимому, могут размножаться делением.

Обращает на себя внимание, что пластиды ранних стадий развития — пропластиды — напоминают митохондрии с малым числом крист.

Сходство в структуре между хлоропластами и митохондриями, очевидно, обусловлено значительным сходством их функций. Как говорилось выше, в митохондриях происходит трансформация энергии, освобождающейся в результате диссимиляции. В хлоропластах происходит фотосинтез (см. ниже), сопровождающийся трансформацией солнечной энергии в химическую.

Лизосомы (от греч. *lysis* — растворение, *soma* — тело) — шаровидные образования, имеющие диаметр от 0,2 до 0,8 μ . В лизосомах содержатся ферменты, разрушающие большие молекулы сложных органических соединений, поступающих в клетку. Поступившие в клетку вещества подготавливаются для синтеза собственных белков данной клетки. Тончайшие мембраны лизосомы изолируют их содержимое от остальной цито-

плазмы. Повреждение лизосом и выход ферментов из них в цитоплазму приводят к быстрому растворению (лизису) всей клетки. Пищеварительные вакуоли в теле простейших и в фагоцитах образуются, по-видимому, в результате слияния лизосом.

Цитоплазматическая мембрана поддерживает постоянство внутренней среды клетки, отличающейся от окружающей клетку внешней среды. Цитоплазматическая мембрана принимает непосредственное участие в процессах обмена клетки со средой — поступлении веществ в клетку и выведении их из клетки. В тканях растений между соседними клетками образуются цитоплазматические мостики — плазмодесмы. Через плазмодесмы обеспечивается связь цитоплазмы рядом лежащих клеток. Цитоплазматическая мембрана снаружи может быть покрыта, как, например, в растительных клетках, клеточной оболочкой.

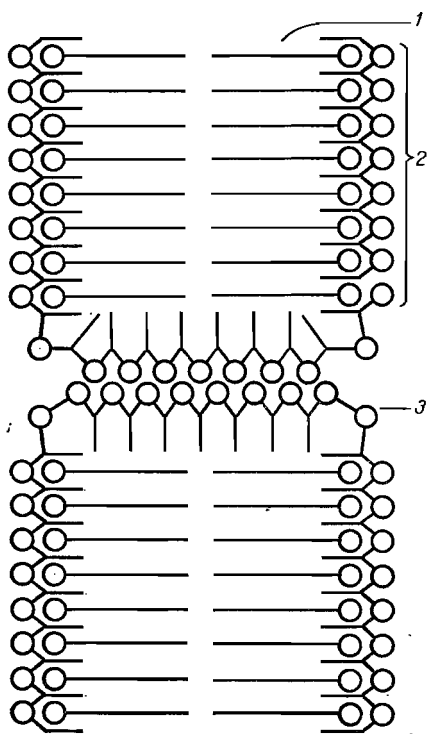


Рис. 10. Схема строения плазматической мембраны.

1 — молекулы липидов; 2 — молекулы белка; 3 — поры.

Клеточная оболочка не является обязательной составной частью клетки. Оболочки в растительных клетках состоят из клетчатки (целлюлозы) или пектина. Наружные оболочки яйцевых клеток морских животных и амфибий состоят преимущественно из муцина. Эпителиальные и некоторые другие клетки покрыты снаружи веществами, содержащими гиалуроновую кислоту. Предполагается, что вещества, входящие в состав клеточной оболочки, выделяются клеточной поверхностью.

Клеточные оболочки служат для соединения клеток друг с другом, для концентрации определенных веществ на поверхности клетки, а также могут выполнять другие функции.

Включения

Включения представляют собой продукты жизнедеятельности клетки. Ими могут быть плотные частицы — гранулы, жидкие капли — вакуоли, а также кристаллы. Некоторые вакуоли и гранулы окружены мембранами. В зависимости от выполняемых функций включения условно делят на три группы: трофического, секреторного и специального значения.

Включения трофического значения — это капельки жира, гранулы крахмала, гликогена, белка. В небольших количествах они присутствуют во всех клетках и используются в процессе ассимиляции. Но в некоторых специальных клетках они накапливаются в большом количестве. Так, много крахмальных зерен в клетках клубней картофеля, гранул гликогена — в клетках печени. Количественное содержание этих включений меняется в зависимости от физиологического состояния клетки и всего организма. У голодного животного клетки печени содержат значительно меньше гликогена, чем у сытого.

Включения секреторного значения образуются преимущественно в клетках желез и предназначены для выделения из клетки. Количество этих включений в клетке также зависит от физиологического состояния.

организма. Так, клетки поджелудочной железы голодного животного богаты каплями секрета, а сытого — бедны ими.

Включения специального значения встречаются в цитоплазме высокодифференцированных клеток, выполняющих специализированную функцию. Примером их может служить гемоглобин, диффузно рассеянный в эритроцитах.

Мембранный принцип строения внутриклеточных структур

При изучении различных клеток животных, растений и бактерий всегда обнаруживается, что клеточные органоиды имеют в основе своей мембранные структуры. Они характерны для эндоплазматической сети, комплекса Гольджи, оболочек и крист митохондрий, пластид, ядерной оболочки и клеточной мембраны. По современным представлениям элементарная мембрана является универсальной структурной единицей клеточных органоидов. Как показали химические исследования, рентгеноструктурный анализ, а также изучение клеток с помощью электронного микроскопа, элементарная мембрана (рис. 10) состоит из трех слоев. Толщина каждого слоя около 25 Å. Оба наружных слоя состоят из плотно прилегающих друг к другу, лежащих в один ряд белковых молекул, часть которых обладает ферментативными свойствами. Средний слой составляют два ряда липидных молекул. Каждая молекула липида имеет две части: водорастворимую концевую группу (глицерин и фосфатная группа) и водонерастворимую концевую группу (жирные кислоты). В клеточных мембранах липидные молекулы располагаются водонерастворимыми концами друг к другу, а водорастворимыми концами направлены наружу, к белковым слоям.

СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ЯДРА

Форма и строение ядра

Ядро (синонимы: лат. *nucleus*, греч. *karyon*) обычно округлое, шарообразное, но может быть и другой формы: палочковидной, серповидной, лопастной (рис. 11). Форма ядра зависит как от формы клетки, так и от функций, которые она выполняет. В клетках с высокой физиологической активностью форма ядер сложная, что увеличивает отношение поверхности ядра к его объему. Например, сегментоядерные лейкоциты имеют многолопастные ядра. Еще более сложная форма ядер в железистых клетках. Обычно в клетках находится одно ядро, реже — несколько.

Размеры ядра обычно зависят от величины клетки; при увеличении объема цитоплазмы растет и объем ядра. Абсолютные размеры ядер колеблются в пределах от 2 до 600 м. Соотношение объемов ядра и цитоплазмы называется ядерно-плазменным отношением. Есть основания предполагать, что нарушение этого соотношения является одним из факторов клеточного деления.

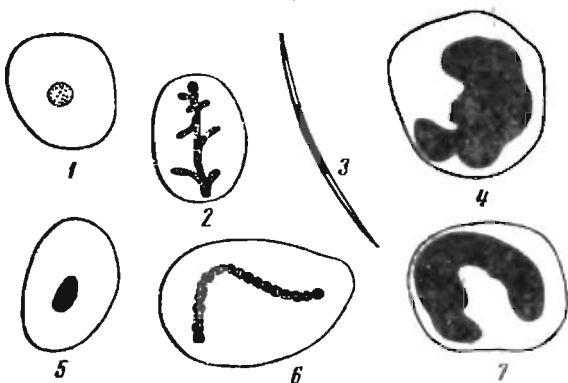


Рис. 11. Различная форма ядер.

1 — круглая; 2 — ветвистая; 3 — палочковидная; 4 — лопастная; 5 — овальная; 6 — четковидная; 7 — подковообразная.

Вещество ядра представляет собой плотный коллоид, содержащий белки и нуклеиновые кислоты.

Ядро клетки заполнено ядерным соком (кариолимфой) и содержит одно или несколько ядрышек. В ядре неделящейся клетки обнаруживаются глыбки и гранулы хроматина. Хроматин представляет собой комплекс белков и дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) и входит в состав хромосом. Хромосомы — наиболее характерные структурные компоненты ядра. В период между делениями клетки, в интерфазе, хромосомы, как правило, не обнаруживаются в световом микроскопе.

Ядрышки содержат рибонуклеиновую кислоту (РНК). Через ядерную оболочку или мембрану осуществляется проникновение веществ из ядра в цитоплазму и обратно, т. е. сложные и интенсивные процессы обмена между ядром и цитоплазмой. Ядерная мембрана отсутствует в клетках сине-зеленых водорослей и бактерий.

Хромосомы

Хромосомы (от греч. *chroma* — цвет, *soma* — тело) имеют форму нитей, палочек, петель и т. д. По длине хромосомы неоднородны. В них различают первичную перетяжку — центромеру (кинетохор) и плечи

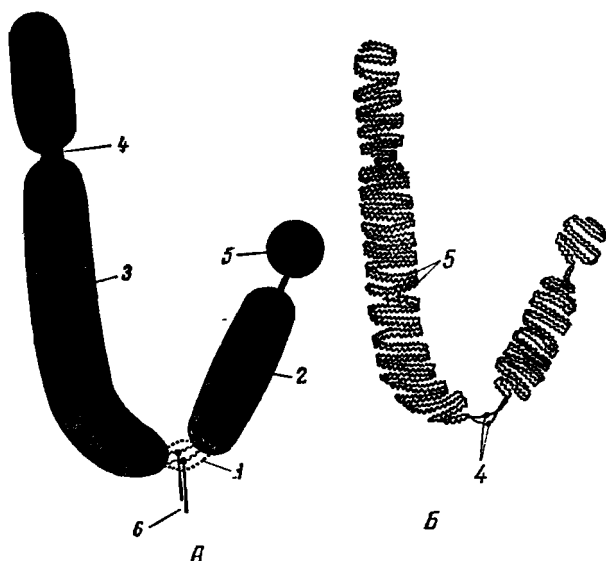


Рис. 12. Строение хромосомы.

А — внешний вид: 1 — центромера; 2 — короткое плечо; 3 — длинное плечо; 4 — вторичная перетяжка; 5 — спутник; 6 — нить веретена. *Б* — внутренняя структура той же хромосомы; 4 — центромера; 5 — две хроматиды.

(рис. 12). Место расположения центромеры обуславливает форму хромосомы. Если центромера находится у конца хромосомы, то она палочкообразная, если посередине, то хромосома похожа на равноплечую шпильку; если же центромера сдвинута от центра, шпилька оказывается с плечами различной величины. Если на хромосоме есть глубокие вторичные перетяжки, образуются отделяемые ими участки — спутники.

В плечах хромосом видны участки более толстые и более интенсивно окрашенные — хромомеры, чередующиеся с межхромомерными нитями. Вследствие этого хромосома может напоминать нитку неравномерно нанизанных бус.

Мельчайшими структурными компонентами хромосомы являются нуклеопротеидные микрофибриллы (от лат. fibrilla — волоконец), видимые лишь в электронный микроскоп. Нуклеопротеид — соединение белков с нуклеиновыми кислотами, в данном случае с ДНК, молекулы которой имеют форму вытянутых нитей. Лежащие вдоль хромосомы ми-

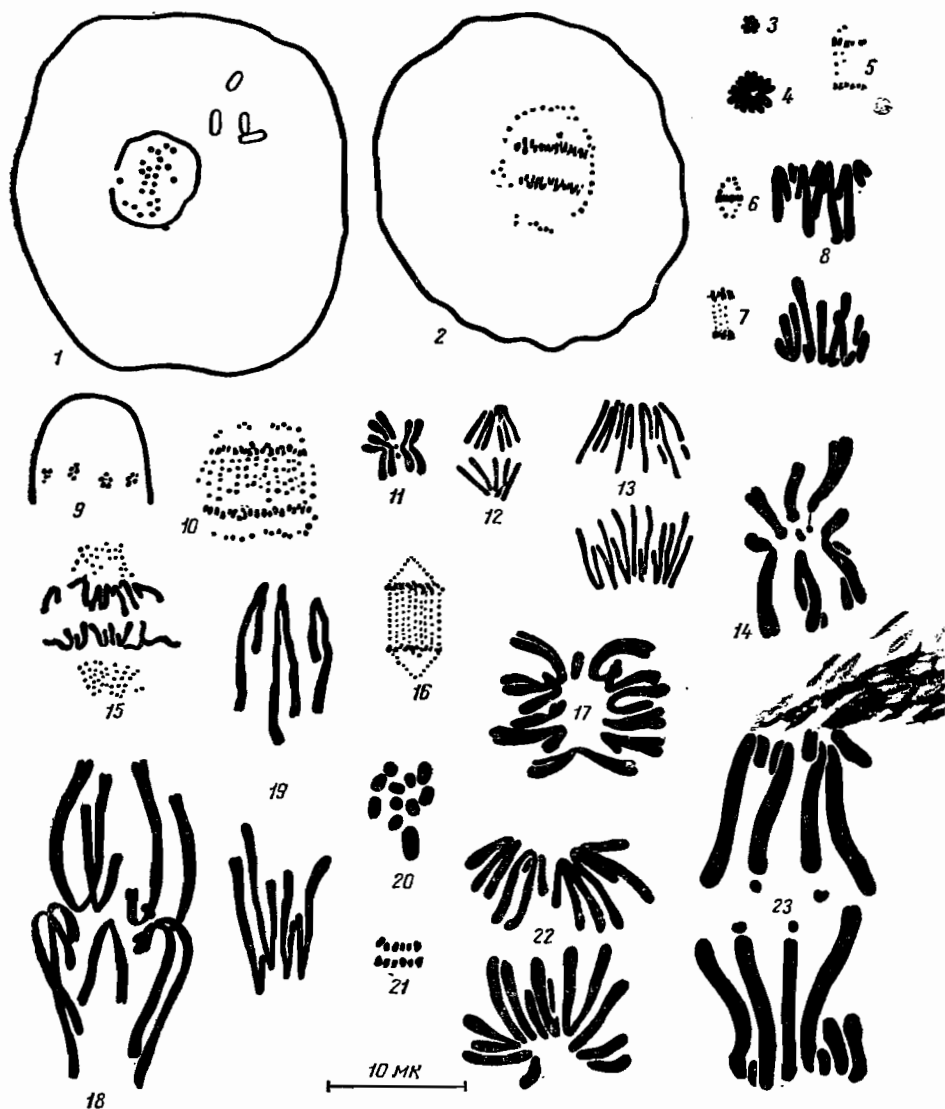


Рис. 13. Хромосомы разных видов растений и животных, изображенные в одном масштабе.

1,2 — амеба; 3,4 — диатомовые водоросли; 5—8, 18, 19 — зеленые водоросли; 9 — гриб-мухомор; 10 — лилия; 11, 12 — муха дрозофила; 13 — рыба-семга; 14 — растение из семейства сложноцветных — скерда; 15 — растение из семейства ароидных; 16 — бабочка хохлатка; 17 — насекомое из семейства саранчевых; 20 — клоп воломерка; 21 — цветочный клоп; 22 — земноводное амбистомы; 23 — растение из семейства лилейных — алоэ.

крофибриллы спирально закручены и образуют пару или несколько пар нитей — хромонем (от греч. пета — струна). Хромонемы спирально закручены и уплотнены, именно поэтому они обнаруживаются и в световом микроскопе у некоторых организмов. От степени спирализации хромонемы зависит длина хромосомы. На различных участках одной и той же хромосомы степень спирализации неодинакова, чем обусловлена

различная интенсивность окраски хромосомы. В период между делениями клетки хромосомы деспирализованы и поэтому не видны.

Установлено, что каждый вид растений и животных имеет свое определенное и постоянное число хромосом. Другими словами, число хромосом и характерные особенности их строения — видовой признак. Эта особенность известна как правило постоянства числа хромосом. Так, в ядрах всех клеток лошадиной аскариды (*Parascaris megaloccephala univalens*) находится по 2 хромосомы, у мухи дрозофилы (*Drosophila melanogaster*) — по 8, у человека (*Homo sapiens*) — по 46 (рис. 13).

Примеры числа хромосом в ядрах клеток некоторых видов растений и животных представлены в табл. 2.

Таблица 2

Число хромосом у некоторых видов растений и животных

Растения	Животные
Водоросль спирогиры (<i>Spirogyra</i>) — 24	Малярийный плазмодий (<i>Plasmodium malariae</i>) — 2
Сосна (<i>Pinus silvestris</i>) — 24	Гидра (<i>Hydra vulgaris</i>) — 32
Смородина (<i>Ribes rubrum</i>) — 16	Речной рак (<i>Astacus fluviatilis</i>) — около 116
Рожь (<i>Secale cereale</i>) — 14	Таракан (<i>Blata orientalis</i>) — 48
Боб (<i>Vicia faba</i>) — 12	Комнатная муха (<i>Musca domestica</i>) — 12
Горох (<i>Pisum sativum</i>) — 14	Сазан (<i>Cyprinus carpio</i>) — 104
Томат (<i>Lycopersicum esculentum</i>) — 24	Окунь (<i>Perca fluviatilis</i>) — 28
Кукуруза (<i>Zea mays</i>) — 20	Зеленая лягушка (<i>Rana esculenta</i>) — 26
	Голубь (<i>Columba livia</i>) — 80
	Кролик (<i>Lepus cuniculus</i>) — 44
	Шимпанзе (<i>Anthropopithecus pan</i>) — 48

Как видно, число хромосом не зависит от высоты организации и не всегда указывает на филогенетическое родство: одно и то же число может встречаться у очень далеких друг от друга форм и сильно разниться у близких видов. Но очень важно, что у всех организмов, относящихся к одному виду, число хромосом в ядрах всех клеток, как правило, постоянно.

Следует обратить внимание на то, что во всех приведенных выше примерах число хромосом четное. Это связано с тем, что хромосомы составляют пары (правило парности хромосом). У лошадиной аскариды одна пара хромосом, у дрозофилы — 4, у человека — 23.

Хромосомы, которые относятся к одной паре, называются гомологичными. Гомологичные хромосомы абсолютно подобны друг другу, у них одинаковые размеры и форма, совпадают расположение центромера, порядок расположения хромомер и междухромомерных нитей, а также другие детали строения.

Негомологичные хромосомы всегда имеют отличия. Каждая пара хромосом характеризуется своими особенностями. В этом выражается правило индивидуальности хромосом.

В последовательных генерациях клетки сохраняется постоянное число хромосом и их индивидуальность вследствие того, что хромосомы обладают способностью к авторепродукции при делении клетки. Поэтому мы вправе говорить не только «каждая клетка от клетки», но и «каждая хромосома от хромосомы». В этом выражается правило непрерывности хромосом.

В ядрах клеток тела (соматических клеток) содержится полный, двойной набор хромосом. В нем каждая гомологичная хромосома имеет своего партнера. Такой набор хромосом называется диплоидным, его принято обозначать как 2n.

В ядрах половых клеток в отличие от соматических из каждой пары гомологичных хромосом присутствует лишь один представитель. Так, в

ядрах половых клеток лошадиной аскариды всего одна хромосома, дрозофилы — 4, человека — 23. Все они различны, негомологины. Такой одинарный набор хромосом называется гаплоидным и обозначается как n . При оплодотворении происходит слияние половых клеток, каждая из которых вносит в зиготу (оплодотворенную половую клетку) гаплоидный набор хромосом и восстанавливается диплоидный набор: $n + n = 2n$. Следовательно, в диплоидном наборе одна из гомологичных хромосом происходит от одного из родителей, вторая — от другого.

При сравнении хромосомных наборов из соматических клеток мужских и женских особей, принадлежащих к одному виду, обнаружилось отличие в одной паре хромосом. Эта пара получила название — половых хромосом, или гетерохромосом. Все остальные пары хромосом, одинаковые у обоих полов, имеют общее название аутосом. Так, у дрозофилы три пары аутосом и одна пара гетерохромосом.

Кариотип человека

Диплоидный набор хромосом клетки называется кариотипом (от греч. *karyon* — ядро, *type* — форма). Этот термин введен в 1924 г. советским цитологом Г. А. Левитским. Нормальный кариотип человека включает 46 хромосом, или 23 пары; из них 22 пары аутосом и одна пара — половых хромосом (гетерохромосом).

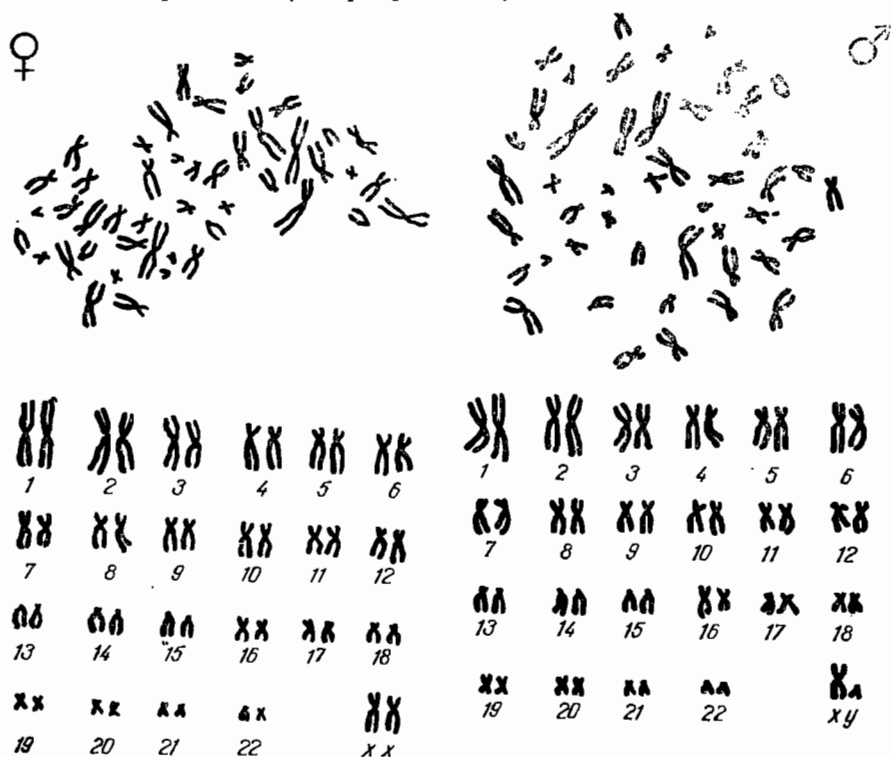


Рис. 14. Кариотип человека.

Слева — женщины, справа — мужчины. Вверху — хромосомные комплексы, внизу — идиограммы. В идиограммах хромосомы расположены попарно в порядке убывающей величины. Особо выделены половые хромосомы; у женщины — XX, у мужчины — XY.

Для изучения кариотипа человека (рис. 14) используют мазки костного мозга или культуры лейкоцитов, где хромосомы видны лучше, чем в других клетках. Нередко применяется методика, при которой клетки из культуры тканей обрабатываются колхицином и гипотоническим рас-

твором, после чего окрашиваются. Благодаря такой обработке каждая хромосома четко видна. Длина хромосом человека составляет примерно 4—6 μ .

Чтобы легче было разобраться в сложном комплексе хромосом, составляющем кариотип, их располагают в виде идиограммы (от греч. *idios* — своеобразный, *gramma* — запись). Составление идиограмм, как и сам термин, предложено советским цитологом С. Г. Навашиным (1857—1930). В идиограмме хромосомы располагаются попарно в порядке убывающей величины (см. рис. 14). Исключение делается для половых хромосом, которые выделяются отдельно. В 1960 году была принята международная классификация, по которой хромосомы клеток тела человека обозначаются номерами. Наиболее крупной паре хромосом присвоен № 1, следующей — № 2 и т. д. Самая маленькая пара хромосом человека № 22. Как хорошо видно на идиограмме, пару половых хромосом женщины составляют две одинаковые крупные хромосомы, названные X-хромосомами. У мужчин одна X-хромосома, такая же, как и у женщин, а другая — гораздо меньшая Y-хромосома.

Постоянство числа, индивидуальность и сложность строения, авторепродукция и непрерывность в последовательных генерациях клеток говорят о большой биологической роли хромосом. Действительно, установлено, что хромосомы являются носителями наследственной информации (см. главу VII). Выяснено, что наследственная информация дискретна, ее составляют многочисленные гены, расположенные вдоль хромосом в линейном порядке. Каждый ген занимает свое постоянное, определенное место (локус) в определенной хромосоме.

Гомологичные хромосомы имеют один и тот же набор генетических локусов, поэтому они взаимозаменяемы. Негомологичные хромосомы имеют различные наборы генетических локусов, поэтому они взаимозаменяемы. Вся генетическая информация, необходимая для развития организма, содержится только в полном комплекте всех негомологичных хромосом (т. е. в полном гаплоидном наборе хромосом).

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПРОТОПЛАЗМЫ

Элементный состав протоплазмы

Изучение элементного химического состава протоплазмы подтверждает тесное единство всей природы. Живые организмы состоят из тех же химических элементов, что и тела неживой природы.

Из известных в настоящее время науке 104 химических элементов, составляющих периодическую систему Менделеева, свыше 70 входят в состав организмов. Это, разумеется, не предел наших знаний об элементном составе протоплазмы. По-видимому, дальнейшие исследования обнаружат в организмах еще ряд химических элементов. Допустимо предположить, что нет таких элементов в неживой природе, которые в каком-то количестве не входят в состав тех или иных организмов. Химические элементы, которые принимают участие в процессах обмена веществ и обладают выраженной биологической активностью (таких около 40), называются биогенными.

Элементный анализ протоплазмы растений и животных показывает, что она в среднем содержит: кислорода около 70% общего веса, углерода 18% и водорода 10%. В сумме эти три элемента составляют более 98% общего живого веса.

Затем следуют кальций, азот, калий и кремний, входящие в состав живых организмов в десятых долях процента, а также фосфор, магний, сера, хлор, натрий, алюминий и железо, составляющие сотые доли процента. Названные элементы вместе с кислородом, водородом и углеродом

составляют 99,99% веса живых организмов; поскольку они находятся в них в сравнительно большом количестве, их называют макроэлементами.

В несколько меньшем количестве встречаются марганец, бор, медь, цинк, фтор, барий, никель, литий, йод, кобальт, хром. Они составляют тысячные, десятитысячные и стотысячные доли процента к весу тела и получили название микроэлементов. Наконец, в еще меньшем количестве обнаружены ультрамикроэлементы: ртуть, золото, радий и др., составляющие миллионные доли процента.

Важность того или иного элемента определяется не только его количеством. Многие микро- и ультрамикроэлементы оказались жизненно необходимыми.

Элементный состав протоплазмы из клеток организмов разных видов несколько варьирует, что стоит в связи с различным характером обмена веществ. Более того, акад. В. И. Вернадский (1863—1945) обнаружил, что некоторые из организмов являются интенсивными накопителями определенных элементов. Так, ряд морских водорослей накапливает йод, лютики — литий, ряска — радий, диатомовые водоросли и злаки — кремний, моллюски и ракообразные — медь, позвоночные — железо, некоторые бактерии — марганец. Но элементный химический состав организмов и химический состав окружающей среды всегда существенно отличаются. Так, кремния в почве около 33%, а в растениях лишь 0,15%; наоборот, кислорода в почве около 49%, а в растениях 70% и т. д. Это указывает на избирательную способность организмов извлекать определенные химические элементы, необходимые для построения и жизнедеятельности протоплазмы.

Химические связи

При взаимодействии отдельных молекул как органических, так и неорганических веществ возникают новые химические связи между реагирующими молекулами.

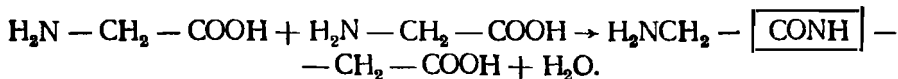
Основные химические связи — ионная и ковалентная. Кроме того, встречается еще ряд химических связей, из которых для органических соединений, особенно в живых организмах, большое значение имеет также водородная связь.

Ионная связь образуется вследствие притяжения частиц с разноименными зарядами:



Подобный тип связи в организмах присущ главным образом неорганическим соединениям.

Ковалентная связь осуществляется за счет обобщения электронной пары двух различных атомов, отличается прочностью и требует для своего образования затраты энергии; образование и разрыв этих связей происходят в ходе ферментативных реакций. В организмах особенно распространено образование эфирных и пептидных связей, которые сопровождаются отщеплением воды. Пример пептидной связи:



Водородная связь возникает за счет атома водорода одной молекулы и электроннодонорных атомов второй молекулы, как, например, при ассоциации спиртов или при межмолекулярном взаимодействии спиртов с аминами:



НЕОРГАНИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ

Вода

Вода — самое простое химическое соединение, входящее в состав живых организмов. По количественному содержанию в протоплазме она стоит на первом месте. Например, вода составляет 95% веса медузы. В бактериях ее от 76 до 86%. В теле человека в общем около $\frac{2}{3}$ веса приходится на воду.

Высокое содержание воды в протоплазме живых организмов указывает на важную роль ее в процессах жизнедеятельности. Большое биологическое значение имеют физические свойства воды, обусловленные асимметричным строением ее молекулы. В ней центры тяжести положительных и отрицательных зарядов не совпадают, поэтому молекула воды является маленьким постоянным электромагнитом, т. е. диполем.

Вода в клетке находится в двух формах: связанной и свободной.

В связанном состоянии находится около 4—5% всей ее массы. Связанную воду составляют те молекулы воды, которые водородными и другими связями непрочно соединены с белками. Вокруг молекул белка в коллоидном растворе образуются водные, или сольватные (от лат. *solvere* — распускать), оболочки. Они изолируют белковые молекулы друг от друга, препятствуют их агрегации. Молекулы воды, действуя как диполь, могут вступать в связь с положительно и отрицательно заряженными группами белков. В белковой молекуле каждая аминная группа способна связать 2,6 молекулы воды. Сольватная («связанная») вода прочно удерживается коллоидными частицами, не растворяет солей, замерзает только при очень низкой температуре, близкой к -40° .

Основная масса (около 95%) воды в клетке находится в свободном состоянии. Она играет роль растворителя химических веществ и среды, в которой совершаются жизненно важные химические реакции. Многие из них происходят с участием молекул воды: они могут включаться в ферментативные реакции, а также образуются в клетке при окислении ряда веществ. Необходима вода и для удаления различных веществ из клетки.

К числу важных физических свойств воды следует отнести высокую теплоемкость, в 4 раза превышающую теплоемкость воздуха, высокую теплопроводность, значительно большую, чем у других жидкостей; и большую величину теплоты парообразования. Благодаря этим особенностям вода, с минимальным изменением своей собственной температуры, хорошо предохраняет протоплазму от резких изменений температуры, обеспечивает равномерное распределение тепла по клетке и во всем организме, предохраняет организмы от перегревания.

В организме вода играет еще и ту роль, что межтканевые жидкости, состоящие преимущественно из воды, смачивают, как бы смазывают покровы там, где происходит трение одного органа о поверхность другого, например в суставах.

Большим биологическим значением воды можно объяснить параллелизм между интенсивностью обмена веществ и содержанием ее в органах и тканях. В сером веществе мозга около 86% воды, в клетках почек — 83%, в мышцах сердца — 79%, в печени — 70%. Наименьшее количество воды в костях — около 22% — и в эмали зубов — около 10%.

Семена, содержащие очень мало воды, характеризуются очень низкой интенсивностью обмена веществ.

При снижении интенсивности обмена у животных, например при анабиозе, количество воды уменьшается. С возрастом содержание ее в организме также снижается. Так, эмбрион человека 1½-месячного возраста содержит 97,5% воды, 8-месячный эмбрион — около 83%, новорожденный — 74%, а взрослый человек — около 66%. Возрастное уменьшение

интенсивности процессов жизнедеятельности, несомненно, стоит в связи с изменением содержания воды.

Интенсивность обновления воды в организме зависит от условий среды, к обитанию в которой приспособлен данный вид. Обновление воды, равное объему организма у амёбы, осуществляется за неделю, у человека — за месяц, у черепахи — за год, у кактуса — за 29 лет.

Минеральные соли

Минеральные соли играют важную роль в живых организмах. Они могут находиться либо в диссоциированном состоянии, либо в соединениях с белками, углеводами и липидами.

Калиевые, натриевые, магниевые соли серной, соляной, фосфорной и других кислот, образуя соединения с белками, входят в состав протоплазмы. От них зависит кислотно-щелочное равновесие в протоплазме и плазме крови. Ионы солей оказывают влияние на возбудимость нервной и мышечной тканей, а также активируют ферменты.

Нормальное протекание процессов в протоплазме возможно лишь при определенном пропорциональном соотношении солей. В частности, необходимо пропорциональное поступление калия и натрия в среду, окружающую клетку. Обнаружено, что в живой клетке калия почти в 30 раз больше, чем в окружающей среде, а натрия в 10 раз меньше. Повышение содержания калия оказывает токсическое действие на сердечную и другие мышцы. Недостаток калия в клетках нарушает нормальную функцию ряда органов.

Раковины моллюсков и наружный скелет ракообразных состоят преимущественно из солей кальция. Фосфорная, угольная и фтористая соли кальция, а также соли натрия, калия и магния входят в состав скелета позвоночных.

Отложение кальция в костях, осуществляемое специальными клетками, происходит только в присутствии фосфора, когда соотношение кальция и фосфора составляет 2 : 1. Отложение фосфора возможно только в присутствии витамина D. При его недостатке рост нарушается. Следовательно, между различными неорганическими соединениями в клетке и во всем организме возникает взаимозависимость.

Большая биологическая роль ионов неорганических веществ выражается также в том, что с ними связана проницаемость клеточных мембран и накопление воды в тканях (см. ниже).

Недостаток или избыток тех или иных минеральных солей вызывает нарушение жизнедеятельности и может привести к гибели организма. Особенно велико значение минеральных веществ для растущих организмов. Повышается потребность в минеральных веществах у женщин и у животных при беременности, в связи с ростом зародыша.

Микроэлементы

Микроэлементы (от греч. mikros — малый). Особое значение имеет ряд элементов, входящих в протоплазму в ничтожных количествах, но являющихся жизненно важными. К ним относятся кобальт, медь, цинк, марганец, бор, молибден, никель, стронций, свинец, йод и некоторые другие. Микроэлементы входят в состав гормонов и ферментов, оказывают влияние на ферментативные процессы в клетке и на основные функции организма: кроветворение, рост, развитие, размножение. Так, цинк входит в молекулу гормона поджелудочной железы — инсулина, йод — в молекулу гормона щитовидной железы — тироксина, кобальт — в молекулу витамина B₁₂ и т. д. Недостаток определенных микроэлементов в пище приводит к нарушению обмена веществ и возникновению заболеваний. В ряде местностей и стран, так называемых геохимических про-

винциях, воды и почвы имеют пониженное содержание некоторых микроэлементов, что становится причиной эндемичных (местных) заболеваний. Там, где недостаток йода, распространен эндемичный зоб. Профилактика зоба осуществляется в СССР в государственном масштабе: в местностях, неблагоприятных по этому заболеванию, в продажу поступает йодированная поваренная соль. Тяжелые заболевания вызывает недостаток кобальта. При этом у животных развивается авитаминоз B_{12} . Недостаточное содержание фтора в питьевой воде приводит к массовым заболеваниям зубов кариесом. При повышенном содержании фтора в питьевой воде некоторые животные страдают другой болезнью скелета и зубов — флюорозом; кости и зубы при этом заболевании становятся хрупкими и разрушаются.

ОРГАНИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ

По своей структуре большинство органических соединений, входящих в состав протоплазмы, характеризуется длинными молекулами, состоящими из повторяющихся элементарных единиц, соединенных ковалентными связями. Эти единицы получили название мономеров, а образованная мономерами макромолекула называется полимером. Наиболее важная биологическая роль принадлежит следующим полимерам: белкам, нуклеиновым кислотам и полисахаридам (углеводам). Кроме того, в жизнедеятельности клетки большое значение имеют липиды, а также витамины.

Углеводы

Термин «углеводы» введен русским химиком К. Шмидтом (1822—1894) в 1844 г. В состав углеводов входят углерод, кислород, водород. Углеводы, имеющие биологическое значение, делятся на три класса: моносахариды, дисахариды и полисахариды. Моно- и дисахариды растворимы в воде, могут кристаллизоваться, их называют сахарами. Полисахариды не кристаллизуются.

Эмпирическая формула моносахарида $C_n (H_2O)_n$. В зависимости от числа углеродных атомов в молекуле моносахарида различают триозы, пентозы, гексозы, гептозы. Пентозы рибоза и дезоксирибоза входят в состав молекулы нуклеиновых кислот. С пентозой рибулозой связан процесс фотосинтеза. Гексоза глюкоза (виноградный сахар) — первичный энергетический материал для клеток. Она обязательно находится в крови. Снижение ее количества в крови влечет за собой немедленное нарушение жизнедеятельности нервных и мышечных клеток, иногда сопровождающееся судорогами и даже обморочным состоянием. Уровень содержания глюкозы в крови регулируется сложным механизмом нервной системы и желез внутренней секреции.

Дисахариды образуются при соединении двух моносахаридов (гексоз) с выделением молекулы воды. Эмпирическая формула дисахаридов $C_{12}H_{22}O_{11}$. К этому классу относятся сахароза и мальтоза у растений, а также лактоза у животных.

Полисахариды образуются в результате полимеризации большого числа моносахаридов (гексоз) с потерей соответствующего числа молекул воды. Их эмпирическая формула $(C_6H_{10}O_5)_n$. К полисахаридам относятся крахмал, гликоген, целлюлоза (клетчатка). Крахмал в виде включений накапливается в клетках растений, гликоген — в клетках животных. Из целлюлозы образованы оболочки клеток растений и межклеточные структуры растений.

Углеводы — один из основных источников энергии в организме. При окислении 1 г углеводов образуется 4,2 большой калории. Освобождение энергии происходит в результате окислительно-восстановительных реак-

ций. Резервные запасы сахара у животных находятся в печени (в виде гликогена), откуда они поступают в кровь.

Кроме энергетической, углеводы выполняют структурную и другие функции. Они входят в состав мембранных структур клетки, принимают участие в барьерных ее функциях.

Углеводы образуют сложные комплексы с белками — так называемые мукополисахариды. К этим соединениям относится большое количество биологически весьма активных веществ, например кислый полисахарид гиалуроновая кислота, входящая в состав оболочек яйцевых клеток, в ткань тестикул, в состав стекловидного тела глаза, многих видов соединительной ткани и т. д.

Другой полисахарид — хондроитинсульфат — составляет основное вещество хряща и костной ткани.

Сложный углевод — хитин — входит в состав наружного скелета членистоногих.

Важная роль углеводов как химических компонентов протоплазмы заключается еще и в том, что они, вступая в соединения с другими веществами, обуславливают ее коллоидные и осмотические свойства.

Липиды

Липиды (от греч. *lipos* — жир) — соединения, имеющие длинные углеводородные цепи или бензольные кольца, т. е. неполярные и гидрофобные структуры. Поэтому липиды нерастворимы в воде. Функции липидов разнообразны. Многие из них используются в организме для накопления энергии. К таковым относятся жиры, т. е. соединения трехатомного спирта (глицерина) и жирных кислот. Организмы могут переводить углеводы в жиры и накапливать в этой форме запасный энергетический материал. При окислении жиров образуются углекислый газ и вода с выделением 9,5 большой калории на 1 г жира.

У млекопитающих жир откладывается в значительных количествах в подкожной клетчатке и используется организмом при недостатке корма. Кроме того, жир служит надежным термоизолятором, предохраняющим животных от переохлаждения. Подкожный жир у человека создает определенную эластичность кожи.

Липиды легко вступают в соединения с белками, образуя липопротеиды. Они входят в состав клеточных мембран, органоидов, имеющих мембранный принцип строения и клеточное ядро. С ними связана проницаемость клеточных мембран для жирорастворимых веществ.

Липопротендом лецитином богата нервная ткань, яичный желток, сперма, семена сои, подсолнечника, зародыши пшеницы.

Липиды с глюкозой дают гликозиды. К числу широко известных веществ этого класса относится комплекс гликозидов (дигиталис), получаемых из растения наперстянки и используемых при лечении заболеваний сердца. В качестве второго примера гликозидов можно назвать буфотоксин, выделяемый кожными железами жаб и обладающий резко выраженными ядовитыми свойствами.

Белки

Жизнь всегда связана с белком. Энгельс писал: «Повсюду, где мы встречаем жизнь, мы находим, что она связана с каким-либо белковым телом, и повсюду, где мы встречаем какое-либо белковое тело, не находящееся в процессе разложения, мы без исключения встречаем и явления жизни»¹.

Белки, или протеины (от греч. *protos* — первичный), составляют от 50 до 85% органических соединений, входящих в состав живых орга-

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения. Т. 20. М., 1961, стр. 83.

низмов. Во всех тканях любых существ важнейшую часть составляют белки. Они входят в состав всех клеток, клеточных органоидов и межклеточных жидкостей. Токсины бактерий, яды змей и членистоногих, антитела, ферменты и гормоны также являются белками.

Белки содержат в среднем 53% углерода, 22% кислорода, 7% водорода, 16% азота, 2% серы. Кроме того, в их состав могут входить фосфор, железо, магний и др.

Русский химик Н. Н. Любавин (1845—1918) установил в 1871 г., что белки состоят из аминокислот. В настоящее время известно около 30 аминокислот, из которых в построении белковых молекул принимают участие двадцать (табл. 3).

Аминокислоты, из которых построены белки

Таблица 3

Моноаминомонокарбоновые	Гидроксилсодержащие
Глицин (Гли)	Треонин (Тре)
Аланин (Ала)	Серин (Сер)
Валин (Вал)	
Лейцин (Лей)	Серусодержащие
Изолейцин (Илей)	Цистин (Цис)
	Метионин (Мет)
Моноаминодикарбоновые	Ароматические
Глутаминовая кислота (Глу)	Фенилаланин (Фен)
Аспарагиновая кислота (Асп)	Тирозин (Тир)
Диаминомонокарбоновые	Гетероциклические
Аргинин (Арг)	Триптофан (Три)
Лизин (Лиз)	Пролин (Про)
Оксилизин (Олиз)	Оксипролин (Опро)
	Гистидин (Гис)

В клетке находятся свободные аминокислоты, составляющие аминокислотный фонд, за счет которого происходит синтез новых белков. Этот фонд пополняется аминокислотами, постоянно поступающими в клетку (за счет расщепления белков пищи пищеварительными ферментами) и образующимися в ней при расщеплении белков.

Строение аминокислоты можно записать в виде следующей общей формулы:



R — радикал, в состав которого могут входить различные группы: гидроксильная (OH), сульфгидрильная (SH) и др. Но самая интересная особенность аминокислот, как показывает название, заключается в том, что в их состав входят одновременно аминная, щелочная, группа (NH₂) и карбоксильная, кислотная, группа (COOH). Соединения, которые одновременно могут вести себя как кислоты и щелочи, называются амфотерными. Амфотерность обеспечивает аминокислотам и состоящим из них белкам огромную химическую потенцию. Кроме того, амфотерность обуславливает буферность этих соединений. Она противостоит изменению pH протоплазмы. Таким образом, для существования протоплазмы создаются наиболее благоприятные условия.

При соединении аминокислот в молекуле белка образуется химическая связь между карбоксильной группой одной аминокислоты и аминной группой другой. Одновременно при этом выделяется одна молекула воды. Связь, образуемая между молекулами аминокислоты — (CO—NH), называется пептидной. Соединение, полученное из двух аминокислот, называется дипептидом, из большего числа — полипептидом.

Различные белки имеют неодинаковые наборы аминокислот, которые могут комбинироваться в разной последовательности и различных пропорциях. Благодаря этому казалось бы небольшое число аминокислот (всего 20) создает очень большое число белков.

Молекула белка — типичный полимер; в ней аминокислоты следуют одна за другой, подобно бусам на нитке (рис. 15). Перестановка или замена всего одной-единственной аминокислоты влечет за собой значи-

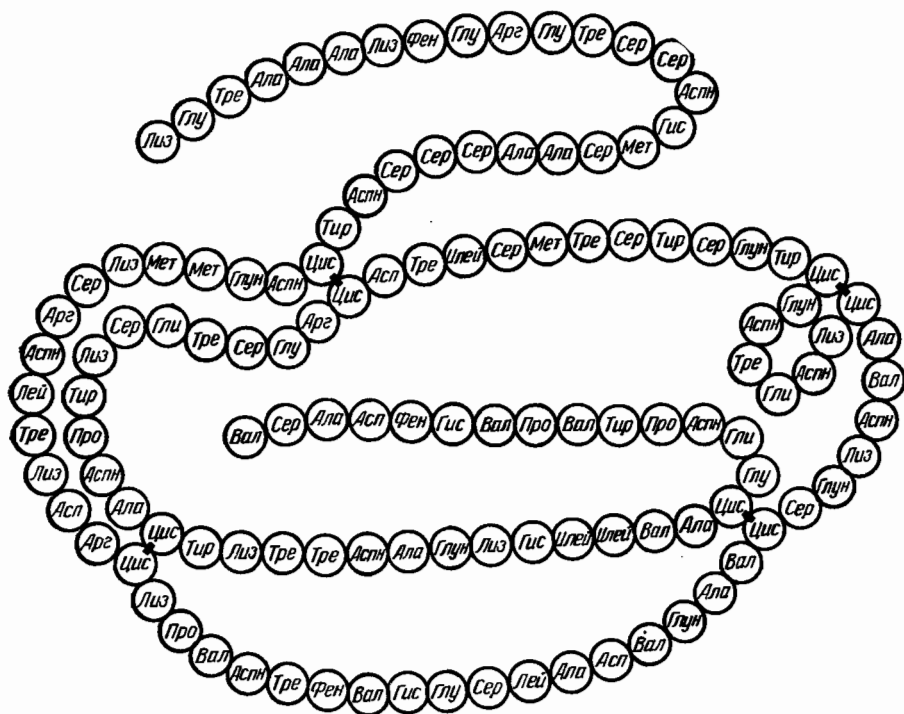


Рис. 15. Пример первичной структуры белка рибонуклеазы из поджелудочной железы быка.

тельные изменения. Так, в молекуле гемоглобина около 300 мономеров (аминокислот), но достаточно замены одного из них — глутаминовой кислоты — валином, чтобы свойства гемоглобина резко изменились. Люди с таким аномальным гемоглобином страдают наследственным заболеванием — серповидно-клеточной анемией (см главу VII)

Каждый вид организмов отличается своей видовой специфичностью белков. Даже в одном организме белки различных органов неодинаковы. В этом проявляется тканевая специфичность белков. В клетках мышц содержится белок миозин, молекулы которого способны сокращаться; в эритроцитах находится гемоглобин, обеспечивающий передачу кислорода тканям; белок, характерный для клеток кожи, — кератин, для клеток хряща — эластин, для костной ткани — коллаген; клетки нервной ткани содержат — нейтропротеины.

Видовая и даже индивидуальная специфичность белков обнаруживается биологическим (иммунологическим) методом. Введение животному какого-либо чужеродного белка, получившего в данном случае название антигена, вызывает у него образование специфических белков-антител, реагирующих именно с этим белком. Если был введен белок куриного яйца, то антитела будут образованы лишь против него, если сыворотка крови человека, то только против ее белков, а если возбу-

тель полиомиелита, активная реакция обнаружится лишь с ним. На этом зиждется приобретенный иммунитет. Следовательно, образование антител к чужеродным белкам биологически весьма полезно, однако одновременно оно служит существенным препятствием к применению трансплантации (пересадок органов и тканей) в хирургии (см. главу XI).



Рис. 16. Объемная модель третичной глобулярной структуры белковой молекулы мышечного белка миозина.

Аминокислоты в белковой молекуле имеют определенное пространственное расположение, которое удается выяснить при помощи рентгеноструктурного анализа. Первичной структурой белковой молекулы является полипептидная цепь (см. рис. 15).

Внутримолекулярные силы заставляют белковую цепь изгибаться, — так возникает вторичная структура. Молекула белка может быть складчатой и спиральной. Складчатая структура встречается обычно в белках с низким метаболизмом, например в кератине, входящем в состав ногтей и других роговых образований. Спиральное скручивание характерно для

молекул миозина. Именно такой характер структуры обуславливает сокращение мышечного волокна.

Большинству белковых молекул присуща третичная структура, получившая название глобулярной. Полипептидные цепи определенным образом скручиваются, образуя компактную третичную структуру — глобулу (рис. 16). При таком строении химическая активность сохраняется только теми аминокислотами, которые находятся на поверхности глобулы. Аминокислоты внутри клубка изолированы от непосредственных химических взаимодействий с веществами, окружающими молекулу, однако внутри глобулы витки молекулы близко подходят друг к другу и между атомами соседних витков возникает взаимное притяжение. Глобулярный характер обнаружен у всех важнейших для жизни белков. В ряде случаев группы белковых молекул образует устойчивые комплексы. Это уже четвертичная структура белковых микромолекул. Так, гемоглобин выполняет свою физиологическую функцию только в виде комплексов из четырех белковых глобул, составляющих макромолекулу.

Молекулы белков обладают очень крупными размерами. Молекулярный вес самого простого белка цитохрома равен 13 000, пепсина — 35 000, уреазы — 480 000, гемоцианина — 8 910 000 и т. д. На рис. 17 показаны сравнительные размеры и форма некоторых глобулярных белков крови. Крупные размеры молекул придают особые физические свойства растворам белков (см. ниже).

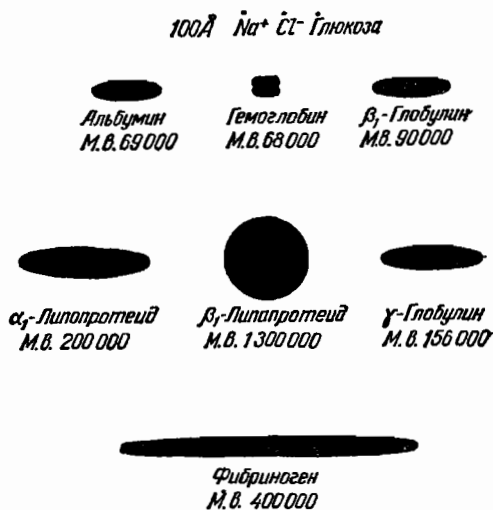


Рис. 17. Относительные размеры и форма молекул белка.

Многие белки вступают в соединение с небелковыми веществами; такие соединения носят общее название протейдов. Ими являются, например, нуклеопротейды, т. е. белки, связанные с нуклеиновыми кислотами, хромопротейды, в которых белок связан с определенными пигментами, и др. Нуклеопротейды обязательно присутствуют во всех клетках и даже вирусах. К числу хромопротейдов относятся гемоглобин и хлорофилл.

В клетке белки выполняют структурные, сократительную и ферментативные функции.

Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты (от лат. *nucleus* — ядро) открыты Мишером еще в 1870 г., однако их огромная биологическая роль стала ясна лишь в последние десятилетия. С нуклеиновыми кислотами связаны процессы синтеза белка, а этим в свою очередь определяется характер обмена веществ, закономерности роста и развития, явления наследственности и изменчивости. Нарушения в структуре нуклеиновых кислот влекут за собой патологические состояния.

В состав нуклеиновых кислот входят углерод, кислород, водород, азот и фосфор. Известны две группы этих кислот: рибонуклеиновая (РНК) и дезоксирибонуклеиновая (ДНК). Они отличаются химическим строением и биологическими свойствами.

Некоторые вирусы содержат только РНК, другие — только ДНК, но клетки бактерий, всех одноклеточных и многоклеточных растений и животных содержат нуклеиновые кислоты обоих типов. ДНК и РНК имеют в клетке различную локализацию. ДНК находится преимущественно в ядре, входит в состав хроматина, сосредоточена в хромосомах. В ядре ДНК вступает в соединения с гистонами и протаминами, образуя нуклеопротейды. Согласно последним данным, ДНК входит в состав органоидов цитоплазмы, например митохондрий. Основные хранители РНК — ядрышки, находящиеся в ядре, и рибосомы, расположенные в цитоплазме. Кроме того, РНК находится в цитоплазматическом матриксе.

Нуклеиновые кислоты состоят из длинных цепей, в которых отдельные звенья представляют собой нуклеотиды. В каждый нуклеотид входит молекула фосфорной кислоты, моносахарида (рибозы или дезоксирибозы) и одно из четырех азотистых оснований: аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) и тимин (Т) или урацил (У) (рис. 18).

РНК содержит моносахарид — рибозу ($C_5H_{10}O_5$). В состав ДНК входит моносахарид — дезоксирибоза ($C_5H_{10}O_4$). Азотистые основания аденин, гуанин и цитозин могут входить в состав как одной, так и другой кислоты, но тимин входит в состав только ДНК, а урацил — только РНК.

Простейшие нуклеиновые кислоты — мононуклеотиды, т. е. отдельные нуклеотиды. Более сложные состоят из двух нуклеотидов — это динуклеотиды. Отдельные нуклеотиды при полимеризации соединяются между собой остатками фосфорной кислоты. При нарастании количества нуклеотидов получаются три-, тетра-, пента-, гекса... полинуклеотиды, молекулы которых образованы десятками, сотнями и тысячами нуклеотидов. Их молекулярный вес достигает 1,5—2 млн. и более.

Нуклеотиды могут чередоваться в разнообразной последовательности и числе, что обеспечивает существование очень большого числа этих кислот. Оказалось, что нуклеиновые кислоты, подобно белкам, обладают также видовой специфичностью. Кроме того, соотношение оснований в РНК и ДНК у различных видов может значительно отличаться.

Так, у одной из бактерий отношение $\frac{A+T}{G+C}$ равно 0,42, а у человека — 1,53.

Основная биологическая функция ДНК заключается в хранении, постоянном самовозобновлении, самовоспроизведении (репликации) и передаче генетической (наследственной) информации в клетке.

Биологическая роль РНК связана преимущественно с синтезом белка, т. е. с реализацией наследственной информации. Именно РНК, как под-

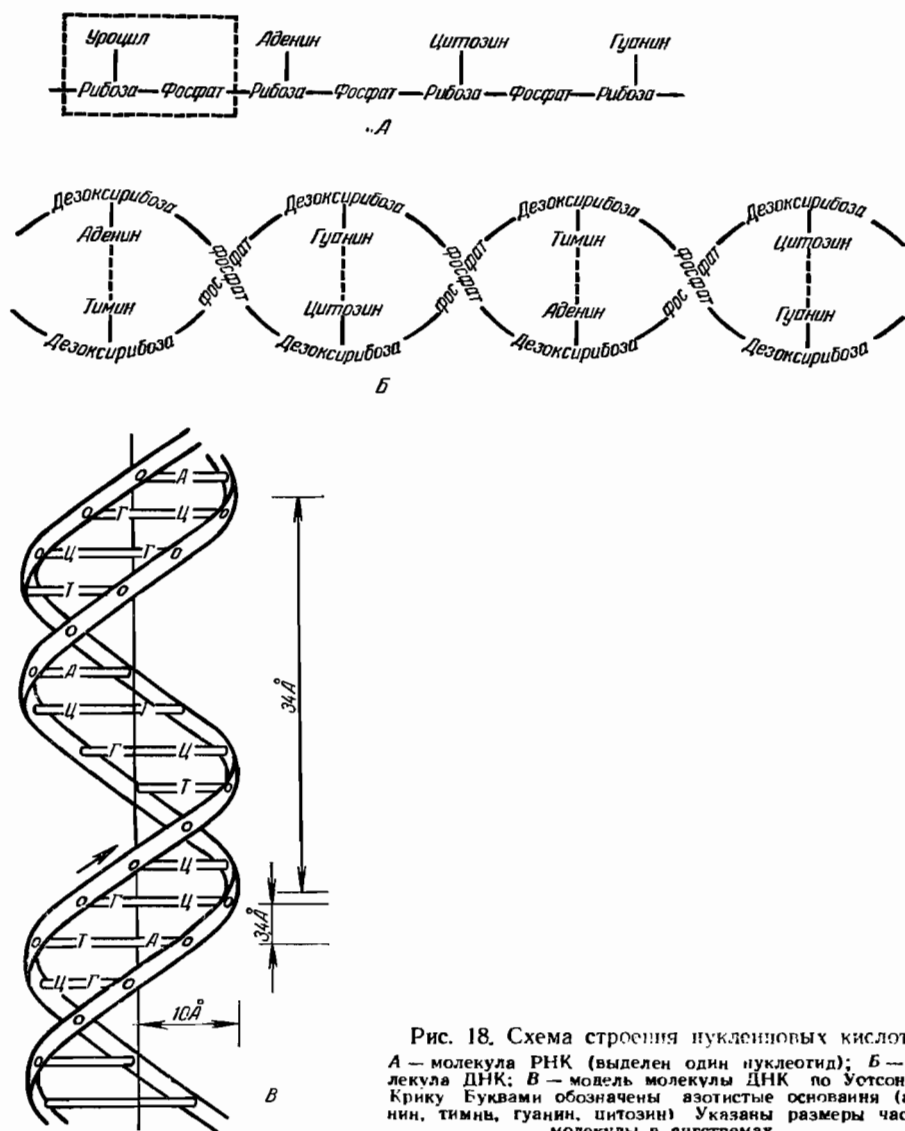


Рис. 18. Схема строения нуклеиновых кислот.

А — молекула РНК (выделен один нуклеотид); Б — молекула ДНК; В — модель молекулы ДНК по Уотсону и Крику. Буквами обозначены азотистые основания (аденин, тимин, гуанин, цитозин). Указаны размеры частей молекулы в ангстремах.

робно будет сказано ниже, является посредником между ДНК и строящейся в клетке белковой молекулой.

Убедительные доказательства того, что именно с ДНК связана передача наследственной информации, получены при изучении вирусов. Проникая в клетку, они вводят в нее лишь нуклеиновую кислоту с очень небольшой примесью белка, а вся белковая оболочка остается вне зараженной клетки. Следовательно, введенная в клетку ДНК передает генетическую информацию, необходимую для образования нового поколения вируса такого же типа.

Далее было обнаружено, что чистая нуклеиновая кислота вируса табачной мозаики может заразить растения, вызывая типичную картину

заболевания. Более того, удалось искусственно создать вегетативные «гибриды» из вирусов, в которых белковый футляр принадлежал одному виду, а нуклеиновая кислота — другому. В таких случаях генетическая информация «гибридов» всегда в точности соответствовала тому виду вирусов, чья нуклеиновая кислота входила в состав «гибрида».

У бактерий при половом процессе (конъюгации) из одной бактериальной клетки в другую перетекает только ДНК, а вместе с ней передаются наследственные свойства.

Перечисленные факты, так же как и ряд других, например относительное постоянство содержания ДНК в хромосомах каждого вида, свидетельствуют о том, что наследственная информация определяется нуклеиновыми кислотами, а не белками или какими-либо иными соединениями.

Способность ДНК быть носителем наследственной информации связана с особенностью ее строения. С помощью рентгеноструктурного анализа показано, что ДНК представлена двумя спирально закрученными нитями (рис. 18, В).

Азотистое основание одной нити ДНК связано водородным «мостиком» с основанием другой, причем так, что аденин может быть связан только с тиминном, а цитозин — только с гуанином. Они комплементарны (дополнительны) друг другу. Отсюда следует, что порядок расположения оснований одной цепи определяет порядок их в другой. Именно на этом основано свойство ДНК, объясняющее ее важную биологическую роль: способность к самовоспроизведению, т. е. к авторепродукции (от греч. *autos* — сам и от лат. *ge* — вновь, *productio* — производить). Авторепродукция молекул ДНК происходит под воздействием фермента полимеразы. Предполагается, что при этом комплементарные цепи молекул ДНК раскручиваются и расходятся. Затем каждая из них начинает синтезировать новую. Поскольку каждое из оснований в нуклеотидах может присоединить другой нуклеотид только строго определенного строения, то происходит точное воспроизведение «материнской» молекулы. Это подтверждено рядом экспериментальных исследований, в том числе с использованием меченых атомов.

При делении клетки происходит удвоение молекул ДНК таким образом, что новые молекулы имеют ту же структуру, что и исходные. Этим объясняется передача наследственной информации от клетки к клетке, из поколения в поколение.

Как будет показано ниже, в многообразных специфических комбинациях нуклеотидов, образующих спирально закрученные нити ДНК, закодирован синтез множества белков. Однако эксперименты показали, что ДНК непосредственно в синтезе белка не участвует. Разрушение ДНК ферментом дезоксирибонуклеазой не приводит к немедленной остановке синтеза белка. Зато белковый синтез сразу прекращался при обработке клетки рибонуклеазой, разрушающей РНК. Это свидетельствует о непосредственном участии РНК в белковом синтезе. Было установлено также, что синтез РНК происходит только в присутствии ДНК. Так возникла схема ДНК — РНК — белок. Информация, содержащаяся в ДНК, передается синтезируемому белку через РНК.

Установлено, что РНК синтезируется в ядре клетки на комплементарной цепочке ДНК. Напомним, что молекула РНК отличается от ДНК, в частности, тем, что место тимина в ней занимает другое основание — урацил. Урацил отличается от тимина только отсутствием в одном положении метильной группы CH_3 . В силу такого сходства, если при образовании комплементарной цепи вместо тимина встанет урацил, получится уже не ДНК, а РНК, в которой последовательность оснований точно отражает комплементарный порядок чередования оснований в ДНК. Иными словами, синтезированная на ДНК нить РНК содержит наследственную информацию, заложенную в ДНК.

Существует три типа РНК: рибосомная, информационная и транспортная.

Рибосомная РНК входит в состав рибосом.

Молекулы информационной РНК имеют молекулярный вес от нескольких сотен тысяч до двух миллионов. По строящим ее нуклеотидам она комплементарна ДНК. Называют ее информационной, так как она несет в себе генетическую информацию для построения белка. Молекулы информационной РНК из ядра переходят в цитоплазму и прикрепляются к какой-нибудь рибосоме. Информационную РНК, находящуюся в рибосомах, называют так же матричной. Термин «матрица» заимствован из техники. Матрица это шаблон, по которому изготавливается какой либо предмет, например форма букв в типографской матрице оттискивается на бумаге. Точно так же матричная РНК является шаблоном, на котором строятся полипептиды, в соответствии с заложенной в ней генетической информацией. Молекула информационной РНК состоит из триплетов (кодонов). Каждой аминокислоте соответствует свой особый кодон.

Транспортная РНК находится в цитоплазме. Она имеет низкий молекулярный вес, ее молекулы содержат около 70—80 нуклеотидов. Транспортная РНК подбирает в цитоплазме определенные аминокислоты и «подвозит» их к рибосомам. Для каждой аминокислоты существует свой тип транспортной РНК, существует, по-видимому, их 20 типов. На одном из концов транспортной РНК имеется участок, к которому прикрепляется определенная аминокислота, на другом конце — участок, в котором совпадают свободные азотистые основания. При комплементарном совпадении триплета транспортной РНК с триплетом информационной РНК аминокислота занимает определенное место в строящейся белковой молекуле.

Витамины

Витаминами называются органические вещества, необходимые организмам в ничтожных количествах, но играющие важную роль в обмене веществ. Выяснено, что свыше 100 отдельных ферментов для своего синтеза нуждаются в витаминах. Витамины, как правило, не синтезируются организмом, а должны поступать с пищей в готовом виде хотя бы в очень небольшом количестве.

Начало изучению витаминов положил в 1880 г. русский ученый Н. И. Лунин. В настоящее время известно более 50 различных витаминов. Отсутствие каких-либо из них в пище приводит к заболеваниям — авитаминозам; нарушения, связанные с недостатком витаминов, называются гиповитаминозами.

Большинство витаминов представляют собой различные органические соединения небелковой природы. Многие из витаминов получены синтетически.

Когда химическая природа витаминов была еще неизвестна, их начали обозначать буквами латинского алфавита: А, В, С и т. д. Эта классификация не утратила своего значения и поныне.

В большой биологической роли витаминов можно убедиться на ряде примеров. Так, витамин А необходим для нормального функционирования эпителиальных клеток кожи и слизистых оболочек пищеварительного тракта и дыхательных путей; недостаток его снижает иммунные свойства организма и нарушает нормальную функцию органа зрения.

Витамин В₁ (тиамин) необходим для синтеза ряда ферментов, участвующих в окислительных процессах. Даже при незначительном недостатке этого витамина повышается утомляемость, а при резком авитаминозе начинается дегенерация нервов и атрофия мышц, развивается полиневрит (бери-бери).

С витамином В₂ связано образование окислительно-восстановительных ферментов, с витамином В₆ — получение ферментов, необходимых для синтеза и преобразования аминокислот, поэтому отсутствие витамина В₆ ведет к нарушению белкового обмена. Витамин В₁₂ входит в состав ферментов, влияющих на белковый и жировой обмен; имеет прямое отношение к обмену нуклеиновых кислот.

Витамины С и Р сопутствуют друг другу. Их отсутствие повышает проницаемость кровеносных сосудов, что влечет за собой заболевание цингой.

С витамином D связан минеральный обмен. При гиповитаминозе D у детей замедляется рост костей и развитие зубов, а иногда наблюдаются задержка роста волос и другие нарушения. Это один из немногих витаминов, которые могут синтезироваться в организме человека под влиянием ультрафиолетовых лучей. Избыток этого витамина, образовавшийся в коже на протяжении лета, сохраняется в печени и постепенно используется организмом.

Необходимые для нормальной жизнедеятельности витамины К и Н (биотин) не только поступают с пищей, но и синтезируются бактериями в кишечнике человека.

Доказано, что и зеленые растения (например, водоросли) нуждаются в поступлении определенных витаминов. Это говорит о наличии общих черт в обмене веществ у различных групп организмов.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПРОТОПЛАЗМЫ

Понятие о дисперсных системах

Протоплазма характеризуется рядом физико-химических свойств. Это обусловлено тем, что она представляет собой сложное соединение коллоидных растворов белка и других органических веществ с истинными растворами солей и ряда неорганических соединений.

Следует различать истинные растворы, коллоидные растворы и суспензии. Истинные растворы отличаются прозрачностью; благодаря малым размерам растворенных частиц (менее 1 мк) они легко проходят через биологические мембраны.

Суспензии или взвеси — мутные жидкости, частицы которых более 0,2 м. При отстаивании взвешенные частицы оседают.

Если частицы имеют промежуточные размеры — от 0,1 до 0,001 м, т. е. слишком велики, чтобы образовать истинный раствор, но и слишком малы, чтобы выпасть в осадок, возникает коллоидный раствор (от греч. *colla* — клей). Поскольку диаметр белковых молекул превышает 0,001 м, белки образуют коллоидные растворы и вся протоплазма представляет собой коллоид.

В коллоидных растворах на поверхностях частиц создаются огромные суммарные площади. Очень наглядно это можно показать на следующем примере. Общая площадь поверхности 1 см³ равна 6 см². Если раздробить его на 8 кубиков величиной 0,5 см³, то поверхность каждого кубика будет равна 1,5 см², а общая площадь поверхностей всех 8 кубиков возрастет до 12 см². Если измельчение частиц будет доведено до размеров, встречающихся в коллоидных растворах, например с ребрами в 0,01 м, то общая площадь поверхности таких частиц достигнет 6 000 000 см² (т. е. 600 м²). Поскольку многие химические реакции происходят на поверхностях частиц цитоплазматического матрикса клетки, коллоидные растворы оказываются наиболее удобным физико-химическим состоянием вещества для протекания таких реакций.

Коллоидное и кристаллическое состояние протоплазмы

В коллоидном растворе различают непрерывную фазу, или дисперсионную среду, и коллоидные частицы — дисперсионную фазу. Дисперсионная фаза протоплазмы состоит чаще всего из макромолекул белка. Коллоидные частицы протоплазмы как бы «взвешены» в дисперсионной (жидкой) среде, вследствие чего создается огромная поверхность, на которой происходит оседание, адсорбция веществ, поступающих в клетку, и осуществляются разнообразные биохимические реакции.

При известных обстоятельствах частицы дисперсной фазы могут склеиваться между собой — агглютинировать и выпадать в осадок. Протоплазма представляет собой устойчивый гидрофильный коллоид (от греч. *hydor* — вода, *phileo* — люблю). Напомним, что вокруг каждой макромолекулы образуется водная или сольватная оболочка.

Коллоиды протоплазмы бывают в двух состояниях: в виде коллоидного раствора (золя) и студня (геля). При исследовании протоплазм под электронным микроскопом обнаружено, что в состоянии геля (от лат. *gelatina* — студень) вытянутые белковые молекулы, соприкасаясь частями поверхностей между собой, образуют остов из сетки, заполненный дисперсионной средой. Когда коллоидные частицы — белковые макромолекулы расходятся, коллоид переходит в золь (от лат. *solutus* — растворенный). Такой переход из одного состояния в другое можно наблюдать на растворе желатины, который при нагревании жидок (золь), а при остывании становится студнеобразным (гель). Эти процессы обратимы и в клетке совершаются непрерывно. Они зависят от физиологического состояния живого вещества. При сокращении мышцы золь быстро переходит в гель и наоборот; при образовании псевдоподий у амебы наблюдается переход геля в золь и т. д.

Коллоидным состоянием протоплазмы обусловлена ее вязкость. У большинства клеток консистенция цитоплазматического матрикса превышает вязкость воды не более чем в 5—10 раз, но в ряде случаев может быть и значительно выше. Вязкость протоплазмы зависит от обменных процессов в клетках. Так, она повышается при повреждении клетки, а в яйцеклетках — после оплодотворения. Во время деления клетки обнаруживается ритмичное изменение вязкости протоплазмы. Вязкость крови меняется в зависимости от физиологического и патологического состояния организма.

Раньше единственным физическим состоянием протоплазмы считалось коллоидное. Но в последнее время обнаружено, что ряд клеточных структур представляют собой жидкие кристаллы. Большой способностью к образованию жидких кристаллов обладают липоиды. Жидкие кристаллы занимают промежуточное положение между жидкостями и кристаллами. С одной стороны, они как жидкости обладают текучестью, могут сливаться друг с другом, с другой стороны, они, подобно кристаллам, отличаются анизотропией, т. е. их прочность, электропроводность и ряд других свойств неодинаковы в разных направлениях. По-видимому, жидкокристаллическое состояние ряда клеточных структур обеспечивает их большую лабильность (подвижность, изменчивость).

Жидко-кристаллическая структура обнаружена в сперматозоидах, эритроцитах, в клетках нервной системы и нервных волокон, в палочках и колбочках сетчатки глаза.

Паранекроз и денатурация протоплазмы

Физико-химическое состояние протоплазмы очень лабильно. При действии на нее разнообразных термических, механических, химических и других повреждающих агентов в клетках происходят паранекротические

ские изменения. Термин «паранекроз», предложенный Д. Н. Насоновым и В. Я. Александровым (1934), в дословном переводе значит «вблизи смерти». Паранекроз проявляется в повышении вязкости, укрупнении раздробленных коллоидных частиц, увеличении адсорбции, изменении реакции цитоплазмы в сторону большей кислотности и т. д. Если сила раздражителя незначительна, процесс обратим. При более сильном воздействии наступают необратимые изменения — денатурация протоплазмы, при которой клетки гибнут. Такие изменения сопровождаются внутримолекулярными изменениями белка. Денатурированная протоплазма теряет свои нативные, естественные свойства, нерастворима в воде, химически инертна. Она не может быть возвращена в прежнее, нативное состояние. Денатурация наступает в результате воздействия разнообразных физических и химических факторов. Ее можно вызвать, например, действием высокой температуры, крепкой кислотой или щелочью.

Для поддержания нормального состояния протоплазма нуждается в непрерывной затрате энергии, освобождающейся из веществ, поступающих в клетку.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ

Ассимиляция и диссимиляция

Обмен веществ представляет собой единство ассимиляции и диссимиляции. Ассимиляция (от лат. *assimilatio* — уподобление) — процесс уподобления веществ, поступающих в клетку, специфическим веществам, характерным для данной клетки.

Ассимиляция — эндотермический процесс, т. е. процесс, требующий затраты энергии. Источником энергии являются ранее синтезированные вещества, находящиеся в клетке. Они подвергаются распаду в процессе диссимиляции.

Диссимиляция (от лат. *dissimilatio* — расподобление, делать неподобным) представляет собой экзотермический процесс, т. е. процесс освобождения энергии с выделением продуктов распада. Вещества, образующиеся при диссимиляции, также подвергаются дальнейшим преобразованиям.

Новейшими исследованиями, проведенными с использованием метода меченых атомов, установлено, что синтез веществ в клетках происходит за счет метаболического фонда, который включает: 1) продукты переваренной пищи, 2) продукты диссимиляции, образующиеся в клетках. Процессы ассимиляции и диссимиляции осуществляются при участии ферментов.

Ферменты и коферменты

Известно, что многие из реакций, протекающих в клетке, могут происходить и вне ее. Но если в клетке эти реакции осуществляются быстро, то вне клетки они требуют длительного времени, а также специальных условий — очень высоких температур, высокого давления и т. д. Ускорителями реакций в живых организмах являются ферменты (от лат. *fermentum* — закваска), или энзимы (от греч. *en* — внутри, *zyme* — дрожжи, закваска).

Ферменты — биологические катализаторы, способные во много раз ускорять химические реакции и не входить в состав конечных продуктов. Ферменты являются белками, простыми или сложными. Большинство исследованных до сих пор ферментов состоит из одной полипептид-

ной цепи. В состав ферментов входят те же аминокислоты, что и в белки, не обладающие ферментативными свойствами; следовательно, ферментативная активность зависит не от каких-то особых аминокислот, а от специфического расположения аминокислот в белковой молекуле.

Действие ферментов впервые было обнаружено в 1814 г. русским академиком К. С. Кирхгофом (1764—1833). Он наблюдал переход крахмала в сахаристые вещества под действием кислоты и отметил, что этот процесс резко ускоряется в присутствии какого-то вещества, содержащегося в ячменном солоде.

В настоящее время многие ферменты хорошо изучены, многие из них выделены и получены в кристаллическом виде. Действие каждого фер-

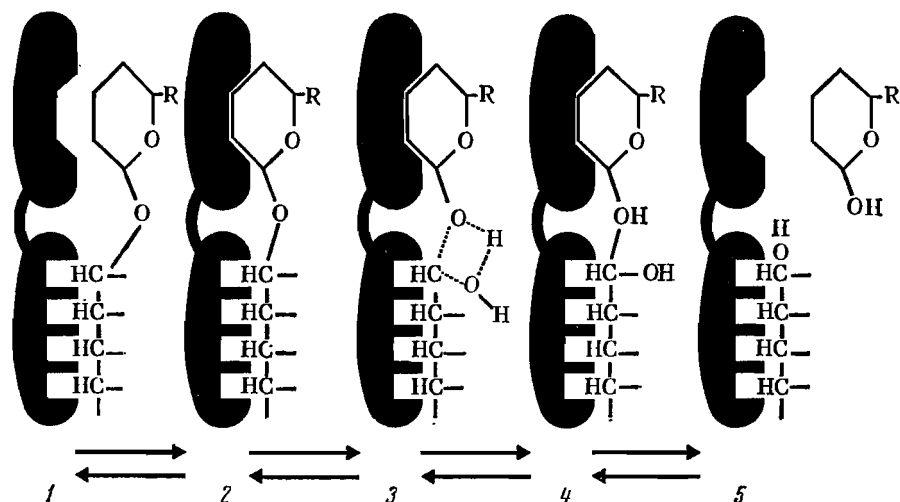


Рис. 19. Схематическое изображение активных центров ферментов. Фермент (изображен черным) имеет два активных центра, соответствующих молекуле, на которую он действует (1). При соединении с молекулой (2) центры деформируются таким образом (3, 4), что молекула разрывается на два фрагмента (в данном случае на сахар и спирт) (5).

мента строго специфично, строго избирательно. В связи с этим название фермента обычно происходит из названия субстрата, на который действует фермент, с добавлением окончания «аза». Например, ферменты, расщепляющие белки (протеины), называются протеиназами, расщепляющие нуклеиновые кислоты — нуклеиназами и т. д.

Избирательность действия ферментов связана со специфичностью их строения. Молекула любого фермента имеет один или несколько участков, так называемых активных центров, к которым могут прикрепляться молекулы субстрата. Они подходят друг к другу, как ключ к замку (рис. 19). Поэтому каждый фермент действует лишь на какой-либо один определенный субстрат.

Действие ферментов живой клетки строго согласовано. Продукты одной ферментативной реакции готовят вступление в действие следующей. Это достигается благодаря тому, что ферменты локализованы в определенных участках клетки, а не распределены хаотично. В составе органоидов клетки ферменты располагаются в строгой последовательности, образуя четко структурированные, упорядоченные системы. Только при этих условиях возможна функция фермента.

На активность ферментов оказывают влияние разнообразные внешние факторы. Наиболее благоприятна для них температура между 40 и

50°. При нагревании свыше 56° большинство ферментов быстро и необратимо инактивируется. Поэтому высокая температура губительна для большей части организмов. Лишь некоторые организмы, эволюция которых происходила в своеобразных условиях, выработали ферменты, стойкие к нагреванию. При низких температурах действие ферментов замедлено, но охлаждение и даже замораживание их не инактивируют. Поэтому явление анабиоза смогло найти распространение в природе.

Характерно, что каждый фермент имеет свой оптимум реакции среды. Для многих это нейтральная реакция, для других — кислая или щелочная. Например, пепсин, переваривающий белки, в желудке действует лишь в кислой среде, трипсин, также переваривающий белки, но в тонком кишечнике, действует лишь в щелочной среде.

Все реакции, протекающие в организме, обусловлены ферментами. Отравляющее действие ядов змей, скорпионов и других животных связано с тем, что эти яды содержат ферменты, разрушающие живые ткани.

Для действия ряда ферментов в качестве дополнительных компонентов необходимо присутствие коферментов (лат. со — вместе и греч. fermentum — закваска). Это органические соединения небелковой природы, имеющие небольшой молекулярный вес. В отличие от ферментов коферменты обладают большой стойкостью к высокой температуре.

Многие коферменты являются производными витаминов; иногда это нуклеиновые кислоты. Часто для активации ферментов необходимо присутствие неорганических веществ. Фермент слюны — пталин расщепляет крахмал лишь в присутствии ионов хлора. По-видимому, такую же роль активаторов различных ферментов выполняют разнообразные микроэлементы.

В зависимости от имеющегося комплекса ферментов обмен веществ у каждого вида и особи протекает по-разному. Способность организма вырабатывать определенные ферменты или, наоборот, отсутствие такой способности обусловлены наследственной конституцией организмов.

Процессы метаболизма, протекающие в клетке, нуждаются в постоянном притоке веществ и энергии.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОСТУПЛЕНИЯ ВЕЩЕСТВ В КЛЕТКУ

Явления проницаемости

Процессы, связанные с проникновением в клетку и удалением из нее ионов и молекул, получили общее название проницаемости. Концентрация ионов большинства веществ в клетке иная, чем в омывающей их среде, которая может быть тканевой жидкостью, кровью, морской или пресной водой. Например, по данным А. С. Трошина (1956), концентрация ионов Na^+ (в миллимикронах на 100 г ткани) в плазме крови лягушки составляет 10,4, в седалищном нерве — 6,2, в мышце — 2,5. В отношении ионов K^+ картина противоположная: в плазме крови — 0,3, в нерве — 4,8, в мышце — 8,3. Такие различия между клеткой и омывающей ее средой характерны для многих ионов и органических веществ. Они показывают, что отношение клетки к окружающим ее веществам избирательно: одни проникают в нее, другие — нет. Изучение проницаемости имеет не только теоретический интерес, но и большое значение для практической медицины. С явлениями проницаемости связано поступление в клетку веществ, поддерживающих процессы жизнедеятельности, образующих клеточные структуры, а также лекарств, ядов, наркотиков и т. п.

Установлено, что проницаемость в отношении одних веществ осуществляется пассивно, в отношении других — активно. Кроме того, поглощение крупных частиц может происходить путем фагоцитоза и пиноцитоза.

Осмотические свойства клетки

Многие растворы поступают в клетку осмотически. Осмосом (от греч. *osmos* — давление) называется одностороннее проникновение воды через полупроницаемую оболочку. Его можно наблюдать, если два раствора различной концентрации разъединить полупроницаемой перегородкой, доступной для воды, но не пропускающей растворенного вещества.

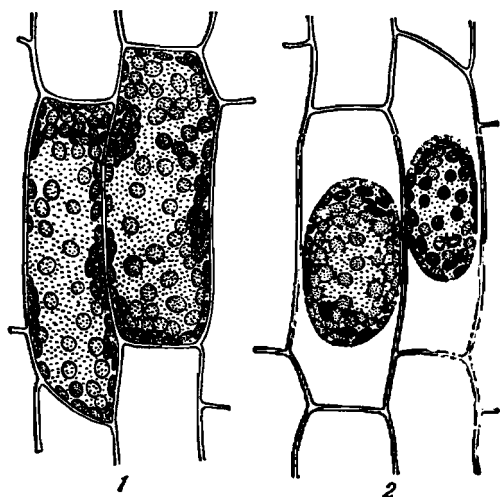


Рис. 20. Клетки листа элодеи. Плазмолиз.
1 — нормальное состояние; 2 — явление плазмо-
лиза.

Вода с определенной силой, зависящей от разности концентраций, станет притягиваться более насыщенным раствором из более разбавленного. Возникающее давление на полупроницаемую мембрану получило название осмотического давления. Начало исследованию осмотических свойств клеток положено крупным голландским ботаником Г. де Фризом (1848—1935), отрывшим тургор у растений. Опыты де Фриза, по заявлению ван Гоффа, легли в основу теории осмотического давления, разработанной этим известным физиком.

Клетки животных и растений содержат растворы солей и других осмотически активных веществ (сахаров, мочевины). Этим обусловлено определенное осмотическое давление. В клетках наземных животных оно составляет около 8 атм., у морских беспозвоночных увеличивается до 38 атм. Растительные клетки обычно имеют осмотическое давление от 5 до 20 атм., но в некоторых случаях оно может достигать 100 и даже 140 атм. Здесь основное значение имеют условия существования, а не систематическое положение. У представителей одного вида, произрастающих в разных условиях, различное осмотическое давление клеточного сока.

Растворы, в которых осмотическое давление такое же, как и в клетках, получили название **изотонических**. При погружении клеток в изотонические растворы объем их остается неизменным. Изотонические растворы солей называются **физиологическими**. Для различных объектов концентрация поваренной соли в физиологическом растворе не одинакова. Так, для животных из класса земноводных она равна 0,75% раствору NaCl, для млекопитающих — 0,9%, для насекомых — 1%, а для морских беспозвоночных она соответствует концентрации солей в морской воде — 3% NaCl. Физиологическими растворами и другими изотоническими жидкостями пользуются в медицине. Их применяют при сильном обезвоживании и потере крови больными.

Раствор, осмотическое давление которого выше, чем в клетках, называется **гипертоническим**. Растительные клетки, погруженные в такой раствор, начинают терять воду, протоплазма клетки сжимается и отслаивается от оболочки. Это явление называется **плазмолизом** (рис. 20). При уменьшении осмотического давления в растительных

клетках падает тургор. Под тургором понимается напряженное состояние оболочек клеток, вызываемое давлением на них изнутри. Растение, в клетках которого снижен тургор, становится дряблым. Это явление легко проследить на сорванных и увядающих растениях и их плодах. При некоторых заболеваниях, например при холере, в результате сильного обезвоживания клеток больного все его тело становится дряблым, кожа — «тестообразной».

В хирургии при лечении инфицированных ран широко применяется гипертонический раствор поваренной соли. Марлевая повязка, смоченная гипертоническим раствором, хорошо впитывает гной, что способствует заживлению ран.

Противоположная плазмолизу картина наблюдается при погружении растительных клеток в гипотонический раствор. В этом растворе осмотическое давление меньше, чем в клетках. Вода начинает устремляться в клетку, клетка набухает, давление на оболочки становится больше, тургор увеличивается. При значительной разнице осмотического давления клетка может лопнуть.

Изолированные животные клетки в гипотонических растворах разрушаются. То же произойдет с эритроцитами, если ввести в кровь человека или животного гипотонический раствор. Они сначала набухают, а затем их наружная мембрана разрывается (рис. 21).

Наружный слой клетки, т. е. ее мембрана, пропускает не только воду, но и в какой-то мере растворенные в ней вещества. Живая клетка активно регулирует осмотическое давление, изменяя концентрации осмотически активных веществ. У одноклеточных животных, обитающих в пресной воде, выработались специальные приспособления (пульсирующие вакуоли), удаляющие из клеток избыточную воду. Одноклеточные организмы, не имеющие пульсирующих вакуолей, лишнюю воду удаляют через клеточную мембрану. У высших животных осмотическое давление в целом организме регулируется системой органов выделения (почками).

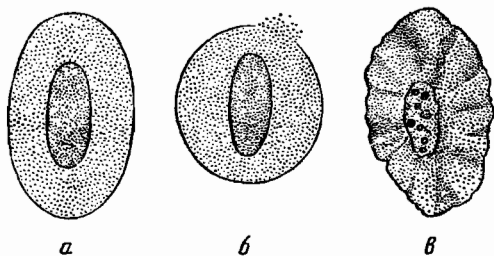


Рис. 21. Состояние эритроцитов в изотоническом (а), гипотоническом (б) и гипертоническом (в) растворах.

Пассивный и активный перенос веществ в клетку и из нее

Выяснено, что практически все немакромолекулярные органические и неорганические вещества способны проникать в клетку и покидать ее. Использование радиоактивных изотопов позволило установить, что, если даже концентрация веществ в клетке и окружающей среде одинакова, все-таки происходит непрерывный обмен ионов между клеткой и средой. При этом ряд веществ проникает путем диффузии через клеточную мембрану (пассивный перенос). К числу таких веществ относятся органические молекулы, обладающие хорошей способностью растворяться в жирах; чем растворимость выше, тем проникновение происходит быстрее. Молекулы воды и ионы низкомолекулярных неэлектролитов, плохо растворимых в жирах, проникают в клетку через специальные участки клеточной мембраны — поры. Диаметр пор колеблется в пределах от 7 до 16 Å, а общая площадь их составляет доли процента к общей поверхности клетки (в эритроците, например, 0,06% поверхности клетки). Проникновение в клетку аминокислот и сахаров осуществляется вследствие соединения их с компонентами мембраны, называемыми переносчиками.

Только диффузией невозможно объяснить гетерогенность химического состава протоплазмы и окружающей среды. Несомненно должен существовать активный перенос ионов и других веществ, поступающих в клетку и удаляющихся из нее. Активный перенос связан с затратой энергии, источником которой является АТФ. Один из способов активного переноса веществ, возможно, заключается в том, что ферменты, входящие в состав мембраны, присоединяют определенные вещества и «переносят» их на противоположную сторону мембраны.

На проницаемость веществ в клетку оказывает влияние состояние протоплазмы. Поступление аминокислот, сахаров, липидов связано с быстротой их использования в клетке. Проникновение ряда веществ зависит от способности протоплазмы удерживать их в адсорбированном или химически связанном состоянии. Возбуждение или повреждение клетки изменяет ее проницаемость в десятки и сотни раз.

В результате активной функции мембраны в клетку могут проникать частицы веществ, состоящие из нескольких, иногда многих молекул. Эти явления получили название фагоцитоза и пиноцитоза.

Фагоцитоз и пиноцитоз

Фагоцитоз (от греч. phagos — пожирающий и cytos — клетка) — процесс захватывания твердых частиц одноклеточными организмами (например, амебами) или особыми клетками многоклеточных животных. Последние называются фагоцитами, или клетками-пожирателями. Фагоцитоз открыт И. И. Мечниковым. Обычно при фагоцитозе клетка образует выпячивания цитоплазмы — псевдоподии, которые обтекают захватываемые частицы. Но образование псевдоподий не обязательно.

Фагоцитоз играет важную роль в питании одноклеточных и низших многоклеточных животных, которым свойственно внутриклеточное пищеварение, а также характерен для клеток, играющих важную роль в явлениях иммунитета и метаморфоза.

В процессе фагоцитоза можно выделить четыре последовательные фазы. В первой (факультативной) фазе фагоцит сближается с объектом поглощения. Здесь существенное значение имеет положительная реакция фагоцита на химическое раздражение — хемотаксис (см. главу V). Во второй фазе наблюдается адсорбция поглощаемой частицы на поверхности фагоцита. Третья фаза — собственное проникновение частицы в клетку. Эта фаза связана с изменением поверхностного натяжения в наружном слое клетки. В четвертой фазе заглоченные объекты разрушаются и перевариваются внутри фагоцита. Разумеется, что эти стадии не отграничены, а незаметно переходят одна в другую.

Клетки могут аналогичным способом поглощать также жидкости и крупномолекулярные соединения. Это явление получило название пиноцитоза (от греч. рупо — пить и cytos — клетка). Пиноцитоз сопровождается энергичным движением цитоплазмы в поверхностном слое, приводящим к образованию впячивания клеточной мембраны, идущей от поверхности в виде канальца внутрь клетки. На конце канальца образуются вакуоли, которые отрываются и переходят в цитоплазму. Пиноцитоз наиболее активен в клетках с интенсивным обменом веществ, в частности в клетках лимфатической системы, злокачественных опухолей и др.

Путем пиноцитоза в клетки проникают высокомолекулярные соединения: питательные вещества из кровяного русла, гормоны, ферменты и другие вещества, в том числе лекарственные. Электронномикроскопические исследования показали, что всасывание жира эпителиальными клетками кишечника происходит также путем пиноцитоза.

Инородные тела, попавшие в клетку путем фагоцитоза или пиноцитоза, подвергаются воздействию лизирующих ферментов внутри пище-

варительных вакуолей либо непосредственно в цитоплазме. Внутриклеточными резервуарами этих ферментов являются лизосомы.

В настоящее время получены данные, согласно которым лизосомы участвуют в удалении изношенных частей клетки и целых клеток, т. е. выполняют процесс аутофагии клеток.

БИОСИНТЕЗ БЕЛКА

Одним из центральных процессов метаболизма клетки является синтез белка — формирование сложной молекулы белка-полимера из аминокислот-мономеров. Процесс этот, как известно, протекает в цитоплазме клеток, в органоидах-рибосомах и через посредство информационной РНК находится под контролем ДНК ядра. Выяснение участия нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) в процессах построения белка в клетке является одним из замечательных достижений биологической науки середины XX столетия.

В современной биологии широко используется термин «наследственная (генетическая) информация». Под этим термином следует понимать специфические особенности структур и функций, которые могут передаваться от одного элемента живой системы другому. В теориях информации оперируют понятиями «кодирование» (код) и «декодирование». Код — условная система записи, т. е. запись, состоящая из информационных элементов, временно заменяющих действительные структуры или взаимодействующие системы. При декодировании происходит перевод сообщений с языка кода на язык действий; этот процесс иначе называется считыванием информации. С помощью кода (кодирования) производится запись информации и ее хранение. Информацию можно размножать, копировать.

В 50-х годах нашего века впервые было высказано предположение, что нуклеиновые кислоты живой клетки, в частности ДНК, являются кодирующими системами по отношению к основным химическим компонентам протоплазмы — белкам. Отправным пунктом в анализе этого процесса было положение, что порядок аминокислот в молекуле белка (точнее — в его полипептидной цепи, т. е. первичных структурах) определяется порядком расположения мономеров ДНК — нуклеотидных пар в молекуле ДНК. Стало очевидным, что каждый из многих образующихся в клетке белков не может кодироваться («шифроваться») на нити ДНК всякий раз новым, качественно особым информационным элементом. Тогда естественно было предположить, что в нити ДНК линейно расположены немногочисленные элементы (единицы информации), которые подобно буквам, складывающимся в слова, способны обеспечить специфические «инструкции» о том, какой белок необходимо синтезировать. В молекуле ДНК такими единицами являются азотистые основания, а именно аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) и тимин (Т), в нитях РНК вместо тимина — урацил (У).

Очевидно, что каждое азотистое основание, входящее в состав молекулы ДНК, не может определить участие в белковом синтезе одной из аминокислот. Ведь таких оснований всего 4, а в состав белковых молекул входит минимум 20 различных аминокислот. Следовательно, использование в белковом синтезе всех известных аминокислот возможно лишь при наличии определенного сочетания единиц информации. Таким сочетанием являются системы трех азотистых оснований, т. е. триплетный код. Группа оснований, которая кодирует одну аминокислоту, получила название кодона. Четыре основания в комбинациях по 3, т. е. 4^3 , дают 64 разных кодона. Этого более чем достаточно для кодирования 20 аминокислот.

Расшифровка генетического кода была начата М. Ниренбергом, который получил искусственно синтезированную нуклеиновую кислоту

(РНК), состоящую сплошь из одинаковых нуклеотидов, содержащих только урацил, т. е. полиуридиловую кислоту. При помещении ее в «котел», где происходил синтез белка, был получен белок, состоящий только из одной аминокислоты — фенилаланина. Так был сделан вывод, что кодон УУУ обеспечивает синтез полифенилаланина. Вскоре удалось найти кодоны для всех 20 аминокислот (см. табл. 5 на стр. 136).

Оказалось, что есть 9 аминокислот, каждая из которых кодируется четырьмя различными кодонами (например, аминокислота серин, кодирующаяся триплетами УЦУ, УЦЦ, УЦГ, АЦГ). Наряду с ними есть аминокислоты, кодирующиеся тремя, двумя, одним триплетом азотистых оснований. Кроме того, сейчас существует мнение, что некоторые триплеты (например, УАА, УАГ, УГА) не кодируют аминокислоты, а являются своеобразными «точками» в процессе считывания информации. Когда процесс синтеза доходит до такой «точки» в молекуле РНК, синтез данной полипептидной цепи прекращается. После «точки» начинается синтез новой молекулы белка. Процесс считывания информации происходит в одном и том же направлении. Так, если в молекуле нуклеиновой кислоты азотистые основания будут располагаться в таком порядке:

ААА, ЦЦЦ УГУ УЦУ...

то это означает, что закодированы последовательно расположенные следующие аминокислоты: лизин (ААА), пролин (ЦЦЦ), цистин (УГУ), серин (УЦУ). Именно в этой последовательности они должны располагаться в полипептидной цепи при синтезе белка.

Если в первом триплете нуклеиновой кислоты будет утрачен один аденин, наш пример приобретет следующий вид:

АА ЦЦЦ УГУ УЦУ ...

В результате состав всех триплетов изменится. Первый триплет станет не ААА, а ААЦ. Подобный триплет кодирует аминокислоту глутамин, а не лизин, как было прежде. Второй триплет станет уже не ЦЦЦ, а ЦЦГ и т. д.

В принципе то же происходит при вставке новых оснований. Таким образом, исчезновение или вставка всего лишь одного — двух оснований может нарушить синтез всех молекул белка, закодированных в данной ДНК.

Многочисленными исследованиями установлена удивительная универсальность генетического кода. Он одинаково проявляет себя в системах, полученных из вирусов, бактерий, водорослей и млекопитающих. Следовательно, он, по-видимому, один во всем органическом мире. Это одно из наиболее убедительных доказательств общности происхождения всей живой природы.

В опытах на вирусах было обнаружено, что в переносе генетической информации от ДНК к белку участвует лишь очень небольшая часть всей клеточной РНК.

Как известно, существует три типа РНК: рибосомная, информационная и транспортная. В процессе синтеза белка участвуют все три разновидности РНК, однако степень и характер их участия различны. Последовательность процессов, результатом которых является построение полипептидных цепей белковой молекулы, представляется следующим образом.

Под действием специального фермента происходит синтез молекул информационной РНК. Этот фермент, передвигаясь вдоль молекулы ДНК от одного конца к другому, как бы отщепляет от молекулы ДНК молекулу информационной РНК. Последняя, попав в цитоплазму, прикрепляется к рибосоме, а затем постепенно протягивается через тело рибосомы. В каждый момент внутри рибосомы находится лишь незна-

чительный участок информационной РНК. Одновременно в рибосому проникают молекулы транспортной РНК, несущие на себе аминокислоты. Они подходят к молекуле информационной РНК, касаются своим триплетом ее триплетов, находящихся в данный момент в рибосоме, и если оказываются дополнительными друг к другу, то аминокислота соскальзывает с транспортной РНК и встраивается в синтезируемую полипептидную цепь. Таким образом, в рибосомах на триплетах информационной РНК, как на шаблоне, в определенной последовательности выстраиваются аминокислоты, доставленные транспортной РНК.

Между аминокислотами образуются пептидные связи. Чем длиннее молекула информационной РНК, тем больше информации на ней записано, тем крупнее выстраивающаяся на ней молекула.

В синтезе белковой молекулы может участвовать не одна рибосома, а несколько, образующих полирибосому. Число рибосом, входящих в состав полирибосом, зависит от длины информационной РНК. Так, в образовании молекулы гемоглобина, имеющей молекулярный вес 16 000, по-видимому, участвует 4—5 рибосом. Для образования молекул белка с молекулярным весом 70 000 требуется около 20 рибосом. Готовая полипептидная цепь покидает матрицу. Возможно, что на той же матрице начинает выстраиваться новая белковая молекула. Синтез белка — эндотермический процесс, нуждающийся в затрате энергии. Получение этой энергии связано с циклом аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ).

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИЕ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КЛЕТКИ

Гликолиз и окисление

Все функции, выполняемые клеткой, требуют затраты энергии, которая черпается из питательных веществ в процессе диссимиляции.

Биологическое значение процесса диссимиляции сводится не только к освобождению энергии, потребной клетке, но также нередко и к разрушению веществ, вредных для организма.

Весь процесс диссимиляции, или энергетического обмена, можно разделить на три этапа: подготовительный, бескислородный и кислородный. На подготовительном этапе высокомолекулярные и полимерные органические вещества распадаются на более простые с малым молекулярным весом. Полисахариды, например, распадаются на моносахара, жиры — на глицерин и жирные кислоты, белки — на аминокислоты и т. д. При этом выделяется очень мало энергии, которая практически клеткой не утилизируется.

На втором, бескислородном, или анаэробном, этапе, который завершает энергетический обмен у организмов, живущих в отсутствие кислорода, происходит распад органических соединений с разрывом молекул между углеродными атомами и отщеплением атомов водорода. При этом выделяется значительно больше энергии, чем на подготовительном этапе. В бескислородном этапе диссимиляции (или, как его называют иначе, гликолизе) участвует более 10 ферментов, сосредоточенных в цитоплазме. Эти ферменты не только ускоряют все химические реакции, но и обеспечивают последовательность, плавность экзотермических процессов. Без ферментативного контроля процессы диссимиляции привели бы к такому бурному выделению энергии, которое неминуемо вызвало бы гибель клетки.

Как известно, единицей энергии в клетке, своеобразной энергетической «валютой» ее является молекула АТФ. Она накапливает энергию, свободно перемещается в клетке и легко отдает энергию отдельными порциями процессам, которые в ней нуждаются. АТФ образуется в результате

присоединения к аденозиндифосфату (АДФ) третьей фосфатной группы и представляет собой нуклеотид, состоящий из аденина, рибозы и трех молекул ортофосфорной кислоты (рис. 22). Отщепление конечного фосфата АТФ, превращающего его в АДФ, сопровождается выделением большого количества энергии: 8000 кал вместо 3000 кал, выделяемых при разрыве обычных химических связей. Поэтому такая связь получила название макроэргической.

Отщепление двух конечных фосфатов, переводящее АТФ в АМФ (аденозинмонофосфат), дает 16 000 кал.

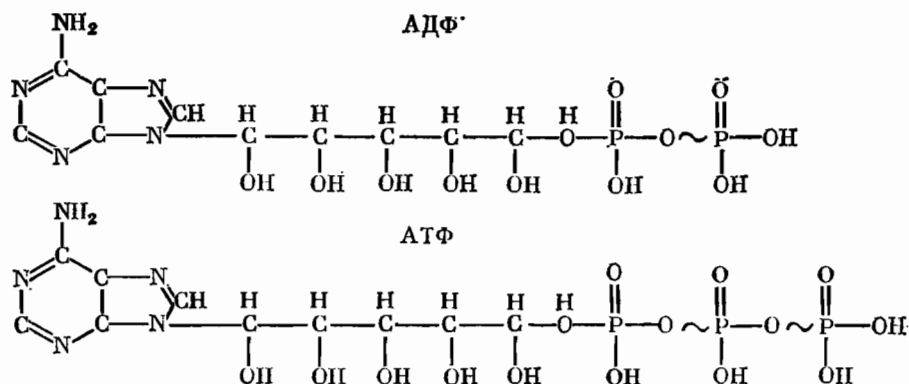
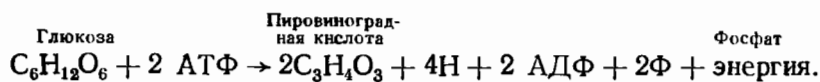


Рис. 22. Строение молекул АТФ и АДФ. В молекуле АТФ содержатся три фосфатные группы. При отщеплении одной из них освобождается энергия.

Реакция отщепления конечных фосфатов обратима. Суммарно реакцию анаэробного этапа можно записать так:



Как видно, для «запуска» процесса требуется энергия, содержащаяся в 2 молекулах АТФ. В результате же гликолиза выделяется энергия, часть которой утилизируется, давая 4 молекулы АТФ, так что суммарный энергетический выход гликолиза — 2 молекулы АТФ.

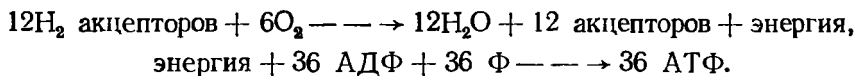
Пировиноградная кислота, получающаяся при этом, еще включает в себе значительную часть энергии. Полное извлечение энергии из молекул глюкозы завершается в ходе так называемого цикла лимонной кислоты, или цикла Кребса. В этот цикл входит более 10 последовательных реакций, в результате чего отщепляются все атомы водорода, первоначально принадлежавшие глюкозе, и выделяется энергия химических ее связей. Цикл Кребса протекает в митохондриях.

Реакции отщепления водорода, так называемые реакции дегидрогенизации, происходят при участии специальных ферментов — дегидрогеназ. Эти реакции могут протекать при наличии веществ, присоединяющих атомы водорода (акцепторов водорода). Конечным акцептором водорода являются атомы кислорода. В цикле Кребса первым акцептором водорода служит НАДФ (никотинамид — динуклеотидфосфат). Этот акцептор водорода образуется в клетке из витамина группы В — ниацина. НАДФ передает водород флавопротеиду, который также является производным витамина группы В — рибофлавина. Последний передает водород на красные железосодержащие пигменты, цитохромы. Атомы кислорода получают водород непосредственно от цитохромов, образуя воду.

Процесс взаимодействия водорода с акцепторами можно изобразить так:



Из 24 атомов водорода 4 отщепляются в процессе гликолиза (анаэробного этапа), а 20 — в цикле Кребса. Действительно, цикл Кребса играет основную роль в энергетическом обмене клетки. Реакции утилизации полученной энергии можно записать так:



Если учесть еще 2 молекулы АТФ, образовавшиеся в процессе гликолиза, то при окислении одной молекулы глюкозы синтезируется 38 молекул АТФ. Таким образом, на синтез АТФ клетка использует 67% энергии поступающих в нее органических веществ.

Процесс аэробного дыхания может прекратиться в результате отсутствия кислорода (ибо кислород является конечным акцептором водорода); он может быть значительно заторможен при недостатке в пище витаминов группы В — ниацина и рибофлавина (уменьшается количество акцептора водорода), недостатке железа (железо входит в состав цитохромов) и гемоглобина — транспорта кислорода в организме. Цианиды образуют прочные соединения с цитохромами, блокируя их, и поэтому являются смертельными ядами почти для всех организмов.

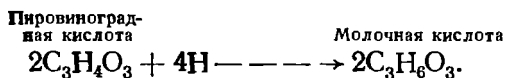
Выше описан весь путь диссимиляции, или катаболизма, которому подвергается глюкоза в организме.

Глюкоза является обычным субстратом для выработки энергии в клетке, но и другие органические соединения также окисляются, минуя нередко ряд начальных этапов описанного процесса окисления. Этап, на котором вещество включается в окислительный цикл, определяется количеством атомов углерода в молекуле этого вещества.

Жирные кислоты содержат в молекулах четное число атомов углерода и распадаются на двууглеродистые фрагменты, которые при этом должны превратиться в уксусную кислоту. В уксусную же кислоту превращаются и винный спирт, и аминокислоты с двумя атомами углерода. Аминокислоты, молекулы которых содержат 3 атома углерода, превращаются в пировиноградную кислоту.

Пировиноградная кислота обычно превращается в уксусную с отщеплением еще одного атома углерода. Уксусная кислота дальше используется в цикле Кребса.

У высокоорганизованных животных гликолиз является обязательным дополнительным источником энергии к тому, который связан с аэробизмом. Во всех случаях интенсивной работы мышцы вырабатывают энергию анаэробным путем. При этом пировиноградная кислота превращается в молочную:



Небольшие количества молочной кислоты, быстро окисляясь до H_2O и CO_2 с освобождением энергии, способствуют усилению мышечной деятельности. Поэтому мышцы работают особенно хорошо после короткой «разминки». Большие же количества молочной кислоты, которые накапливаются при чрезмерной работе мышц, вызывают чувство усталости, так как вредно действуют на клетку, и характеризуют кислородную задолженность.

РАЗМНОЖЕНИЕ КЛЕТОК

С размножением клеток, или пролиферацией (от лат. proles — потомство, ferre — нести), связаны рост и обновление многих структур в многоклеточном организме. Размножаются клетки как в многоклеточном орга-

низме, так и у одноклеточных существ путем деления. При размножении клеток осуществляются механизмы, лежащие в основе наследования свойств и признаков в поколениях.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ

Совокупность процессов, происходящих в клетке от деления до следующего деления и заканчивающихся образованием двух клеток новой генерации, называется митотическим циклом. Выделяют четыре периода этого цикла (рис. 23): пресинтетический, синтетический, постсинтетический (или премитотический) и митоз.

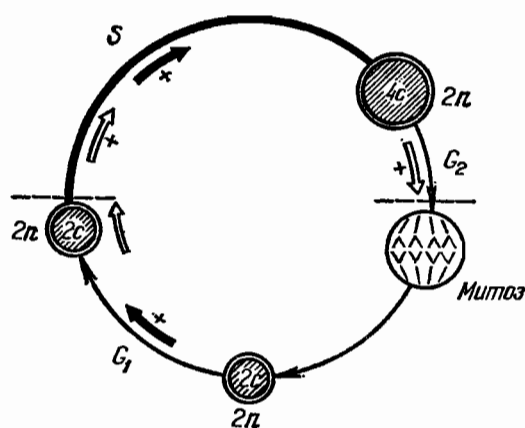


Рис. 23. Схема митотического цикла.

карион — ядро, kinesis — движение). Термины «митоз» и «кариокинез» — синонимы.

Если количество ДНК в гаплоидном наборе хромосом (n) обозначить как C , то после деления клетки диплоидный набор хромосом ($2n$) содержит $2C$ ДНК. В пресинтетический период (период G_1) неизменным сохраняется то же количество ДНК, но в синтетический период (период S) количество ДНК удваивается, и когда клетка переходит к постсинтетическому периоду (период G_2), диплоидный набор хромосом ($2n$) содержит уже $4C$ ДНК. В это время каждая из хромосом редулицирована и состоит из двух хроматид. Постсинтетический период и период митоза характеризуются сохранением того же набора хромосом ($2n$) и того же количества ДНК ($4C$). В результате митоза каждая дочерняя клетка содержит 2 хромосомы и $2C$ ДНК.

Три периода митотического цикла (G_1 , S , G_2), во время которых происходит подготовка клетки к делению, объединяются под названием интерфазы.

МИТОЗ

Митоз (рис. 24) — сложное деление ядра клетки, обеспечивающее точное идентичное распределение хромосом с содержащейся в них генетической информацией между ядрами дочерних клеток. Этот способ деления в клетках растений был открыт в 1874 г. русским ботаником И. Д. Чистяковым (1843—1877), а в клетках животных — в 1878 г. русским гистологом П. И. Перемежко (1833—1893). Детальные исследования по делению клеток были выполнены несколько позже на растительных объектах.

Страсбургером (1844—1912) и на клетках животных — Флемингом (1843—1905).

В процессе митоза, или кариокинеза (рис. 25), последовательно протекает пять фаз: профаза, прометафаза, метафаза, анафаза и телофаза. Эти фазы, непосредственно следующие друг за другом, связаны незаметными переходами. Каждая предыдущая обуславливает переход к последующей.

В клетке, вступающей в деление, хромосомы приобретают вид клубка из множества тонких, слабо спирализованных нитей. В это время каждая хромосома состоит из двух хроматид.

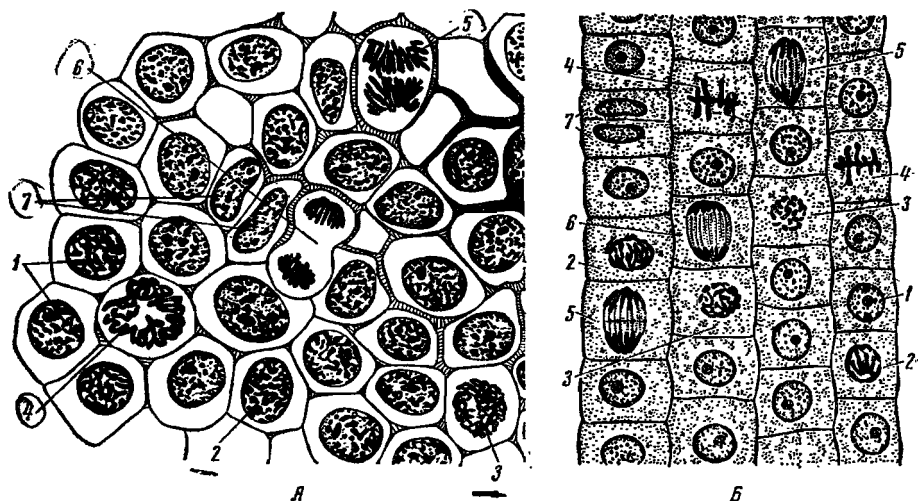


Рис. 24. Митоз.

А — в клетках кожи тритона. Б — в клетках корешка лука. Видны клетки, находящиеся в стадиях интерфазы (1), профазы (2), прометафазы (3), метафазы (4), ранней (5) и поздней (6) анафазы, телофазы (7).

В самом начале профазы центриоль делится на две и они расходятся к полюсам ядра. Одновременно хромосомы претерпевают процесс скручивания (спирализация), вследствие чего значительно укорачиваются и утолщаются. Хроматиды несколько отходят друг от друга, оставаясь связанными лишь центромерами. Между хроматидами появляется щель. К концу профазы в животных клетках вокруг центриолей образуется лучистая фигура. В большинстве растительных клеток центриолей нет.

К концу профазы ядрышки исчезают, ядерная оболочка под действием ферментов из лизосом растворяется, хромосомы оказываются погруженными в цитоплазму. Одновременно появляется ахроматиновая фигура, которая состоит из нитей, тянущихся от полюсов клетки (если есть центриоли, то от них). Ахроматиновые нити прикрепляются к центромерам хромосом. Образуется характерная фигура, напоминающая веретено. Электронномикроскопические исследования показали, что нити веретена — это трубочки, каналы.

В прометафазе в центре клетки находится протоплазма, имеющая незначительную вязкость. Погруженные в нее хромосомы располагаются по экватору клетки, ядерная оболочка отсутствует.

В метафазе хромосомы находятся в упорядоченном состоянии в области экватора. Хорошо видны все хромосомы, благодаря чему изучение кариотипов — подсчет числа, изучение форм хромосом — проводится именно в этой стадии.

В анафазе каждая хромосома продольно расщепляется на две дочерние вдоль той щели, которая обнаруживается еще в профазе; точнее сле-

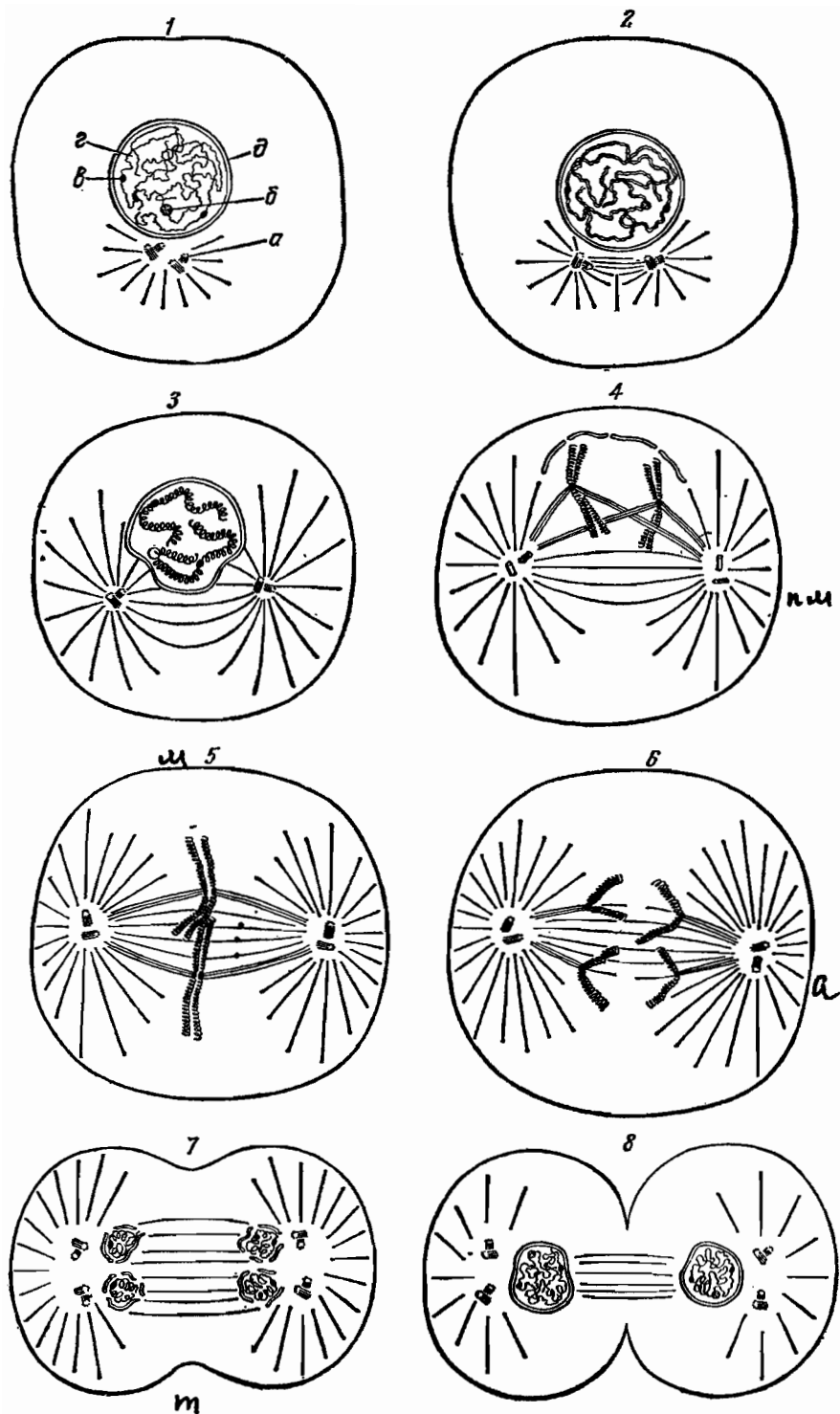


Рис. 25. Схема митоза в гипотетической клетке, содержащей две хромосомы. Показан процесс изменения хромосом и клеточного центра.

1—3 — профаза; 4 — прометафаза; 5 — метафаза; 6 — анафаза; 7, 8 — телофаза; α — центриоль; δ — ядрышко; ε — центромера; ε — хромосома; δ — ядерная оболочка.

дует сказать, что произошло расхождение хроматид, которые теперь уже стали сестринскими или дочерними хромосомами. Нити веретена сокращаются, отходят к полюсам, а за ними расходятся к полюсам и дочерние хромосомы. Расхождение их осуществляется быстро и всех хромосом одновременно, как «по команде». Это хорошо показывают кинокадры, заснятые с делящихся клеток. Бурные процессы происходят и в цитоплазме, которая на заснятом кинофильме напоминает кипящую жидкость.

В телофазе дочерние хромосомы расходятся к полюсам. После этого хромосомы деспирализуются, теряют ясные очертания, вокруг них формируются ядерные оболочки. Ядро приобретает строение, сходное с бывшим в материнской клетке до профазы. Восстанавливается ядрышко. Далее происходит разделение цитоплазмы. В клетках животных этот процесс начинается с образования в экваториальной зоне перетяжки, которая, все более углубляясь, отделяет наконец сестринские клетки друг от друга. В клетках растений разделение сестринских клеток начинается во внутренней области материнской клетки. Здесь сливаются мелкие пузырьки эндоплазматической сети, образуя в конце концов клеточную мембрану. Построение целлюлозных клеточных оболочек связано с использованием секретов, накапливающихся в диктиосомах.

Продолжительность каждого из периодов митотического цикла и фаз митоза различна и длится от нескольких минут до сотен часов. Зависит она от ряда причин: типа тканей, физиологического состояния организма, внешних факторов (температура, свет, химические вещества). Изучение влияния этих факторов на различные периоды митотического цикла с целью воздействия на него имеет большое практическое значение.

АМИТОЗ

Амитоз (от греч. а — отрицание, митоз — деление ядра клетки) — так называемое прямое деление клетки. При этом делении морфологически сохраняется интерфазное состояние ядра, хорошо видны ядрышко и ядерная мембрана. Хромосомы не выявляются и равномерного распределения их не происходит. Ядро делится на две относительно равные части без образования ахроматинового аппарата. На этом деление может закончиться и возникает двухъядерная клетка, иногда перешнуровывается и цитоплазма. Описано амитотическое деление ядер в некоторых дифференцированных тканях, например в скелетной мускулатуре, в клетках кожного эпителия, соединительной ткани и некоторых других, а также в патологически измененных клетках. Но этот способ деления ядра никогда не встречается в клетках, нуждающихся в сохранении полноценной генетической информации, например в оплодотворенных яйцеклетках и в клетках нормально развивающихся эмбрионов. Там встречается только митоз. Поэтому, по мнению ряда исследователей, амитоз не может считаться полноценным способом размножения клеток.

РОСТ И ОБНОВЛЕНИЕ КЛЕТОЧНЫХ КОМПЛЕКСОВ

В сложных многоклеточных организмах растений и животных отдельные органы и ткани отличаются различной митотической активностью.

Для изучения митотической активности и обновления клеточных комплексов применены новейшие методы: определение числа ядер, изучение изменения количественного содержания ДНК в ткани; изучение клеточного деления посредством радиоавтографии, т. е. путем включения радиоактивных изотопов в ДНК и др.

Применение названных методов позволило разделить все ткани на три категории клеточных комплексов: стабильные, растущие и обновляющиеся.

В стабильных клеточных комплексах не обнаруживаются митозы и количественное содержание ДНК остается постоянным. К таким клеткам, которые никогда не делятся (у человека в возрасте старше 7 дней), относятся клетки центральной и периферической нервной системы. Эти клетки сохраняются на протяжении всей жизни, но в них происходят возрастные изменения.

К числу растущих клеточных комплексов относятся такие группы однородных клеток, в которых всегда встречаются отдельные клетки, находящиеся в стадии митоза. Предполагается, что клетки в этих комплексах живут на протяжении всей жизни организма, а за счет вновь образующихся клеток происходит увеличение органа. Из таких клеточных комплексов состоят почки, надпочечники, щитовидная и поджелудочная железы, скелетные и сердечная мышцы.

Обновляющиеся клеточные комплексы — это группы однородных клеток с большим числом митозов. В этих комплексах число вновь образующихся клеток восполняет такое же число систематически погибающих. Примерами обновляющихся комплексов могут служить клетки желудочно-кишечного тракта, клетки кожного эпидермиса, ткань семенников и кроветворных органов и др.

СТАРЕНИЕ И ГИБЕЛЬ КЛЕТКИ

Большинство клеток раньше или позже начинают проявлять признаки старения и погибают. Эти процессы происходят на протяжении всей жизни организма и даже в эмбриональный период.

В стареющих клетках накапливается специальный пигмент «изнашивания», что является следствием ухудшения с возрастом выделения из клетки плохо растворимых веществ. В числе прочих веществ накапливаются липиды. В ряде тканей увеличивается количественное содержание кальция. Происходят и другие изменения химизма клетки. Все это приводит к снижению функциональной активности и всех жизненных проявлений клетки.

Смерть клетки связана с необратимым прекращением процессов жизнедеятельности. Но обычно это не одномоментный акт. Внутриклеточные процессы останавливаются постепенно и не одновременно в различных органоидах.

После наступления смерти клетки меняется вязкость цитоплазмы (она может разжижаться или уплотняться), происходит коагуляция цитоплазмы; митохондрии распадаются на гранулы. Последовательно разрушаются и другие органоиды.

В ядре дольше, чем в цитоплазме, не наступает посмертных изменений. Сначала уменьшается объем ядра, а потом оно начинает подвергаться фрагментации и растворению.

Причина посмертных изменений клетки чаще всего связана с активацией некоторых внутриклеточных ферментов. Под их воздействием в клетке происходит аутолиз (от греч. *autos* — сам, *lysis* — растворение), т. е. саморастворение тканей. Вследствие накопления в клетке низкомолекулярных соединений через клеточную мембрану возрастает диффузия воды. Клетка набухает, теряет свою форму и структуру.

Глава IV. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

ТИПЫ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Обмен веществ и энергии, иначе метаболизм (от греч. *metabole* — перемена), — процесс, лежащий в основе явлений жизни. Он относится к числу основных свойств, которые отличают живое от неживого. Именно метаболизм обуславливает единство организма со средой. Этот процесс, непрерывно протекающий во всех органах, тканях и клетках, обеспечивает самообновление. Живые организмы благодаря обмену веществ и энергии постоянно воспроизводят как морфологические структуры, так и химический состав живой протоплазмы.

Непрерывный обмен веществ и энергии возможен благодаря тому, что живые организмы — открытые системы. Это значит, что с пищей, водой, при газообмене в организм из окружающей среды поступают разнообразные химические соединения. По своему химическому составу они отличаются от протоплазмы данного организма. В организме эти соединения подвергаются глубоким изменениям и превращениям, в конце концов уподобляются его химическому составу и входят в морфологические структуры организма, но не остаются постоянно. Через определенный период усвоенные вещества подвергаются разрушению, освобождая скрытую в них энергию, а продукты распада удаляются во внешнюю среду. При этом разрушенную молекулу мгновенно заменяет новая, не нарушая целостности структурных компонентов организма. Организм, следовательно, не статичная, а открытая поточная система.

Поток вещества и энергии, наблюдаемый в организме, обуславливает самообновление и самовоспроизведение.

Самовоспроизведение (авторепликация) осуществляется на всех уровнях: молекулярном, субклеточном, клеточном, организменном. Этим обусловлено самообновление организма также на всех уровнях. Обновление на каждом уровне является следствием координированного самовоспроизведения на нижележащем уровне. Так, репродукция на молекулярном уровне обуславливает самовоспроизведение на субклеточном и далее на клеточном уровнях. Авторепродукция на клеточном уровне вызывает самовоспроизведение на органном и организменном уровнях. Авторепродукция на организменном уровне обуславливает существование видов.

При изучении метаболизма широко используется метод меченых атомов. Сущность его заключается в том, что в организм вводятся в составе органических соединений радиоактивные изотопы ряда элементов, например водород (H^3), углерод (C^{14}), фосфор (P^{32} , P^{33}), йод (I^{131} , I^{132}) и многие другие. Искусственные радиоактивные изотопы, кроме тяжелого водорода, по химическим свойствам и биологическому действию почти не отличаются от природных элементов, но в отличие от них благодаря радиоактивности легко могут быть обнаружены в организме. Для обнаружения их применяют два метода: 1) исследование с помощью электронных приборов и 2) автораддиографию.

При использовании первого метода с помощью специальных радиометрических приборов (например, счетчика Гейгера) изучают распределение радиоактивного элемента в организме. При введении его с пищей

сначала радиоактивный изотоп будет обнаруживаться в области желудка и кишечника, затем циркулирующим с кровью по организму и, наконец, может оказаться сконцентрированным в каком-либо органе, например радиоактивный йод — в щитовидной железе.

Второй метод — автордиография — также позволяет выяснить скорость распространения и локализацию радиоактивных веществ в органах и тканях. Для этого животное или растение насыщают радиоактивным изотопом. Из органов подопытных организмов изготавливают тонкие срезы, которые покрывают фотографической эмульсией. Радиоактивные вещества на эмульсии оставляют след, обнаруживаемый после проявления при исследовании под микроскопом.

Применение изотопов позволило выяснить механизмы действия ферментов, скорости протекания биохимических реакций, обнаружило «биологический период полураспада», другими словами среднюю продолжительность существования различных соединений, в частности белков, в организме. Это достигается введением аминокислот, меченных радиоактивным изотопом азота, и определением скорости выделения его из организма. Период, в течение которого количество выделяемого изотопа уменьшается в 2 раза, характеризуется как «период полураспада» белка. Этот срок умножают на два и таким образом устанавливают среднюю продолжительность существования в организме тех или иных веществ. Оказалось, что средняя продолжительность существования белков в органах с интенсивным обменом веществ (печень, кишечник) составляет около 10 дней. Скорость обновления белков крови различна: фибриногена — 4 суток, глобулинов — до 20 суток, а гемоглобина — до 100 суток.

Этот метод позволил глубже уяснить сущность процесса обмена веществ.

Процессы обмена веществ (ассимиляция и диссимиляция) на уровне клетки изложены в предыдущей главе. В настоящей главе рассматриваются процессы метаболизма преимущественно на уровне организма. У каждого вида организмов в процессе исторического развития (филогенеза) сложились свои особенности метаболизма, связанные с условиями жизни. По характеру обмена веществ все организмы делятся на ауотрофные, гетеротрофные и миксотрофные.

ГЕТЕРОТРОФНЫЕ, АУТОТРОФНЫЕ И МИКСОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Гетеротрофные организмы

Гетеротрофными (от греч. heteros — другой, иной, trophe — пища) называются организмы, нуждающиеся в готовых органических веществах. Энергию, необходимую для своей жизнедеятельности, они получают при разложении готовых органических соединений. В настоящий период существования жизни на Земле гетеротрофные организмы используют органические вещества, синтезированные другими организмами. Однако, первыми живыми существами на Земле были, по-видимому, гетеротрофы, использовавшие органические вещества абиогенного происхождения.

Гетеротрофными организмами являются все животные и незеленые растения: грибы и большинство бактерий.

Различают два основных способа гетеротрофного питания: голозойный и осмотический. Голозойный тип питания заключается в поглощении твердых частиц пищи, подвергающихся затем перевариванию. Такой тип питания характерен для животных. Простейший пример: амeba заглатывает комочек пищи, который переваривается в пищеварительной вакуоли. При осмотическом питании организмы всасывают питательные вещества поверхностью тела. Так питаются дрожжевые и плесневые грибы, многие бактерии, некоторые одноклеточные животные.

Гетеротрофы усваивают только растворенные вещества. Сложные органические соединения — белки, углеводы, жиры — предварительно расщепляются ферментами. У разных организмов в процессе эволюции вырабатывались определенные комплексы ферментов, различных в зависимости от тех условий, к которым приспособился тот или иной вид. Паразитические и гнилостные бактерии приобрели способность растворять белки; бактерии, обитающие на разлагающихся растительных веществах, расщепляют целлюлозу; молочнокислые бактерии усваивают лактозу, а бактерии, обитающие в нефти, — углеводороды и т. д. Поступившие в бактериальную клетку вещества под действием соответствующих ферментов переводятся в белки и другие органические вещества, характерные для данного вида. В этом и заключается процесс ассимиляции.

У животных съеденная пища подвергается механической и химической переработке. Белки в желудке под действием фермента пепсина и в тонком кишечнике под влиянием других энзимов расщепляются до аминокислот. Из кишечника они всасываются в кровь и поступают в ткани и клетки. Здесь же из аминокислот при участии нуклеиновых кислот синтезируются белки, специфичные для каждого вида животного. Следовательно, именно здесь, в клетках и тканях, происходит ассимиляция поступивших питательных веществ.

Жиры в кишечнике омыляются желчью, расщепляются липазой, а в стенках кишечника и в лимфатических сосудах из них синтезируются жиры, специфичные для каждого вида животного. Принимая форму капелек, жиры откладываются в цитоплазме клеток.

Углеводы начинают подвергаться перевариванию в полости рта. Птиалин слюны переводит крахмал в мальтозу. Процесс образования глюкозы из крахмала совершается в кишечнике. Глюкоза всасывается ворсинками кишечника и кровью переносится к клеткам. В печени и мышцах из нее образуется животный крахмал — гликоген, представляющий собой резервный энергетический материал, необходимый не только для мышц, но и для функций всех других органов и систем.

Животные способны из углеводов синтезировать жиры и в небольшой мере из жиров — углеводы. Следовательно, эти компоненты пищи в известной мере взаимозаменяемы. Иначе обстоит дело с белками. Далеко не все аминокислоты могут синтезироваться животными из углеводов и жиров. Это объясняется отсутствием у гетеротрофных организмов ряда ферментов.

В связи с этим аминокислоты по их роли в питании делят на две группы: незаменимые и заменимые. К незаменимым относятся те аминокислоты, которые не могут быть синтезированы в организме животных и человека из других соединений, поступающих с пищей, поэтому они обязательно должны входить в определенном количестве в пищу и только при этом условии организм способен создавать свои собственные белки. Для человека незаменимыми являются 8 аминокислот: триптофан, лизин, метионин, валин, лейцин, изолейцин, фенилаланин и треонин. Без перечисленных аминокислот наступает белковое голодание, приводящее к тяжелым расстройствам жизнедеятельности и даже гибели организма.

К жизненно необходимым органическим веществам, которые обычно не способны синтезировать определенные виды гетеротрофных, а иногда и аутотрофные организмы, относятся витамины.

Аутотрофные организмы

Аутотрофными (от греч. *autos* — сам, *trophe* — пища) называются организмы, синтезирующие органические соединения из более простых, неорганических. Синтез органических веществ аутотрофными организмами

связан с рядом эндотермических реакций, поэтому в клетки таких организмов необходимо поступление энергии. В зависимости от источника используемой энергии аутотрофные организмы делятся на фотосинтезирующие и хемосинтезирующие.

Фотосинтезирующие (от греч. *photos* — свет) используют энергию солнечного света, **хемосинтезирующие** — энергию экзотермических химических реакций. Фотосинтезирующие организмы имеют специальные органы — пластиды. К хемосинтезирующим относится ряд бактерий: нитрифицирующие, серобактерии, железобактерии. Зеленые растения являются первичными образователями не только углеводов, но и аминокислот, для синтеза которых необходим азот. Основная масса природного азота находится в воздухе, но зеленые растения не способны к его усвоению. С. Н. Виноградским были обнаружены в почве азотфиксирующие микроорганизмы, усваивающие свободный азот. Тот же процесс осуществляют клубеньковые бактерии, живущие в симбиозе с бобовыми растениями. Связанный азот становится доступным для усвоения зелеными растениями, воспринимающими соединения азота корнями почвы.

Азотистый обмен у высших растений изучен Д. Н. Прянишниковым (1865—1948). Установлено, что продукты фотосинтеза из листьев передвигаются в корни. Здесь они подвергаются переработке, вступают в химическую связь с соединениями азота (аммиаком), образуя аминокислоты, а из них белки. Оказалось, что в синтезе аминокислот имеют большое значение не только соединения азота, поступающие в растения извне, но и продукты распада белков, образующиеся в растениях.

Миксотрофные организмы

Миксотрофы (от лат. *mixtus* — смешанный) занимают промежуточное положение. В зависимости от окружающих условий они могут вести себя то как аутотрофы, то как гетеротрофы. Примером миксотрофных организмов может служить *евглена зеленая*, которая на свету способна к фотосинтезу, а в темноте усваивает органические вещества, подобно гетеротрофным организмам. Питательные вещества здесь всасываются через мембраны клеток. У ряда плотоядных (хищных) растений, таких, как *росянка*, *пузырчатка*, *мухоловка* и др., образовались специальные ловчие камеры и железы, отделяющие пищеварительные соки, а также появились сложные движения, называемые *настиями* (см. главу V).

Первые детальные исследования хищничества у растений выполнены Ч. Дарвином. Он выяснил, что эта особенность развилась у обитателей почв, бедных усвояемыми соединениями азота, недостаток которого восполняется за счет животной пищи.

Фотосинтез

Первоисточником энергии для живых организмов Земли является Солнце. Энергия, приносимая квантами света (фотонами), поглощается хлорофиллом и в виде потенциальной химической энергии в процессе фотосинтеза накапливается в органических соединениях. Процесс фотосинтеза является основной (почти единственной) формой образования органических веществ на Земле. В качестве «строительного материала» для синтеза органических веществ зелеными растениями используется углекислый газ (CO_2) и вода (H_2O). Углекислый газ поглощается листьями из воздуха и частично, как показали исследования, проведенные с помощью меченых атомов, корнями из почвы. Воду всасывают корни растений из почвы.

Процесс фотосинтеза имеет две фазы: световую и темновую.

В световую фазу осуществляются фотохимические процессы с использованием энергии света. В темновой фазе происходит синтез углеводов (глюкозы), рис. 26. Специфика фотосинтетических реакций связана с особенностями молекулы хлорофилла.

Молекула хлорофилла представляет собой систему с чередованием простых и двойных связей по кольцу, что допускает перестройки по месту двойных и одинарных связей и соответствующее изменение свойств без

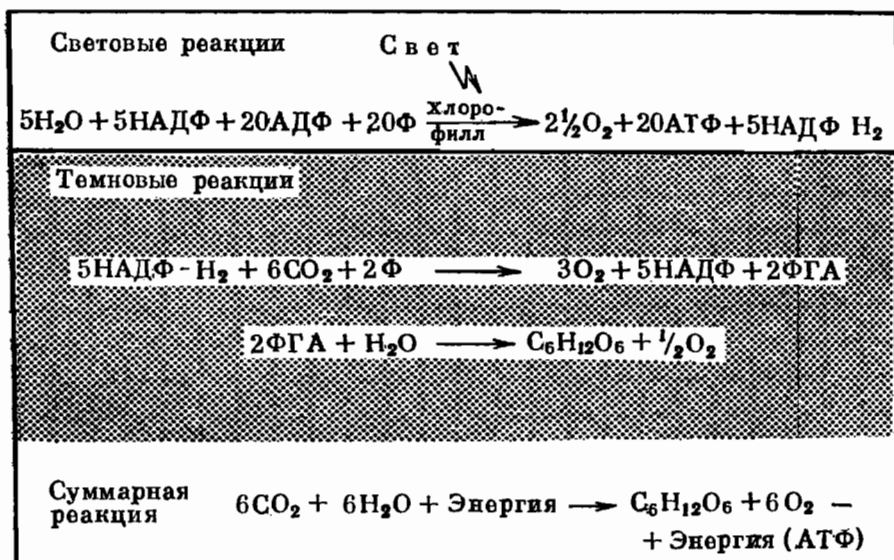


Рис. 26. Световые и темновые реакции фотосинтеза.

сдвига в положении какого-либо из образующих ее атомов. Такие системы содержат подвижные электроны, относящиеся не к одному атому или связи, а ко всей системе в целом. Переход таких электронов во внешнюю орбиту сопровождается лишь незначительным поглощением энергии. Световые реакции фотосинтеза сводятся к тому, что молекула хлорофилла, поглотив один фотон, переходит в возбужденное состояние, а ее возбужденный электрон занимает более высокий энергетический уровень. Этот электрон затем отдает избыточную энергию системе, использующей ее для синтеза НАДФ-Н₂ (никотинамидаденин — динуклеотид фосфат восстановленный) и АТФ. Водород, необходимый для восстановления НАДФ, черпается из молекул воды. Образующиеся при этом из гидроксильных молекулы перекиси водорода распадаются на воду и кислород, который выделяется во внешнюю среду.

В темновой фазе благодаря использованию энергии АТФ и НАДФ-Н₂ происходит соединение углекислого газа с водородом и фосфатной группой других соединений — образуется фосfogлицериновый альдегид (ФГА), условная формула которого $\text{C}_3\text{H}_5\text{O}_3 \cdot \text{Ф}$, где Ф — остаток фосфорной кислоты. Из других молекул ФГА и водорода воды образуется молекула глюкозы. Эти процессы сложны, многоступенчаты, включают, помимо хлорофилла, системы переноса и трансформации энергии. В темновой фазе образуются углеводы и другие соединения.

Ясно, что строгая последовательность химических реакций, их сопряженный циклический характер могут иметь место только в такой высокоупорядоченной системе, какой является хлоропласт.

Под электронным микроскопом в строении хлоропласта хорошо видны стопки округлых пластинок (ламелл), в которых располагаются определенным образом ориентированные молекулы хлорофилла, ферментов, витаминов, дополнительных пигментов и других веществ. Такие слож-

ные, филигранные ультраструктуры создают условия для быстрого преобразования энергии света в химическую энергию и вместе с тем обеспечивают пространственное разделение реакционных центров, в результате чего становится возможным одновременное прохождение различных и часто противоположных биохимических реакций.

Один максимум поглощения света хлорофиллом приходится на красную (с длиной волны 680 мμ) и другой, меньший,— на сине-фиолетовую (440 мμ) части солнечного спектра, в то время как максимальная интенсивность света, достигающего поверхности Земли, приходится на сине-зеленую и зеленую части спектра. К. А. Тимирязев, изучавший оптические свойства хлорофилла, пришел к выводу, что зеленое растение в процессе эволюции приспособилось поглощать именно те лучи, которые несут больше энергии. Но красные лучи, как известно, несут значительно меньше энергии, чем коротковолновые синие и фиолетовые. Оказалось, что хотя фотон красного света несет мало энергии, ее достаточно для фотохимического эффекта одной молекулы, а красные лучи несут больше фотонов, чем синие и фиолетовые; именно поэтому растения и приспособились поглощать их в большем количестве.

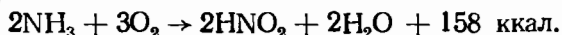
При фотосинтезе наивысший коэффициент полезного действия энергии солнечного света может быть равен 28%. Однако практически растения всегда находятся в таких условиях, что полностью не могут исчерпать все свои возможности. В сельскохозяйственной практике для увеличения КПД фотосинтеза необходимо правильное размещение растений в посевах и селекция на увеличение поверхности листьев и удлинение срока их активной жизни.

Хемосинтез

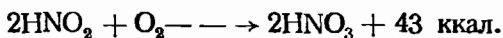
К аутотрофным организмам относится также небольшая группа хемосинтезирующих бактерий, открытых русским микробиологом С. Н. Виноградским в 1887 г. Для синтеза органического вещества они используют энергию, освобождающуюся при окислении соединений водорода, серы, азота, железа и т. д. Эти организмы получили название хемосинтезирующих, а процесс — хемосинтеза.

Железобактерии способны переводить двухвалентные соли железа в трехвалентные. Аналогично им марганцевые бактерии используют для жизнедеятельности энергию окисления двухвалентного марганца в трехвалентный. Серные бактерии окисляют сероводород.

Соединения азота окисляют нитрифицирующие бактерии: одни из них — нитритные, другие — нитратные. Первые окисляют аммиак в азотистую кислоту:



Вторые переводят азотистую кислоту в азотную:



Энергия, освободившаяся в процессе этих реакций, используется бактериальной клеткой для синтеза органических веществ из неорганических. Нитрифицирующие бактерии играют существенную роль в круговороте азота в природе. Однако роль хемосинтезирующих организмов в образовании органического вещества на нашей планете незначительна по сравнению с фотосинтезирующими зелеными растениями.

КОСМИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Крупный вклад в изучение фотосинтеза внесен великим русским биологом К. А. Тимирязевым. Он изучал количественную сторону фотосинтеза и показал, что синтез органического вещества в зеленых растениях

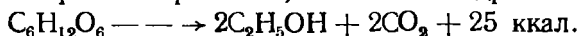
происходит в полном соответствии с законом сохранения энергии. Именно поэтому фотосинтез наиболее интенсивно идет под действием красных лучей, т. е. в наиболее богатой энергией части солнечного спектра.

Растения, переводя солнечную энергию в потенциальную, химическую, создают колоссальное количество органических веществ. За счет этих веществ существуют все гетеротрофные организмы. Таким образом, энергия, с которой связаны процессы жизнедеятельности всех организмов, это солнечная энергия. Энергия, «законсервированная» зелеными растениями много миллионов лет назад, хранится в ископаемых углях и используется человеком. Солнечная энергия перешла в почвенный гумус и, следовательно, принимает участие в почвообразовательных процессах.

К. А. Тимирязев первым подчеркнул космическую роль зеленых растений. Он писал: «Растение — посредник между небом и землёю. Оно истинный Прометей, похитивший огонь с неба. Похищенный им луч солнца горит и в мерцающей лучине, и в ослепительной искре электричества. Луч солнца приводит в движение и чудовищный маховик гигантской паровой машины, и кисть художника, и перо поэта»¹. Работы К. А. Тимирязева по фотосинтезу сыграли существенную роль в борьбе с витализмом, в утверждении материалистического мировоззрения.

ЭВОЛЮЦИЯ ТИПОВ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

Как уже было сказано, по характеру ассимиляции различают аутотрофный и гетеротрофный типы обмена. По характеру диссимиляции организмы делятся на аэробные (от греч. аер — воздух) и анаэробные. Аэробные организмы используют свободный кислород для процессов окисления; у анаэробных процессы диссимиляции (брожение) происходят в бескислородной среде. Подавляющее большинство современных обитателей Земли — аэробы. К числу анаэробных организмов относятся дрожжевые грибы, ряд бактерий, внутренние паразиты. При брожении окисление органических соединений не доходит до конца, получаются продукты неполного окисления и выделяется только часть химической энергии, используемой в процессе жизнедеятельности. В качестве примера возьмем спиртовое брожение, вызываемое дрожжевыми грибами:



При этой реакции процесс расщепления грамм-молекулы сахара привел к образованию 2 молекул спирта и 2 молекул CO_2 с высвобождением всего лишь 25 ккал. В присутствии кислорода та же грамм-молекула сахара способна высвободить энергии в 27 раз больше:



Процесс окисления глюкозы происходит в клетке в несколько этапов, известных как цикл Кребса (см. главу III). Процесс диссимиляции у аэробных организмов биологически гораздо выгоднее и экономнее, чем у анаэробных организмов, почему он нашел широкое распространение в природе.

Первые живые организмы на Земле были по характеру усвоения веществ гетеротрофами (см. главу XII), по характеру диссимиляции — анаэробами. Питанием для них служили первичные органические вещества абиогенного происхождения.

Древнейшие аутотрофные организмы произошли от гетеротрофов. Предпосылкой к их возникновению было появление у некоторых из примитивных организмов каких-либо пигментов, но эти пигменты первоначально еще не были такими сложными образованиями, каким является хлорофилл. Наличие пигментов поначалу способствовало использованию сол-

¹ К. А. Тимирязев. Избранные произведения. Т. II. М., 1948, стр. 382—383.

нечной энергии лишь для усвоения органических веществ. И только много позже появились организмы, способные к фотосинтезу, обладающие хлорофиллом и близкими к нему пигментами.

Естественно, что первые аутотрофы существовали еще в отсутствие сколько-нибудь значительных количеств кислорода в окружающей среде и, следовательно, были анаэробными организмами. В результате их жизнедеятельности в атмосфере Земли накопился свободный кислород. Этим были созданы условия для аэробного типа диссимиляции. По-видимому, сначала возникли фотосинтезирующие и хемосинтезирующие аэробные организмы, а затем уже вторичные гетеротрофы, использующие для питания органические вещества биогенного происхождения.

КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ В ПРИРОДЕ

Взаимосвязь между организмами с различными типами обмена веществ

Все организмы в процессе жизнедеятельности поглощают вещества окружающей среды. Каждый вид организмов перерабатывает их по-своему и возвращает в окружающую среду уже в иной форме. В этой форме вещество обычно не пригодно к использованию особями того же вида и организмами других видов, но имеющих сходный обмен веществ. Однако продукты жизнедеятельности одних организмов потребляются другими с несходным характером обмена веществ, и в единую цепь вовлекаются в конечном счете все виды. Вследствие этого одно и то же вещество многократно используется для построения живой материи.

Питание гетеротрофных организмов зависит от аутотрофных. Потребность всех аэробов в кислороде еще больше подчеркивает зависимость этих организмов от зеленых растений. Однако и аутотрофные организмы существовать без гетеротрофных не смогли бы. Количество неорганического вещества, необходимого для синтеза органических соединений на Земле, не безгранично. Для нового синтеза необходимо разложение ранее синтезированных органических веществ, что осуществляется некоторыми группами гетеротрофных организмов, преимущественно бактериями. Зеленые растения для синтеза крахмала нуждаются в CO_2 , выдыхаемом в атмосферу всеми живыми организмами.

Таким образом, в природе устанавливается определенное равновесие между гетеро- и аутотрофными организмами.

В своем питании гетеротрофные организмы всегда находятся в зависимости от других организмов. Это приводит к возникновению сложных пищевых цепей. Их необходимо просто проследить на каком-либо более или менее изолированном участке природы (изолированная экосистема). Таким примером может служить небольшой изолированный пруд. В нем производителями органического вещества являются одноклеточные и многоклеточные водоросли и высшие растения. Одни из них находятся в толще воды, другие прикреплены к грунту. Первичные потребители органического вещества мелкие животные рачки, колониальные инфузории. Их поедают рыбы и другие более крупные животные, которые являются уже вторичными потребителями. В разложении продуктов жизнедеятельности и трупов принимают участие бактерии и грибы. Это организмы-разрушители, которые доводят органические вещества до минерального состава, пригодного для синтеза аутотрофами.

Животные и человек для своего питания нуждаются в органических веществах, синтезируемых растениями. Зеленые растения в процессе фотосинтеза используют углекислый газ, выдыхаемый живыми организ-

мами. Бактерии и грибы разлагают органические вещества. Все живые существа вовлекаются в круговорот веществ в природе. Продукты жизнедеятельности одних необходимы для существования других. Создается неразрывное единство всей живой и неживой природы.

Постоянно совершающийся процесс перехода химических элементов из одних соединений в другие, из состава земной коры в живые организмы, а далее — расщепление их на неорганические соединения и химические элементы и снова переход в состав земной коры называется круговоротом вещества и энергии.

Из общего числа известных химических элементов около 40 вовлечено живыми организмами в активный круговорот; их называют циклическими, или биогенными.

Для живых организмов наибольшее значение имеют круговороты углерода, азота, кислорода, водорода, железа, фосфора, серы, калия, кальция, магния, кремния. Однако всегда надо иметь в виду, что полной повторяемости циклов никогда не бывает; с каждым новым циклом в них всегда возникают какие-либо изменения.

Круговорот углерода, азота и кислорода

Углерод входит в состав всех органических соединений. В земной коре его не менее 0,5%, в атмосфере по весу содержится всего лишь 0,008%, но в сухом веществе животных — около 20%, а растений — до 45%. Поэтому вещество живых организмов при высокой температуре обугливается.

В атмосферном воздухе постоянно присутствует углекислый газ (CO_2), выделяемый в процессе жизнедеятельности организмами. Основным поставщиком CO_2 для атмосферы — вулканы, затем почвенные воды, насыщенные углекислыми солями. Общее количество CO_2 в атмосфере равно $2,1 \cdot 10^{12}$ т. Морская вода содержит около $50 \text{ см}^3 \text{ CO}_2$ в каждом литре, т. е. в мировом океане ее $16 \cdot 10^{15}$ т. Это почти в 8 раз больше, чем в атмосфере.

В процессе фотосинтеза зеленые растения усваивают углерод, поступающий в листья из воздуха в виде углекислого газа, и образуют углеводы. В процессе дыхания растений часть из углеводов окисляется и углекислый газ снова поступает в воздух. Большая часть углеводов накапливается в растениях, где образуются также белки, жиры, витамины. Растения поедаются травоядными животными и человеком. Травоядных животных поедают хищники и человек. Так углерод переходит в состав животных и человека. При дыхании углеводы окисляются. За счет освобождающейся энергии протекают все жизненные процессы, а углекислый газ выделяется в воздух.

Гниение трупов, растений и животных совершается с участием гнилостных бактерий: при этом также происходит окисление углерода с образованием CO_2 , поступающего в окружающую среду.

При разложении организмов в отсутствие кислорода, т. е. без окисления (например, на дне водоемов), образуется торф, каменный уголь, нефть, сланцы. Человек их использует как источник энергии, а углекислый газ также поступает в атмосферу.

Так, в одних случаях более длинный, в других — более короткий круг замыкается и начинается новый цикл вовлечения углерода в органические соединения, синтезируемые растениями.

Азот — обязательный элемент, входящий в состав белков. Основная масса азота находится в атмосфере. Свободный азот атмосферы переводится в органические соединения азотфиксирующими и клубеньковыми бактериями. Незначительная часть атмосферного азота может превращаться в азотистую и азотную кислоты в результате электрических разрядов и других физических факторов. Эти кислоты поступают в почву,

образуя здесь соли. Связанный азот доступен для усвоения зеленым растениям и в них образуются белки, которые затем поедаются животными, а с растительной и животной пищей — и человеком. Благодаря дальнейшим преобразованиям азот входит в состав белковых молекул животных и человека, в теле которых при процессах жизнедеятельности белки расщепляются, освобождая потенциальную энергию. Конечными продуктами их расщепления являются аммиак и мочевина, выделяющиеся во внешнюю среду. В результате гниения трупов растений и животных также образуется аммиак, попадающий в почву. Одни из бактерий — нитритные и нитратные — переводят его в состояние, пригодное для усвоения растениями, и в виде различных соединений азот снова поступает в живые организмы. Другие — денитрифицирующие — бактерии разлагают аммиак и свободный азот поступает в атмосферу. Так замыкается круговорот азота.

Кислород атмосферы биогенного происхождения. Он постоянно поступает в атмосферу благодаря процессу фотосинтеза, осуществляемому зелеными растениями. Свободный кислород в процессе дыхания используется аэробными организмами, которым он необходим для окисления органических веществ. Одним из конечных продуктов окислительных процессов является CO_2 . В соединении с углеродом кислород возвращается во внешнюю среду, чтобы снова попасть в фотосинтезирующие организмы.

Поскольку освобождение энергии из органических и неорганических соединений сопровождается расщеплением их в ходе окислительных процессов, то круговорот кислорода обеспечивает круговорот всех биогенных элементов.

Глава V. РАЗДРАЖИМОСТЬ И ДВИЖЕНИЕ

Раздражимость как форма отражения

Всей материи присуще свойство отражения. Материальные тела взаимодействуют друг с другом. В. И. Ленин писал «...логично предположить, что вся материя обладает свойством, по существу родственным с ощущением, свойством отражения...»¹.

Свойство отражения у живых организмов проявляется в форме раздражимости. Раздражимостью называется способность организмов отвечать на воздействие внешней среды определенными активными реакциями. Амеба вытягивает псевдоподии и обволакивает ими комочек какого-либо вещества; фагоцит заглатывает бактерию; сперматозоид движется к яйцеклетке; подсолнечник поворачивает соцветие за перемещающимся по небосводу солнцем; лягушка отдергивает лапку при уколе булавкой. Таков ряд примеров раздражимости.

Раздражимость — одно из основных свойств жизни. Уже первые, самые примитивные, живые существа должны были обладать раздражимостью, реагировать на пищевые вещества и ассимилировать их, иначе они неминуемо погибли бы.

Общие свойства, характеризующие раздражимость

Раздражимость проявляется в качественном и количественном изменении метаболизма, в усилении или ослаблении активной деятельности, в изменении структуры.

Факторы, вызывающие явления раздражимости, называются раздражителями. Раздражители по своей природе делятся на три группы: физические (механические, температурные, лучевые, электрические и т. д.), химические (соли, кислоты, щелочи) и физико-химические (факторы, изменяющие осмотическое давление, коллоидное состояние протоплазмы и пр.).

Биологические раздражители (т. е. воздействия других организмов) по своему характеру всегда могут быть отнесены к одной из трех названных групп.

Раздражитель лишь тогда способен вызвать ответную реакцию, когда достигает определенной силы. Минимальная сила раздражения, вызывающая реакцию, получила название нижнего порога раздражимости. Наряду с этим есть и предельный верхний порог раздражимости, превышение которого может вызвать гибель живого вещества. Так, мышца при воздействии на нее электрическим током начнет реагировать сокращением только тогда, когда сила тока достигнет порога раздражения. Но если сила тока превысит определенную величину, это вызовет необратимое сокращение и изменения в протоплазме, которые приведут мышцу к гибели.

Восприятие раздражений может осуществляться либо всей протоплазмой, как, например, у амебы, либо специальными образованиями — рецепторами (лат. *receptele* — получать). Рецепторы — это специализированные воспринимающие приборы. У одноклеточных организмов ими

¹ В. И. Ленин. Полное собрание сочинений. Т. 18, стр. 91.

могут быть специальные органоиды, например у эвглены — светочувствительное пятнышко (стигма). У многоклеточных организмов — они обычно состоят из нервных волокон, способных преобразовать энергию внешнего раздражения в процесс нервного возбуждения. Располагаются они чаще всего в органах чувств.

Способность клеток и тканей отвечать на раздражение называется **возбудимостью**. Возбуждение — это сложная биологическая реакция, проявляющаяся в изменении физического, физико-химического и функционального состояния клеток. Меняется вязкость и химический состав протоплазмы. Связано это в первую очередь с изменением электрического состояния клеточной мембраны. В состоянии покоя внутренняя поверхность мембраны заряжена отрицательно по отношению к наружной. Причина такой разности потенциалов объясняется неравенством концентрации ионов внутри клетки и окружающей среды. В цитоплазме ионы калия преобладают над ионами натрия, в тканевой жидкости — наоборот. В состоянии возбуждения изменяется проницаемость клеточной мембраны: она начинает пропускать внутрь клетки положительно заряженные ионы натрия. Это приводит к изменению электрических потенциалов между цитоплазмой и внешней средой. Возникают электрические биотоки. Исследование их лежит в основе электрофизиологических методов диагностики. К ним относятся, например, электрокардиография — получение электрокардиограммы, т. е. записей электрических потенциалов, возникающих в сердечной мышце; электроэнцефалография — регистрация электрических потенциалов головного мозга; электромиография — записи биотоков в скелетных мышцах и т. д.

Одна из особенностей явлений раздражимости заключается в том, что место воздействия раздражителя и место ответа не всегда совпадают. Это связано с тем, что возбуждение, возникнув в одной клетке, передается на соседние. Проведение возбуждения связано с тем, что изменение электрического потенциала одной клетки служит раздражителем, вызывающим возбуждение в другой.

Проведение возбуждения осуществляется либо через протоплазму (у одноклеточных организмов и растений), либо по нервной системе (у многоклеточных животных).

Органы и структуры, в которых в результате проведения возбуждения возникают ответные реакции, получили название **эффекторов** (от лат. effectus — действие).

Явления раздражимости характеризуются **специфичностью**. Различные раздражители, действуя на один и тот же объект, вызывают сходную реакцию, так, мышца на механические, электрические, химические раздражители отвечает сокращением, яйцо морского ежа — образованием оболочки, слюнная железа — отделением слюны, а глаз — ощущением света и т. д. Следовательно, ответная реакция определяется не характером раздражителя, а специфичностью эффектора.

Характерная черта явлений раздражимости — **энергетическое несоответствие** раздражителя и реакции живой системы. Внешние воздействия, связанные с незначительной тратой энергии, могут вызвать реакции, требующие затраты энергии, во много раз превышающей ту, которая вызвала реакцию. Поясним это примерами. Представим себе личинку комара анофелес, плавающих на поверхности воды. Легкая зыбь, пробежавшая по поверхности воды, или даже тень, упавшая на ее поверхность, вызывают энергичные сокращения личинки и погружение ее в толщу воды. Неожиданный укол булавкой вызывает резкое отдергивание руки. Из этих примеров, число которых можно увеличить, видно несоответствие между той энергией, которая потребовалась для возбудимости, и той, которая затрачена на ответную реакцию.

Явления раздражимости отличаются **адекватностью**, т. е. соответствуют потребностям в данных условиях и оказываются полезными, це-

лесообразными. Бактерии, нуждающиеся в кислороде, передвигаются в сторону пузырька воздуха в капле воды, цветы шафрана раскрываются в теплую погоду и закрываются при падении температуры, зрачок глаза расширяется в темноте и сужается на свету. Один и тот же раздражитель может вызвать прямо противоположную реакцию в зависимости от силы воздействия. Так, если инфузорий поместить в пробирку и один конец ее погрузить в горячую воду, а на другой положить снег, то первоначально инфузории устремятся к теплу. Но когда температура здесь повысится достаточно высоко, они начнут передвигаться в противоположную сторону.

Такая целесообразность в поведении живых организмов идеалистами трактуется как следствие каких-то сверхъестественных сил. Однако в трудах Дарвина целесообразность, существующая в природе, нашла материалистическое объяснение как следствие исторического развития органического мира.

Адекватность реакций на внешние раздражения обуславливает уравновешивание организмов со средой, их приспособленностью к окружающим условиям.

Наряду с общими чертами в явлениях раздражимости у всех организмов она выражается по-разному у растений и животных и зависит от высоты организации.

На любое раздражение организмы обычно отвечают движением. Поэтому, как правило, раздражимость и движение сопутствуют друг другу.

ДВИЖЕНИЕ КАК ФОРМА ПРОЯВЛЕНИЯ РАЗДРАЖИМОСТИ

Формы движения

Движение тесно связано с раздражимостью и очень часто служит внешним ее проявлением. Оно может выражаться как в перемещении всего организма, так и отдельных его органов и даже органоидов внутри клетки.

Активные движения возникают в результате изменения обмена веществ, как ответная реакция на раздражение.

Различают циклоз, ростовые, тургорные, амебоидные, мерцательные и мышечные формы движений.

Циклоз — передвижения внутри протоплазмы, не влияющие на внешние очертания клетки. Интенсивный циклоз наблюдается в клетках некоторых одноклеточных животных. У инфузорий, например, эндоплазма находится в постоянном круговом вращении. К этой категории движения должно быть отнесено перемещение центриолей и хромосом во время митоза. Установлено, что понижение вязкости протоплазмы (переход в золь) ускоряет циклоз, повышение (переход в гель) — замедляет его.

Ростовые движения наблюдаются у растений. Они сказываются в изменении положения в пространстве благодаря неравномерному росту различных частей организма под воздействием внешних факторов. Это движение проявляется в форме тропизмов (см. ниже). Его примеры: рост корней растений в сторону земного притяжения, побегов — в сторону света и т. д.

Тургорные движения встречаются также у растений и связаны с изменением осмотического давления внутри клеток. Проявляются они в форме как тропизмов (например, поворот соцветия подсолнечника в сторону солнца), так и настий (см. ниже примеры: поникание листьев мимозы, сворачивание листа росянки).

Амебоидные движения встречаются у одноклеточных организмов (рис. 27) или у свободно подвижных клеток многоклеточных, например

у фагоцитов. Амебоидные движения связаны с деформацией клетки, с образованием выпячиваний протоплазмы в виде псевдоподий. Это одна из форм движений, характерных для таксисов (см. ниже). В образовании псевдоподий проявляется свойство протоплазмы переходить из состояния геля в золь и обратно. Предполагается, что в более плотных участках протоплазмы, находящихся в состоянии геля, молекулы белка

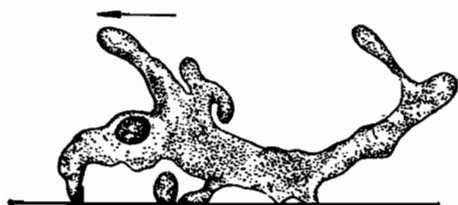


Рис. 27. Амеба. «Шагающее» передвижение. Стрелки указывают направление движения.

имеют первичную структуру, развернуты и образуют сеть из переплетающихся волокон. По мере свертывания белковых молекул и перехода их в форму глобул (третичная структура) гель постепенно преобразуется в золь. Установлено, что введение АТФ в протоплазму способствует ее разжижению, т. е. переходу в золь. Именно такая, разжиженная, богатая АТФ, протоплазма находится на периферии клеток, способных к амебоидному движению.

Мерцательное движение распространено у растительных и животных организмов. Оно осуществляется жгутиками и ресничками. Жгутики встречаются у многих одноклеточных животных и растений и в клетках многоклеточных.

Реснички имеются у инфузорий и ряда клеток многоклеточных. Реснички, сокращаясь группами, выполняют гребные движения. Так передвигаются инфузории. Ресничный эпителий у млекопитающих и человека покрывает дыхательные пути и пылинки, попавшие на него, уда-

ляются благодаря мерцательным движениям. В яйцеводах мерцательный эпителий продвигает яйцевые клетки.

Типичные по своему строению сперматозоиды, встречающиеся у большинства животных, передвигаются с помощью жгутика (хвостовой нити).

Электронномикроскопические исследования показали, что жгутики и реснички содержат матрикс, окруженный наружной мембраной. В матриксе находятся 9 пар наружных фибрилл и 2 одиночные центральные фибриллы. У основания жгутиков и ресничек расположена базальная гранула, имеющая строение, сходное с центриолью. Движение ресничек и жгутиков связано с получением энергии из АТФ.

Движение ресничек согласовано: каждая ресничка вступает в движение вслед за соседней, так что возникает волна сокращений. Регуляторный механизм этих движений еще не известен, но выяснено, что для существования этого механизма необходимо сохранение непрерывности цитоплазмы. Например, повреждение ее в каком-либо месте на периферии инфузории приводит к потере синхронности в биении ресничек.

Мышечное движение представляет собой наиболее совершенную форму движения. Оно связано с образованием специальных внутриклеточных сократительных волокон — мионем. У кишечно-полостных животных мышечные волокна не отделены от эпителиальных клеток и представлены эпителиально-мышечными клетками. У вышестоящих по своей организации животных уже существует мышечная ткань. Различают гладкую и поперечнополосатую мускулатуру. Последняя развивается в

органах, имеющих наибольшую нагрузку, и способна к быстрым и энергичным сокращениям. Гладкие мышечные волокна — веретенообразные клетки, максимальная длина которых достигает 0,5 см. Поперечнополосатые мышечные волокна значительно крупнее и у человека достигают длины 5—12 см при толщине 10—100 μ . В гладких мышцах сократительную функцию выполняют и миофибриллы, и прилегающая к ним плазма (киноплазма). В поперечнополосатых мышцах способны сокращаться лишь миофибриллы. Обмен веществ в поперечнополосатой мускулатуре значительно выше, чем в гладкой.

Исторически эволюция сократительной функции прошла, по-видимому, через следующие этапы. В ранних стадиях существования живой материи вся протоплазма обладала способностью к сокращению, аналогичной амебодному движению. Позже произошла дифференцировка на сократительную киноплазму и питательную (трофическую) протоплазму. Далее обособились нитеобразные волокна — фибриллы. Первоначально они служили лишь скелетным образованиям, как и теперь у ряда одноклеточных животных, но затем фибриллы приобрели способность сокращаться наряду с киноплазмой, как в гладких мышечных волокнах. Наконец, только за фибриллами сохранилась сократительная функция, как в поперечнополосатых мышцах членистоногих и позвоночных.

Мышечные движения связаны с затратой энергии, получаемой из АТФ. Сократительная часть мышечных волокон почти целиком состоит из двух белков: миозина и актина. Электронномикроскопические исследования установили, что миозин имеет фибриллярную структуру. Практически вся АТФ мышц связана с миозином. Актин может иметь форму глобул, но в присутствии КС1 и АТФ принимает также форму нитей.

Выделенные из тканей, очищенные, но соединенные вместе миозин и актин образуют сложный комплекс **актомиозин**, способный сокращаться в присутствии АТФ.

Таким образом, лабораторным экспериментом было установлено, что для мышечного сокращения имеет существенное значение взаимодействие актина и миозина в присутствии АТФ. Предполагается, что при мышечном сокращении тонкие фибриллы актина движутся вдоль значительно более толстых нитей миозина. При этом длина нитей как одного, так и другого белка не меняется, а нити одного белка проникают между нитями другого.

Явления раздражимости проявляются по-разному у различных организмов в зависимости от уровня их организации. В этом отношении все организмы можно разделить на две группы: не имеющие нервной системы и имеющие нервную систему.

РАЗДРАЖИМОСТЬ У ОРГАНИЗМОВ, НЕ ИМЕЮЩИХ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

У организмов, не обладающих нервной системой, раздражимость проявляется в форме тропизмов, настий, таксисов.

Тропизмы

Тропизмы (от греч. *tropos* — поворот) — такие реакции на внешние раздражения, которые характерны для растений. Они связаны с перемещением только части растения. Тропизмы отличаются четкой направленностью в сторону раздражителя или от него. В силу этого различают тропизмы положительные (движения в сторону раздражителя) и отрицательные (направленные от него). Например, соцветие подсолнечника всегда поворачивается к солнцу (положительный тропизм). Если

прорастить семена какого-нибудь растения, например горчицы, в прозрачном сосуде, то листья будут тянуться к свету, а корни — от него (рис. 28); следовательно, у листьев на свет тропизм положительный, а у корней — отрицательный.

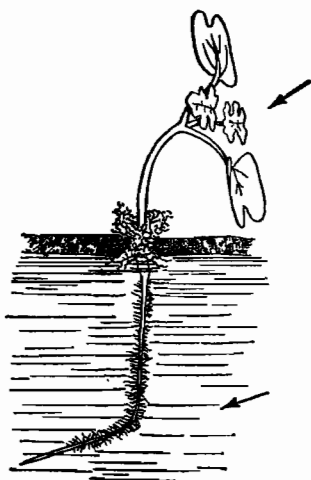


Рис. 28. Проросток горчицы в водной культуре. Стрелками указано направление действия света.

В зависимости от природы раздражителя различают фототропизм (ответ на световой раздражитель), геотропизм (на земное притяжение), хемотропизм (на химические раздражители), тигмотропизм (на механические воздействия) и т. д. Тигмотропизм выражен у стелящихся и вьющихся растений (виноград, хмель, горох, древовидные лианы); они растут вдоль предметов, с которыми соприкасаются.

Тропизмы всегда связаны с процессом роста. Положительный фототропизм объясняется тем, что обмен веществ на освещенной стороне стебля подавлен светом, а на неосвещенной — усилен; здесь интенсивнее происходит образование новых клеток. Таким образом, освещенная сторона становится короче, а затемненная — длиннее; в силу этого растение оказывается обращенным к свету.

Еще Дарвин установил, что тропизмы зависят от каких-то веществ, образующихся в зоне роста. В настоящее время эти вещества — стимуляторы роста, получившие название ауксинов, удалось не только выделить из стеблей растений, но и искусственно синтезировать. Ауксины применяют в растениеводстве как стимуляторы роста.

Несомненно, что тропизмы имеют приспособительное значение и совершенствовались в процессе эволюции.

Настии

Сложные движения растений получили название настий. Примером настий может служить раскрытие цветов в определенных условиях. Кувшинка, цикорий, кульбаба и ряд других растений раскрывают свои цветы в солнечную погоду и закрывают их в пасмурную (рис. 29). Сложные листья акации на ночь складываются, чем уменьшается поверхность, подвергающаяся охлаждению. У мимозы прикосновение к стеблю вызывает поникание листьев. Большей сложности достигают движения так называемых плотоядных (хищных) растений. У росянки листья покрыты множеством волосков, выделяющих липкую прозрачную жидкость, которая привлекает насекомых. Попавшее на листок насекомое прилипает и стремится освободиться. Чем больше оно шевелится, тем

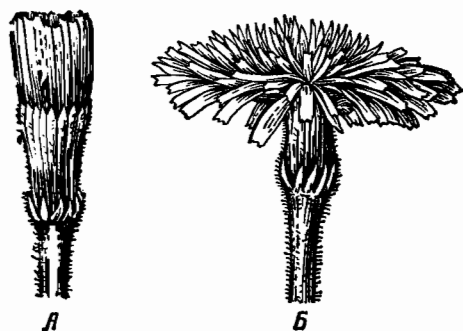


Рис. 29. Настил у цветка кульбабы. А — в темноте; Б — на свету.

больше выделяется липкой жидкости, содержащей пищеварительный секрет. Одновременно края листа приходят в движение и в конце концов смыкаются. Пойманное насекомое переваривается, а переваренные вещества всасываются поверхностью листа. Движения у растений, связанных с настьями, обусловлены изменением тургора в клетках.

Перемещения одноклеточных водорослей, бактерий, слизистых грибов (миксомицетов), простейших животных и отдельных клеток многоклеточных получили название таксисов. Они, так же как и тропизмы, представляют собой движения, направленные либо в сторону раздражителя, либо от него. В связи с этим различают положительные и отрицательные таксисы. В зависимости от раздражителей также выделяют термо-, фото-, гидро-, хемо-, гальвано-таксисы и т. д. Разумеется, каждый из них может быть как положительным, так и отрицательным.

Положительный фототаксис проявляют эвглены, скапливающиеся в освещенной стороне аквариума. Отрицательный фототаксис обнаруживается у многих бактерий, перемещающихся в затемненную часть сосуда. Положительный хемотаксис к кислороду проявляют инфузории, перемещающиеся в верхнюю часть сосуда, где больше O_2 . Отрицательный хемотаксис к углекислоте проявляют инфузории, перемещающиеся из той части водоема, где накопилась высокая концентрация CO_2 . Положительный гидротаксис обнаруживается у слизистого гриба миксомицета, перемещающегося из сухого места в более влажное и т. д.

Встреча половых клеток при оплодотворении обеспечивается положительным хемотаксисом сперматозоидов на вещества, выделяемые яйцевыми клетками. Мужские половые клетки папоротников обнаруживают резко выраженный положительный хемотаксис к низким концентрациям яблочной кислоты. Установлено, что женские половые клетки папоротников действительно выделяют яблочную кислоту. Сперматозоиды мхов не реагируют на яблочную кислоту, но чрезвычайно чувствительны к растворам тростникового сахара, а живчики плаунов — к лимонной кислоте. Яйцевые клетки животных также продуцируют вещества, которые вызывают у сперматозоидов соответствующих видов положительные хемотаксисы.

Передвижение фагоцитов к инородным телам, бактериям и другим паразитам, проникшим в организм, обусловлено положительным хемотаксисом. Еще И. И. Мечников выяснил это в своих блестящих опытах. Когда под кожу лягушки была введена стеклянная капиллярная трубочка с жидкостью из культуры патогенных бактерий, то очень скоро в ней оказалась масса фагоцитов. Этот опыт показывает, что стремление фагоцитов к очагу воспаления — характерный пример положительного хемотаксиса. Продукты распада погибших в организме клеток также привлекают к себе фагоцитов, которые пожирают отмершие структуры.

Изучение механизма хемотаксиса у фагоцитов показало, что химический раздражитель прежде всего вызывает возбуждение обращенной к нему части протоплазмы клетки, где возникают изменения коллоидных свойств протоплазмы (гель переходит в золь) и начинается двигательная реакция в сторону раздражителя.

РАЗДРАЖИМОСТЬ У ОРГАНИЗМОВ, ИМЕЮЩИХ НЕРВНУЮ СИСТЕМУ

На низших ступенях эволюции органического мира воздействия, исходящие от раздражителя, воспринимаются любым участком тела. Но у многоклеточных животных вместе с дифференцировкой клеток, образованием органов выделялась особая ткань — нервная. Нервные клетки приобрели значительно большую чувствительность к раздражителям и способность быстро проводить возбуждение. Нервная система, согласовывая работу органов, объединяет организм в единое целое и регулирует его связи с внешней средой.

Клетки нервной системы — нейроны — имеют несколько коротких отростков (дендритов) и один длинный (аксон). Дендриты служат для соединения нейронов между собой. Аксоны выходят из мозга в составе периферических нервов и проводят возбуждение от рецепторов (от лат. *recipere* — получать) к мозгу и из мозга к эффекторам (от лат. *effectus* — действие). У высших животных различают аксоны двух родов: центростремительные (чувствующие) и центробежные (двигательные).

Рефлекс и рефлекторная дуга

У обладающих нервной системой животных развился особый тип ответных реакций — рефлексы. Рефлекс (от лат. *reflexus* — отражение) — ответная реакция организма на внешнее или внутреннее раздражение при обязательном участии нервной системы. Путь, по которому проходят нервные импульсы от рецептора к исполнительному органу, получил название рефлекторной дуги (рис. 30). Простейшую рефлекторную

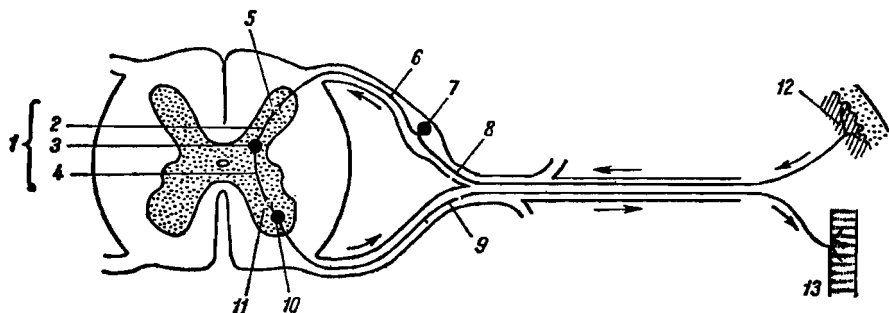


Рис. 30. Схема рефлекторной дуги. Путь возбуждения показан стрелками.

1 — вставочный нейрон; 2 — дендрит; 3 — тело нейрона; 4 — аксон; 5 — синапс между чувствительным и вставочным нейронами; 6 — аксон чувствительного нейрона; 7 — тело чувствительного нейрона; 8 — дендрит чувствительного нейрона; 9 — аксон двигательного нейрона; 10 — тело двигательного нейрона; 11 — синапс между вставочным и двигательным нейронами; 12 — рецептор в коже; 13 — мышца.

дугу образуют всего два нейрона: рецепторный и эффекторный, между которыми имеется один синапс. Синапсом называется место соприкосновения дендритов, относящихся к двум нейронам.

Рефлекторная дуга начинается с рецепторов. Под действием раздражителей рецепторы приходят в состояние возбуждения. Возбуждение по центростремительным волокнам передается в центральную нервную систему. Нейроны центральной нервной системы преобразуют нервное возбуждение и ответная реакция по центробежному нерву переходит к соответствующему органу — эффектору. Эффектор специфическим образом реагирует на возбуждение: мышца — сокращением, железа — отделением секрета.

При передаче нервного импульса в синапсах появляется небольшое количество ацетилхолина. Как только импульс передан, ацетилхолин мгновенно исчезает. Он разлагается на холин и уксусную кислоту. Если этого не произойдет, передача импульса будет продолжаться. Появление ацетилхолина обнаружено также при поступлении импульсов к эффектору — мышце или железе.

Рефлекторная деятельность организмов

Благодаря классическим исследованиям И. П. Павлова рефлексы делят на две группы: безусловные и условные.

Безусловные рефлексы — врожденные (наследственно закрепленные), свойственные всем особям данного вида. Они представляют собой стан-

жартную автоматическую реакцию. Среди безусловных рефлексов можно выделить пищевые, половые, самоохранительные. Они регулируют температуру тела, кровяное давление, приток кислорода к тканям, выделение конечных продуктов обмена веществ и др. У позвоночных животных даже после удаления коры больших полушарий головного мозга большинство безусловных рефлексов сохраняется. Это говорит о том, что безусловные рефлексы связаны с низшими отделами центральной нервной системы (спинным, продолговатым, средним, промежуточным мозгом и подкорковыми ядрами больших полушарий).

Инстинкты — сложная совокупность безусловных рефлексов, одна из форм приспособления животных к условиям жизни. В неизменяющихся условиях инстинкты полезны, но бессознательные, автоматические действия становятся бесполезными при изменившейся ситуации. Эту особенность инстинктов можно показать на следующем примере. Оса-сфена проявляет заботу о своем потомстве, заключающуюся в ряде последовательных, целесообразных действиях: она строит гнездо-норку, заготавливает живых насекомых — пищу для своих личинок; добычу оса парализует укусом жала в скопления нервных клеток; на добычу откладывает яйца, затем норку замуровывает. На этом забота о потомстве заканчивается. Однако обычное течение событий можно нарушить — удалить из гнезда содержимое в то время, когда оса приступила к его замуровыванию. Даже если «грабление» гнезда совершено в ее присутствии, оса прилежно закончит его запечатывание.

Безусловные рефлексы и инстинкты не могут обеспечить полностью приспособления животного к постоянно меняющимся условиям жизни. Это приспособление достигается условными рефлексами, формирующимися в течение индивидуальной жизни животного.

Условные рефлексы вырабатываются в течение индивидуальной жизни, поэтому они свойственны не всем особям данного вида. Условные рефлексы у высших позвоночных животных образуются при обязательном участии нейронов коры больших полушарий головного мозга. Для выработки условного рефлекса необходимо, чтобы раздражитель многократно совпал по времени с безусловным рефлексом. Тогда раздражитель становится условным сигналом для безусловного рефлекса. Раздражители, действующие на рецепторы, ранее не вызывавшие ответной реакции, начинают ее вызывать. После того как условный рефлекс закрепился, на его базе может быть выработан условный рефлекс второго порядка, на его основе — третьего и т. д.

Условные рефлексы — высшая форма нервной деятельности, обеспечивающая приспособление организмов к условиям среды. Поведение высших организмов представляет собой комплекс безусловных и условных рефлексов.

У новорожденного животного очень ограниченное число врожденных, безусловных рефлексов. В течение жизни животного к врожденным рефлексам присоединяется бесчисленное число условных рефлексов, названных И. П. Павловым **сигнальными** и раздражителями. Вот один из примеров появления условного рефлекса. Когда к гнезду подлетает птица, возникает легкое движение воздуха от взмаха крыльев. Очень скоро этот раздражитель становится для птенцов условным раздражителем к приему пищи. Теперь они уже на легкое дуновение вытягивают шею и открывают рты. Точно так же для новорожденных млекопитающих тепло и запах матери становятся сигналом приема пищи. В дальнейшем шорохи, запахи, зрительные и иные воздействия из внешней среды приобретают силу разнообразных условных раздражителей, сигнализирующих об опасности, пище, возможности встречи с особью противоположного пола и т. п.

Однако если сигнал, вызывающий условный рефлекс, перестает подкрепляться, то условный рефлекс гаснет. Поэтому И. П. Павлов опре-

делил условные рефлексы как временную связь со средой в отличие от безусловных рефлексов, сохраняющихся при любых обстоятельствах. Следовательно, условные рефлексы — самая совершенная связь, самый совершенный способ приспособления организма к непрерывно изменяющейся среде.

В поведении высших позвоночных животных и человека главенствующую роль играют условные рефлексы, т. е. временные связи, а врожденные рефлексы выполняют второстепенную роль.

У животных сигналы из внешнего мира поступают через органы чувств. Эту форму восприятия внешнего мира И. П. Павлов назвал первой сигнальной системой. Она совершенствовалась в процессе эволюции, но сохранилась и у человека. Кроме первой сигнальной системы, у человека появилась вторая сигнальная система, отсутствующая у животных. Вторая сигнальная система — специфическая человеческая деятельность центральной нервной системы, связанная с речевой сигнализацией, совершением действий в ответ на словесные раздражители. Слово для человека такой же раздражитель, как и любые другие сигналы из внешнего мира.

Глава VI. РАЗМНОЖЕНИЕ

Размножение, или **репродукция**, — одно из основных свойств, характеризующих жизнь. Под размножением понимается способность организмов производить себе подобных или, другими словами, свойство организмов производить потомство. Явление размножения тесно связано с одной из черт, характеризующих жизнь, — дискретностью. Как известно, целостный организм состоит из дискретных единиц — клеток. Жизнь почти всех клеток короче жизни особи. Поэтому существование каждой особи поддерживается размножением клеток. Каждый вид организмов также дискретен, т. е. состоит из отдельных особей. Каждая из них смертна. Существование вида поддерживается размножением (репродукцией) особей. Следовательно, размножение — необходимое условие существования вида и преемственности последовательных генераций внутри вида. Формы размножения можно представить в виде следующей схемы:



БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Как видно из приведенной схемы, бесполое размножение имеет две формы: вегетативное размножение и спорообразование. Вегетативным (от лат. *vegetatio* — расти) называется размножение, при котором из части, отделившейся от материнского организма, развивается новый организм. Вегетативное размножение осуществляется различно у одноклеточных и многоклеточных организмов; при этом по-разному у растений и животных. Отсюда возникает необходимость рассмотреть раздельно различные формы вегетативного размножения.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Вегетативное размножение одноклеточных организмов

У одноклеточных растений и животных выделяют следующие формы вегетативного размножения: деление, множественное деление (схизогония) и почкование.

Деление надвое, по-видимому, наиболее древняя форма размножения, встречающаяся у одноклеточных организмов (амеб, жгутиковых, инфузорий). Сначала происходит митотическое деление ядра, а затем в цито-

плазме возникает все углубляющаяся перетяжка. Наконец, одноклеточный организм перешнуровывается на две приблизительно равные части (рис. 31). Органойды обычно распределяются равномерно, для некоторых из них показано предварительное удвоение. После деления дочерние особи растут и, обычно достигнув величины материнского организма, переходят к новому делению.

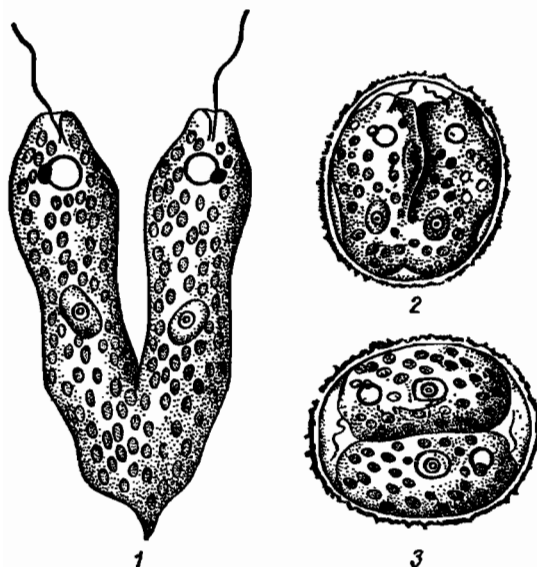


Рис. 31. Размножение зеленой эвглены.

1 — деление; 2, 3 — деление в цисте.

Аналогичным образом делятся бактерии, синезеленые и некоторые зеленые водоросли. Так, у бактерий, имеющих палочкообразную форму, клетка вытягивается в длину, а после разделения ядра образуется перегородка, делящая клетку на две дочерние.

Схизогония, или множественное деление, — форма размножения, развившаяся из предыдущей. Она тоже встречается у одноклеточных организмов, например у возбудителя малярии — малярийного плазмодия. При схизогонии происходит многократное деление ядра, а затем и вся цитоплазма разделяется на частички, обособляющиеся вокруг ядер. Из одной клетки образуется много дочерних.

Почкование заключается в том, что на материнской клетке образуется первоначально небольшой бугорок, содержащий ядро. Почка растет, достигает размеров материнской особи и затем отделяется от нее. Эта форма размножения наблюдается у дрожжевых грибов (рис. 32), а из одноклеточных животных — у сосущих инфузорий.

Вегетативное размножение многоклеточных животных



Рис. 32. Почкование дрожжевых грибов.

При вегетативном размножении у многоклеточных животных новый организм образуется из группы клеток, отделяющейся от материнского организма. Вегетативное размножение встречается лишь у наиболее примитивных из многоклеточных животных: губок, некоторых кишечнополостных, плоских и кольчатых червей.

У губок и гидры на теле образуются выпячивания (почки). В почку входят клетки экто- и энтодермы. У гидры почка постепенно увеличивается в размерах, на ней формируются щупальца и она, наконец, отделяется от материнской особи.

Ресничные и кольчатые черви делятся перетяжками на несколько частей, и в каждой из них восстанавливаются недостающие органы. Так может образоваться цепочка особей.

Вегетативное размножение многоклеточных растений

Для вегетативного размножения могут служить отдельные части вегетативных органов (рис. 33). Так, осот, пырей и многие другие многолетние травы размножаются подземными участками стебля — корневищами. От разросшихся корневищ образуются стебли, старое корневище постепенно отмирает, и таким образом растение теряет связь с материнским. Осот способен отпочковывать на одном квадратном метре почвы до 18 000

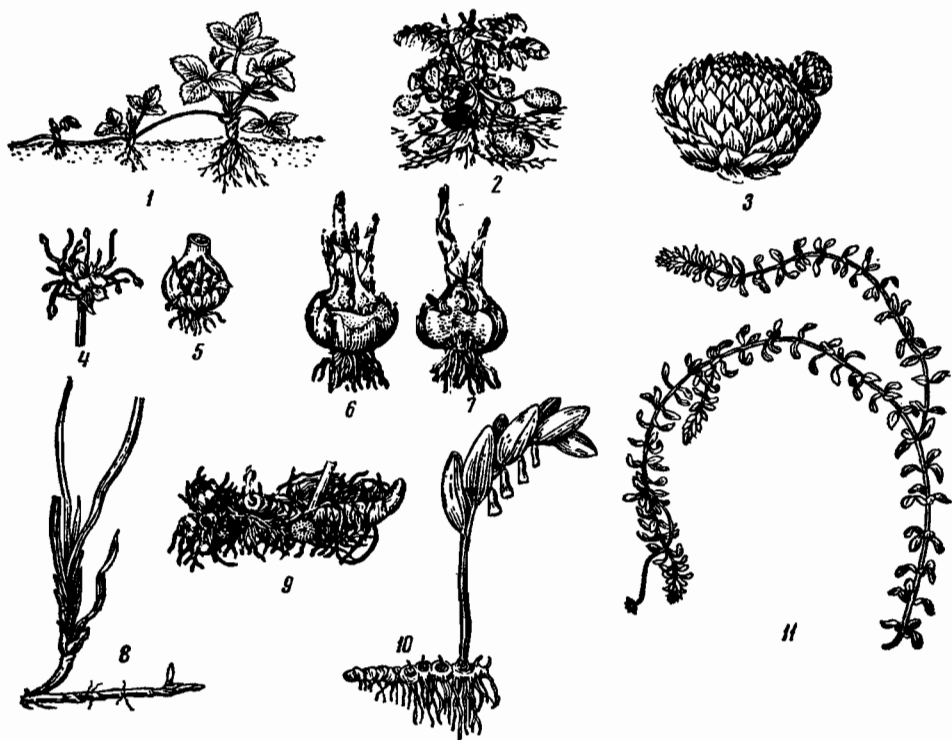


Рис. 33. Вегетативное размножение растений.

1 — вегетативное размножение земляники надземными ползучими побегами; 2 — подземные клубни картофеля (темный клубень — старый, на котором выросло все растение); 3 — молодилло размножается отпрысками; 4 — луковички в соцветии дикого лука; 5 — луковички-детки в луковичке; 6 — клубнелуковичка шафрана; 7 — то же в продольном разрезе; 8 — корневище осоки; 9 — корневище пруса (касатки); 10 — корневище купены; 11 — элодея, размножающаяся частями побегов.

потомков. Классический пример интенсивности размножения показывает водяное растение элодея, или «водяная чума». В 40-х годах прошлого века, по-видимому, один стебелек этого североамериканского растения был завезен в Ирландию и оттуда его потомки распространились во все пресные водоемы Европы. Во всех реках Старого света встречаются только женские экземпляры элодеи; все они — потомки одного интенсивно размножающегося стебелька. Вегетативное размножение элодеи осуществляется следующим образом. В пазухах листьев, покрывающих стебель, образуются боковые веточки; они очень тонки, ломки и в результате механических повреждений легко отделяются. Оторвавшись от материнского стебля, дочерние стебельки довольно скоро укореняются и сами приступают к вегетативному размножению. Растение биофиллум может размножаться листьями, которые еще до увядания опадают и образуют придаточные корни и почки.

В ряде случаев образуются специальные органы, служащие для вегетативного размножения. Таковы видоизмененные

части стебля — клубни картофеля, луковицы лука, чеснока, луковички в листовых пазухах мятлины, «откидыши» молодилы и т. д. Земляника размножается «усами». В узлах побегов формируются придаточные корни, а из пазушных почек — побеги с листьями. В дальнейшем междоузлия отмирают, а новое растение утрачивает связь с материнским.

В практике сельского хозяйства широко используют вегетативное размножение растений. Так, картофель выращивают исключительно вегетативным путем. Виноград, розы, многие плодовые и декоративные растения размножаются преимущественно вегетативным путем. Очень успешно разведение их черенками, т. е. отрезками ветвей, посаженными в землю.

В садоводстве нередко применяется метод прививок, когда на одно растение (дичок) прививается другое (культурное). Так, т. е. путем трансплантаций, поддерживается существование многих ценных сортов плодовых деревьев (см. главу XI).

СПОРООБРАЗОВАНИЕ

Размножение спорообразованием связано с возникновением специальных клеток — спор. Эта форма размножения обычна у водорослей, грибов, мхов и папоротникообразных. Размножение спорообразованием развилось из вегетативной формы размножения. Подобно тому как при вегетативном размножении неспециализированные клетки способны дать начало новым организмам, у водорослей из некоторых клеток могут сформироваться споры. Они получили название зооспор, так как снабжены ресничками или жгутиками и могут плавать в воде. У более высоко организованных растений споры образуются в специальных органах — спорангиях. Споры наземных растений очень мелкие, содержат ядро, цитоплазму и покрыты плотной оболочкой. Каждая такая клетка дает начало новому организму. Число образуемых растениями спор огромно. Споры обладают плотной оболочкой, хорошо защищающей от неблагоприятных условий. Благодаря мелким размерам споры легко разносятся ветром. Таким образом, размножение спорообразованием имеет ряд ценных приспособлений для расселения и поддержания существования видов растений, у которых развилась эта форма размножения.

У многих растений (мхов, папоротникообразных) размножение спорообразованием чередуется с половым размножением. Некоторые бактерии способны образовывать споры. В таких случаях в споры превращается вся клетка. Следовательно, споры бактерий служат не для размножения, а для переживания неблагоприятных условий и по своему биологическому значению отличаются от спор многоклеточных растений.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Половое размножение характеризуется наличием полового процесса, который заключается обычно в слиянии двух половых клеток — гамет. Формированию гамет предшествует особая форма деления клеток — мейоз. В результате мейоза в половых клетках находится не диплоидный, как в соматических клетках, а гаплоидный набор хромосом. Биологическое значение этого явления изложено ниже.

Развилось половое размножение, по-видимому, из бесполого. Представить себе постепенные этапы совершенствования полового процесса можно, проследив эволюцию размножения у ряда одноклеточных организмов.

Половое размножение одноклеточных

Разнообразные формы полового процесса у одноклеточных организмов можно объединить в две группы: 1) конъюгацию, при которой специальные половые клетки (половые особи) не образуются, и 2) гаметиическую копуляцию, когда формируются половые элементы и происходит их попарное слияние.

Конъюгация—своеобразная форма полового процесса, существующая у инфузорий Инфузории — животные из типа простейших. Характерной чертой их является наличие двух ядер: большого — макронуклеуса (от греч. *macro* — большой, *nucleus* — ядро) и малого — микронуклеуса (от греч. *micro* — маленький). Инфузории обычно размножаются вегетативным путем, делением надвое. При этом макронуклеус делится амитотически, а микронуклеус — митотически. Затем в средней части инфузории происходит перешнуровка цитоплазмы. При половом процессе — конъюгации инфузории попарно сближаются друг с другом, между ними образуется протоплазматический мостик. Одновременно в ядерном аппарате каждого из партнеров совершаются сложные процессы: макронуклеус растворяется, а из микронуклеуса в результате ряда перестроек в конце концов формируются ядра: стационарное и мигрирующее. Каждое из них содержит гаплоидный набор хромосом. Мигрирующие ядра переходят в цитоплазму партнера. В каждом из них стационарное и мигрирующее ядра сливаются, образуя так называемый синкарион (от греч. *syn* — вместе, *карион* — ядро). После ряда сложных перестроек из синкариона формируются обычные макронуклеусы.

После конъюгации инфузории расходятся; каждая из них сохраняет свою самостоятельность, но благодаря обмену кариоплазмой наследственная информация каждой особи изменяется, что, так же как и в других случаях полового процесса, может привести к появлению новых комбинаций свойств и признаков, к изменению приспособленности к условиям существования.

Конъюгация у бактерий. Для бактерий характерно размножение делением, но в последние годы у них обнаружен и половой процесс. Оказалось, что у некоторых видов бактерий существуют особи, которые можно назвать женскими (или реципиентными) и мужскими (или донорскими). Между такими особями периодически осуществляется половой процесс, называемый конъюгацией. Однако этот процесс резко отличается от конъюгации инфузорий. У бактерий две особи образуют между собой протоплазматический мостик, через который переходит часть нити ДНК из донорской клетки в реципиентную. Явление конъюгации у бактерий используется для изучения закономерностей наследственности.

Образование гамет и гаметиическая копуляция. Копуляцией (от лат. *copulatio* — совокупление) называется такой половой процесс у одноклеточных организмов, когда полностью сливаются копулирующие особи, являющиеся половыми — гаметами (от греч. *gametos* — супруг). На первом этапе полового размножения гаметы еще не имеют морфологической дифференцировки. Размножение такими половыми клетками — изогамия (от греч. *isos* — равный, *гамос* — брак) — имеет место, например, у раковинной корненожки полистомеллы (*Polystomella*) и у жгутиконосца политомы (*Polytoma*). У этих одноклеточных животных цитоплазма и ядро материнской особи в результате многократного деления образуют до тысячи малых клеток, каждая из которых снабжена двумя жгутиками. Это и есть гаметы. Они плавают в морской воде, при встрече с гаметами других особей сливаются попарно и дают начало новой корненожке.

Дальнейшее усложнение процесса связано с дифференцировкой гамет на крупные и мелкие клетки, т. е. появлением анизогамии (от греч. *anisos* — неравный, *gamos* — брак). Наиболее примитивная форма ее существует у некоторых колониальных жгутиконосцев. У *Pandorina tomites* образуются как большие, так и малые гаметы, причем и те, и другие подвижны; более того, сливаться попарно могут не только большая гамета с малой, но и малая с малой, однако большая гамета с большой никогда не сливается. Следовательно, у пандорины наряду с появлением анизогамии еще сохраняется изогамия. У другого колониального жгутиконосца *Eudorina elegans* и у хламидомонад макро- и микрогаметы еще подвижны, но сливаются лишь разные гаметы, т. е. проявляется исключительно анизогамия. Наконец, у вольвокса (*Volvox globator*) большая гамета становится неподвижной; она во много раз крупнее мелких подвижных гамет. Такая форма анизогамии, когда гаметы резко различны, получила название оогамии.

У многоклеточных животных при половом размножении имеет место лишь оогамия.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ

Развитие гамет у многоклеточных животных происходит в половых железах — гонадах (от греч. *gonē* — семя). Различают два типа половых клеток: мужские (сперматозоиды) и женские (яйцеклетки). Сперматозоиды развиваются в семенниках, яйцеклетки — в яичниках. Семенниками обладают особи мужского пола — самцы, яичниками женские особи — самки.

Если мужские и женские половые клетки развиваются в одной особи, такой организм называется гермафродитом. Гермафродитизм свойствен многим животным, стоящим на сравнительно низких ступенях эволюции органического мира: плоским и кольчатым червям, моллюскам. Как патологическое состояние он может встречаться и в других группах животных.

При естественном гермафродитизме мужские и женские половые железы могут функционировать одновременно на протяжении всей жизни данной особи, например у сосальщиков, ленточных и кольчатых червей. В таких случаях организмы, как правило, имеют ряд приспособлений, препятствующих самооплодотворению.

У моллюсков половая железа периодически продуцирует то яйцеклетки, то сперматозоиды. Это зависит как от возраста особи, так и от условий существования. Например, у устриц это может быть обусловлено преобладанием белкового или углеводного питания.

Большинство цветковых растений имеют обоеполые (гермафродитные) цветы, т. е. в каждом цветке имеются пестики (женские органы размножения) и тычинки (мужские органы размножения). Поэтому плоды могут развиваться из каждого цветка. К числу таких обоеполых растений относятся яблоня, вишня, горох, пшеница, рожь и т. д.

В процессе эволюции у многих растений появилось разделение полов между особями. Проявляется оно в двух формах: однодомности и двудомности.

Растения, на которых одновременно образуются пестичные (женские) и тычиночные (мужские) цветы, называются однодомными. Естественно, что в этом случае плоды могут образоваться на каждом растении, но только из пестичных цветов. Однодомными являются огурцы, тыква, кукуруза и др.

Если пестичные и тычиночные цветы образуются на разных растениях, они называются двудомными. У таких растений плодоносят только жен-

ские особи. К числу таких растений относятся смоковница (инжир), клубника, тутовая ягода (шелковица), тополь, некоторые виды клена и др.

СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК (ГАМЕТ)

Гаметы представляют собой высокодифференцированные клетки. В процессе эволюции они приобрели приспособления для выполнения специфических функций. Ядра как мужских, так и женских гамет в равной мере содержат наследственную информацию, необходимую для развития организма. Но другие функции яйцеклетки и сперматозоида различны, поэтому по строению они резко отличаются.

Яйцеклетки неподвижны, имеют шарообразную или слегка вытянутую форму (рис. 34). В яйце содержатся все типичные клеточные органеллы, но строение его отличается от других клеток, так как приспособлено для реализации возможности развития целого организма. Размеры яйцеклеток значительно крупнее,

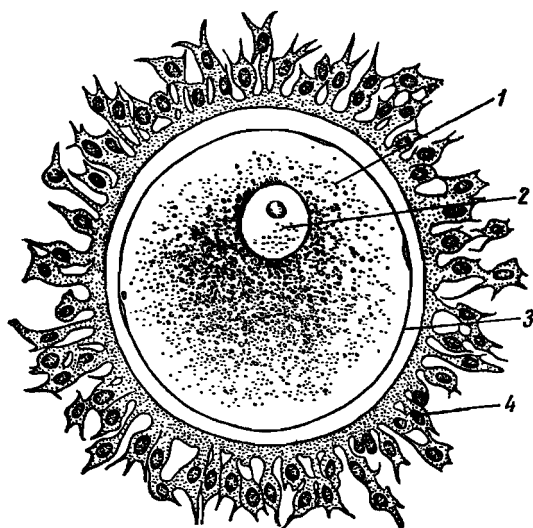


Рис. 34. Яйцеклетка млекопитающего.

1 — цитоплазма; 2 — ядро; 3 — оболочка; 4 — фолликулярные клетки.

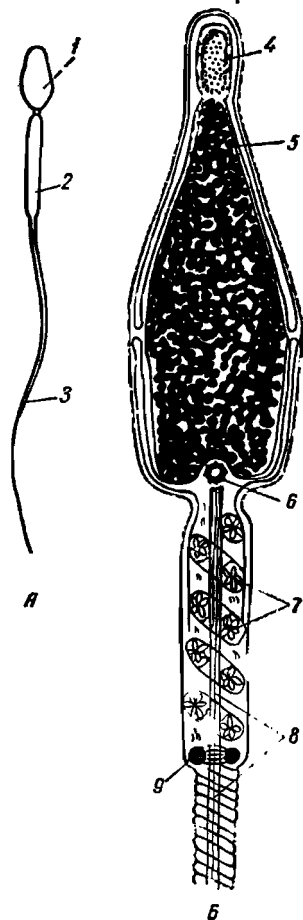


Рис. 35. Сперматозоид млекопитающего.

А — общий вид; Б — схема строения. 1 — головка; 2 — шейка; 3 — хвост; 4 — акросома; 5 — ядро; 6 — центросома; 7 — митохондриальная спираль; 8 — осевая нить; 9 — центриольное кольцо.

чем соматических. Внутриклеточная структура цитоплазмы в яйцах специфична для каждого вида животных, чем обеспечиваются видовые (а нередко и индивидуальные) особенности развития. В яйцах содержится ряд веществ, необходимых для развития зародыша. К их числу относится питательный материал (желток). У некоторых видов животных накапливается столько желтка в яйцах, что они могут быть видимы невооруженным глазом. Таковы икринки рыб и земноводных, яйца рептилий и птиц. Из современных животных наиболее крупные яйца у сельдевой акулы — 29 см в диаметре; диаметр яйца страуса 10,5 см, кури-

цы — 3,5 см. Небольшие размеры имеют яйца животных, у которых развивающийся зародыш получает питание из окружающей среды, например у высших млекопитающих. Диаметр яйца мыши 60 μ , коровы 100 μ . Яйцо человека в поперечнике имеет 130—200 μ .

Сперматозоиды обладают способностью к движению, чем в известной мере обеспечивается возможность встречи гамет. По внешней морфологии и малому количеству цитоплазмы сперматозоиды резко отличаются от всех других клеток, но все основные органеллы в них имеются.

Типичный сперматозоид (рис. 35) имеет головку, шейку и хвостовую нить. На переднем конце головки расположена акросома, состоящая из видоизмененного комплекса Гольджи. Основную массу головки занимает ядро. В шейке находится центриоль и спиральная нить, образованная митохондриями.

При исследовании сперматозоидов под электронным микроскопом обнаружено, что протоплазма головки сперматозоида имеет не коллоидное, а жидко-кристаллическое состояние. Этим достигается устойчивость сперматозоидов к неблагоприятным влияниям внешней среды. Например, они в меньшей степени повреждаются ионизирующей радиацией по сравнению с незрелыми половыми клетками.

Размеры сперматозоидов всегда микроскопические. Наиболее крупные сперматозоиды у тритона — около 500 μ , у домашних животных: собаки, быка, лошади, барана — от 40 до 75 μ . Размеры сперматозоидов человека колеблются в пределах 52—70 μ . Все сперматозоиды несут одноименный (отрицательный) электрический заряд, что препятствует их склеиванию. Число сперматозоидов, образуемых животными, колоссально. Например, при половом акте собака выделяет около 60 млн. сперматозоидов, баран — до 2 млрд., жеребец — около 10 млрд. человек — около 200 млн.

Процесс формирования половых клеток (гамет) известен под общим названием гаметогенеза. Он характеризуется рядом весьма важных биологических процессов и протекает несколько по-разному при созревании сперматозоидов (сперматогенез) и яиц (овогенез).

ГАМЕТОГЕНЕЗ

Сперматогенез. Семенник состоит из многочисленных канальцев. На поперечном разрезе через каналец (рис. 36) видно, что его стенка имеет несколько слоев клеток. Они представляют собой последовательные стадии развития сперматозоидов.

Наружный слой составляют сперматогонии, представляющие собой клетки округлой формы, имеющие относительно большое ядро и небольшое количество цитоплазмы. В период эмбрионального развития и после рождения до полового созревания сперматогонии делятся путем митоза, благодаря чему увеличивается число этих клеток и растут размеры семенника. Период интенсивного деления сперматогоний называется периодом размножения. После наступления половой зрелости часть сперматогониев также продолжает делиться митотически и давать такие же клетки, но некоторые из сперматогониев перемещаются в следующую зону роста, расположенную ближе к просвету канальца. Здесь происходит значительное возрастание размеров клеток за счет увеличения количества цитоплазмы. В этой стадии они называются сперматоцитами первого порядка.

Третий период развития мужских гамет называется периодом созревания. В этот период происходит два быстро наступающих одно за другим деления. Из каждого сперматоцита первого порядка сначала образуются два сперматоцита второго порядка, а затем четыре сперматиды. Деления клеток во время периода созревания сопровождаются перестройкой хромосомного аппарата (пронс-

ходит мейоз, о нем см. ниже). Сперматиды перемещаются в зону, ближайшую к просвету канальцев, где из них формируются сперматозоиды.

У большинства диких животных сперматогенез происходит лишь в определенные периоды года. В промежутках между ними в канальцах семенников содержатся лишь сперматогонии. Но у человека и большинства домашних животных сперматогенез происходит в течение всего года.

Овогенез. Фазы овогенеза сопоставимы с таковыми при сперматогенезе. В этом процессе также имеется период размножения, когда интенсивно делятся овогонии — мелкие клетки с относительно крупным ядром и небольшим количеством цитоплазмы. У млекопитающих и человека этот период заканчивается еще до рождения. Сформировавшиеся к этому времени овоциты первого порядка сохраняются далее без изменений многие годы. С наступлением половой зрелости периодически отдельные овоциты вступают в период роста. Размеры овоцитов увеличиваются, в них накапливаются желток, жир, пигменты; в цитоплазме клетки в ее органоидах и мембранах происходят сложные морфологические и биохимические преобразования; каждый овоцит окружается мелкими фолликулярными клетками, обеспечивающими его питание.

Далее наступает период созревания, в процессе которого происходит два последовательных деления, связанных с преобразованием хромосомного аппарата (мейоз). Но, кроме того, эти деления сопровождаются неравномерным разделением цитоплазмы между дочерними клетками. При делении овоцита первого порядка образуется одна крупная клетка — овоцит второго порядка, содержащая почти всю цитоплазму, и маленькая клетка, получившая название полярного, или редуccionного, тельца.

При втором делении созревания цитоплазма снова распределяется неравномерно. Образуется одна крупная овотида и второе редуccionное тельце. В это время первое редуccionное тельце также может разделиться на две клетки. Таким образом, из одного овоцита первого порядка образуются одна овотида и три редуccionных тельца. Далее из овотиды формируется яйцо, а редуccionные тельца рассасываются или сохраняются на поверхности яйца, но не принимают участия в дальнейшем развитии. Неравномерное распределение цитоплазмы обеспечивает яйцу получение значительного количества цитоплазмы и питательных веществ, которые потребуются в будущем для развития зародыша.

У млекопитающих и человека периоды размножения и роста яйцевых клеток проходят в фолликулах (рис. 37). Фолликул заполнен жидкостью, внутри него находится яйцеклетка. Во время овуляции стенка фолликула лопается, яйцеклетка попадает в брюшную полость, а затем, как правило,

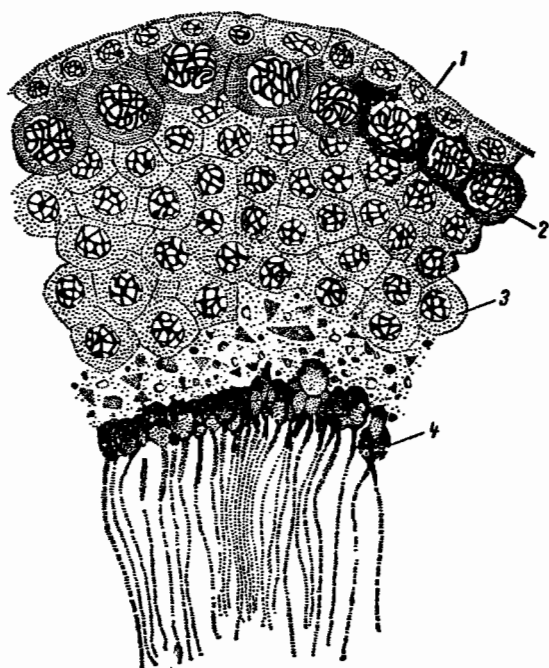


Рис. 36. Сперматогенез у морской свинки. Участок поперечного разреза извитого канальца семенника

1 — сперматогонии; 2 — сперматоциты I порядка; 3 — сперматиды; 4 — формирующиеся сперматозоиды.

в яйцеводы (фаллопиевы трубы). Период созревания яйцевых клеток протекает в трубах, здесь же происходит оплодотворение.

У многих животных овогенез и созревание яиц совершаются лишь в определенные сезоны года. У женщины обычно ежемесячно созревает одно яйцо, а за весь период половой зрелости — около 400 яиц.

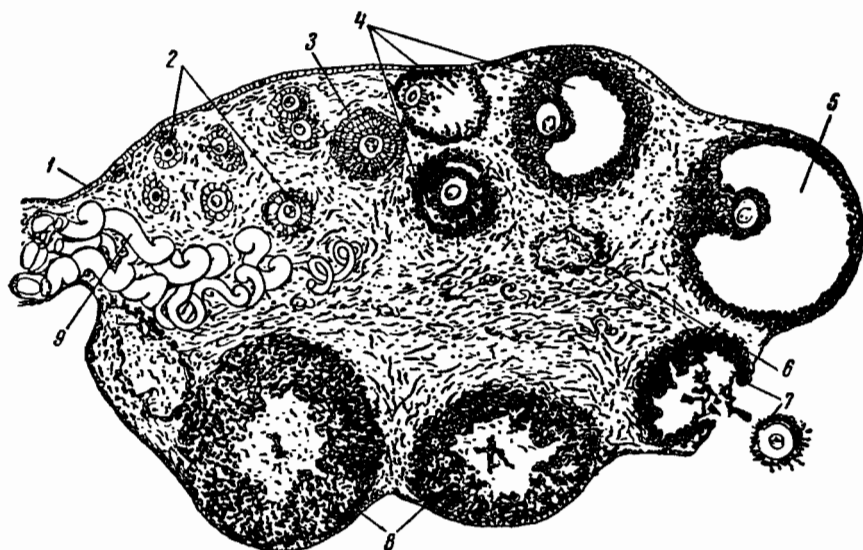


Рис. 37. Схема строения яичника млекопитающего. Последовательные стадии созревания фолликулов.

1 — зачатковый эпителий; 2 — первичный фолликул; 3 — двуслойный фолликул; 4 — образование полости граафова пузырька (фолликула); 5 — зрелый граафов пузырек; 6 — габнувший фолликул; 7 — выход яйцевой клетки; 8 — желтое тело; 9 — сосуды.

МЕИОЗ

Как известно, в ядрах соматических клеток все хромосомы парные, набор хромосом двойной ($2n$), диплоидный. В процессе созревания половых клеток происходит редукционное деление (мейоз) (см. рис. 38а), при котором число хромосом уменьшается, становится одинарным (n), гаплоидным. Мейоз (от греч. *meiosis* — уменьшение) происходит во время гаметогенеза. Этот процесс совершается во время двух следующих одно за другим делений периода созревания, называемых соответственно первым и вторым мейотическим делением. Каждое из этих делений имеет стадии, аналогичные митозу, но из них только одно (как правило, первое) предваряется удвоением хромосомного материала в интерфазе. Поэтому в результате мейоза образуются клетки с ядрами, имеющими гаплоидный набор хромосом. Схематично эти стадии можно изобразить так:

Мейоз	Интерфаза I	Деление первое	Профаза I
			Прометафаза I
	Интерфаза II — интеркинез	Деление второе	Метафаза I
			Анафаза I
			Телофаза I
			Профаза II
			Метафаза II
			Анафаза II
			Телофаза II

В интерфазе I (по-видимому, еще в период роста) происходит удвоение количества хромосомного материала путем редупликации молекул ДНК. Из всех фаз наиболее продолжительна и сложна по протекающим в ней процессам профазы I. В самом начале профазы I хромосомы хорошо видны, они длинные и тонкие, каждая состоит из двух хроматид. Далее гомологичные хромосомы притягиваются друг к другу. Происходит конъюгация, или синапсис, гомологичных хромосом. При этом хроматиды одной гомологичной хромосомы точно прикладываются к соответствующим хроматидам другой. Во время синапсиса гомологичные хромосомы, как правило, переплетаются и обмениваются гомологичными участками (явление перекреста, или кроссинговера).

Сдвоенные, конъюгирующие хромосомы называются бивалентами. Число бивалентов равно числу хромосом в гаплоидном наборе. Вслед за образованием бивалентов происходит спирализация хромосом, они укорачиваются и утолщаются. При этом становится заметным удвоение материала каждой хромосомы, а так как удвоены хромосомы, находящиеся в бивалентах, то каждое из таких образований состоит из четырех гомологичных частей. Эти образования называются тетрадами. Число тетрад также равно гаплоидному набору хромосом.

В прометафазе I спирализация хромосом достигает наибольшей степени. Растворяется ядерная оболочка.

В метафазе I тетрады располагаются по экватору, так что центромеры гомологичных хромосом обращены к противоположным полюсам и отталкиваются друг от друга.

В анафазе I начинают расходиться к полюсам не дочерние хроматиды каждой гомологичной хромосомы, а целые хромосомы, ранее конъюгировавшие. Деление заканчивается телофазой I.

Таким образом, во время первого мейотического деления происходит расхождение гомологичных хромосом. В каждой дочерней клетке уже гаплоидное число хромосом, но содержание ДНК еще равно диплоидному их набору.

В процессе сперматогенеза в результате первого мейотического деления образуются два сперматоцита второго порядка, а в процессе овогенеза — два овоцита второго порядка. Эти, еще не зрелые половые клетки, содержат гаплоидный набор хромосом, но количество ДНК в них еще равно таковому в соматических клетках.

Вслед за короткой интерфазой, во время которой синтеза ДНК не происходит, клетки вступают во второе мейотическое деление.

Профаза II продолжается недолго. Во время метафазы II хромосомы выстраиваются по экватору, центромеры делятся. В анафазе II сестринские хроматиды направляются к противоположным полюсам. Деление заканчивается телофазой II. После этого деления хроматиды, попавшие в ядра дочерних клеток, называются уже хромосомами.

Итак, при мейозе гомологичные хромосомы соединяются в пары, затем в конце первого мейотического деления расходятся по одной в две дочерние клетки. Во время второго мейотического деления гомологичные хромосомы расщепляются и расходятся в две новые дочерние клетки. Следовательно, в результате двух последовательных мейотических делений из одной клетки с диплоидным набором хромосом образуются четыре клетки с гаплоидным набором хромосом. В зрелых гаметах количество ДНК вдвое меньше, чем в соматических клетках.

При образовании как мужских половых клеток (в сперматогенезе), так и женских (в овогенезе) происходят принципиально одни и те же процессы, хотя в деталях они несколько отличаются (рис. 38).

Биологическое значение редукционного деления заключается в следующем: 1. Это тот механизм, которым обеспечивается поддержание постоянства числа

хромосом. Если бы не происходило редукции числа хромосом при гаметогенезе и половые клетки имели диплоидный набор хромосом, то из поколения в поколение возрастало бы их число; следовательно, был бы утрачен один из существенных признаков каждого вида: постоянство

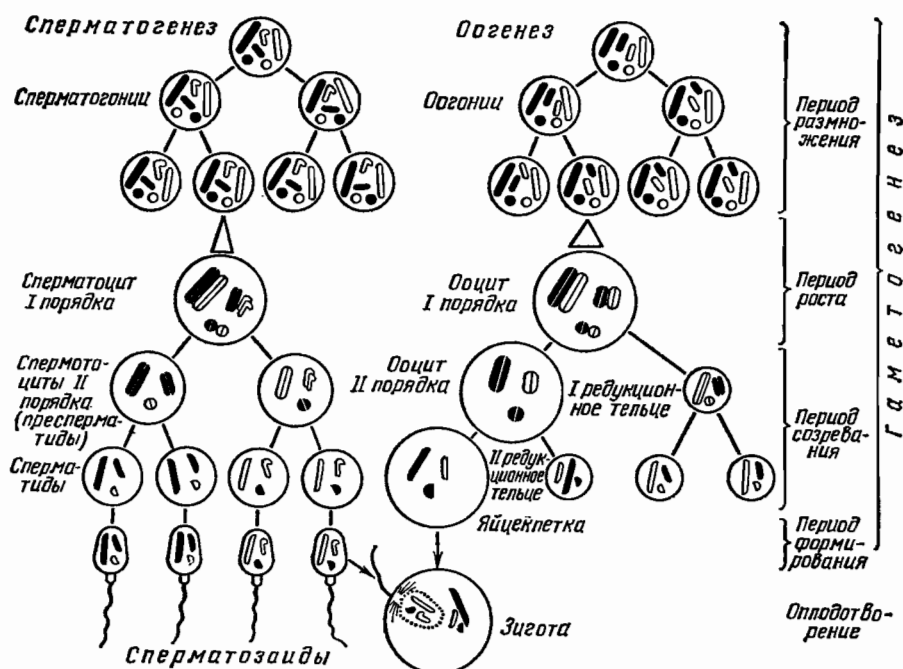


Рис. 38. Сперматогенез и оогенез (схема).

числа хромосом. 2. При мейозе образуется большое число различных новых комбинаций негомологичных хромосом. Ведь в диплоидном наборе они двойного происхождения: в каждой гомологичной паре одна из хромосом от отца, другая — от матери. Что же происходит при мейозе? Это можно проследить по рис. 38. Предположим, что изображенные в ядрах сперматогоний или овогоний хромосомы отцовского происхождения изображены черным цветом, материнского — белым. Как видно на рисунке, в сперматозоидах и яйцеклетках они образуют новые сочетания, причем таких сочетаний даже при том же числе хромосом (три пары) может быть значительно больше, чем показано. Следовательно, благодаря такому механизму достигается большое число новых комбинаций наследственной информации. 3. В процессе кроссинговера происходит рекомбинация генетического материала. Практически все хромосомы, попадающие в гаметы, имеют участки, происходящие как от первоначально отцовских, так и от первоначально материнских хромосом. Этим достигается еще большая степень перекомбинации наследственного материала. В этом одна из причин изменчивости организмов, дающей материал для отбора.

ОСЕМЕНЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Осеменение

Ряд процессов, обуславливающих встречу женских и мужских гамет, называется осеменением. Различают осеменение наружное и внутреннее.

рыборазведения и животноводства метод искусственного осеменения. Приоритет в этом принадлежит отечественной науке.

В середине прошлого века В. П. Врасский (1829—1862) разработал «сухой», или «русский», метод искусственного осеменения рыб, распространенный сейчас во всех странах мира. Он применяется повсеместно при искусственном рыборазведении. Заключается этот способ в том, что икру из рыбы выпускают на прутики, положенные в плоскую посуду, затем икру поливают семенной жидкостью (молоками), промывают и погружают в воду.

Техника осеменения сельскохозяйственных животных была разработана еще в конце XIX века И. И. Ивановым (1870—1932). Принцип искусственного осеменения базируется на том, что от ценного производителя можно получить сперму для одновременного осеменения большого числа самок. Оказалось, что даже при значительном уменьшении количества сперматозоидов (но их должно быть не менее нескольких миллионов) можно добиться оплодотворения. Разработаны специальная аппаратура и способы искусственного получения спермы у самца и введения ее в половые пути самки. Для лучшей выживаемости сперматозоидов разработаны также рецепты специальных разбавителей и методы сохранения сперматозоидов в анабиотическом состоянии.

Искусственное осеменение расширяет возможности более рентабельного использования высококачественных производителей и обеспечивает быстрое улучшение продуктивности сельскохозяйственных животных.

Осеменение, естественное и искусственное, предшествует следующему процессу — о п л о д о т в о р е н и ю.

Оплодотворение

Оплодотворением называется соединение двух гамет, в результате чего образуется оплодотворенное яйцо, или зигота (от греч. *zygote*—соединенная в пару), — начальная стадия развития нового организма.

В процессе оплодотворения можно выделить две фазы: внешнюю, которая приводит к встрече мужской и женской гамет и заканчивается проникновением сперматозоида в яйцеклетку, и внутреннюю, связанную с изменениями, происходящими в яйце после проникновения сперматозоида,

Внешняя фаза. Феномен встречи яйца со сперматозоидом и последующее соединение их наиболее подробно изучены у животных с наружным осеменением.

Установлено, что яйцеклетки растений и животных выделяют в окружающую среду определенные химические вещества, активизирующие сперматозоиды. Сперматозоиды к веществам женских гамет обнаруживают положительный хемотаксис (ряд примеров этого был приведен в предыдущей главе). Кроме того, вещества, продуцируемые яйцевыми клетками, вызывают агглютинацию сперматозоидов, что способствует удержанию их вблизи женских половых клеток.

Процесс оплодотворения начинается с того, что к яйцеклетке устремляется множество сперматозоидов, покрывающих его поверхность. Одновременно из головки сперматозоида выделяется тонкая упругая акросомная нить, которой он укрепляется на поверхности яйцеклетки. Женские половые клетки большинства животных окружены разнообразными образованиями, сквозь которые должны пройти сперматозоиды. Яйца иглокожих, амфибий и некоторых других животных заключены в студенистую оболочку. У млекопитающих и человека фолликулярные клетки образуют венец вокруг яйца. В головке сперматозоида находятся ферменты — гиалуронидаза и муциназа, благодаря которым сперматозоиды продвигаются к поверхности яйца, разрушая фолликулярные клет-

ки. Проникновение сперматозоида в яйцо осуществляется либо через крошечное отверстие в его оболочке — микропиле, либо навстречу сперматозоиду поверхность яйца образует небольшое выпячивание — воспринимающий бугорок, который втягивает сперматозоид внутрь яйца. По-видимому, сперматозоид проходит сквозь оболочку яйца с помощью растворяющих ее ферментов.

Изучение физиологии оплодотворения позволяет понять роль большого числа сперматозоидов, участвующих в оплодотворении. Установлено, что если при искусственном осеменении кроликов в семенной жидкости содержится менее 1000 сперматозоидов, оплодотворения не наступает. Точно так же не наступает оплодотворения и при введении очень большого числа сперматозоидов (более 100 млн.). Это объясняется в первом случае недостаточным, а во втором — избыточным количеством ферментов.

Прежде существовало мнение, что в яйцо проникает не весь сперматозоид, а только головка и шейка. Однако новейшие наблюдения, сделанные с помощью электронного микроскопа и инфракрасной фотографии, убеждают, что, по-видимому, чаще, а может быть и всегда, в цитоплазму яйца сперматозоид входит целиком.

Внутренняя фаза. Проникновение сперматозоида в яйцеклетку влечет за собой резкое изменение обмена веществ. Это связано с внесением в яйцевую клетку новых для нее нуклеиновых кислот, белков и ферментов.

Показателями изменения обмена веществ в яйце является ряд морфологических и физиологических особенностей. Меняются проницаемость и коллоидные свойства его протоплазмы. Вязкость повышается в 6—8 раз. В наружном слое яйца изменяются эластичность и оптические свойства. На поверхности отслаивается оболочка оплодотворения; между ней и поверхностью яйца образуется свободное наполненное жидкостью пространство. Под ним образуется оболочка, которая обеспечивает скрепление клеток, возникающих в результате дробления яйца.

Неоплодотворенное яйцо млекопитающих и человека покрыто фолликулярными клетками, образующими лучистый венец. Роль его — защита неоплодотворенной яйцеклетки от кислорода, губительного для нее. Наоборот, оплодотворенная яйцеклетка нуждается в кислороде. После проникновения сперматозоида в яйцо дыхание его становится очень интенсивным. Поэтому лизис (растворение) лучистого венца необходим для развития; осуществляется он ферментами, выделяемыми эпителием яйцеводов.

У иглокожих в первую же минуту после оплодотворения интенсивность поглощения кислорода увеличивается в 80 раз.

Установлено, что вслед за оплодотворением в яйце изменяются белковый, углеводный и липоидный обмен.

Показателем изменения обмена веществ является и то, что у ряда видов животных созревание яйца заканчивается только после проникновения в него сперматозоида. У круглых червей и моллюсков лишь в оплодотворенных яйцах выделяется второе редуccionное тельце.

У человека сперматозоиды проникают в яйцеклетки, находящиеся еще в периоде созревания. Первое редуccionное тельце выделяется через 10 часов, а второе — только через сутки после проникновения сперматозоида.

Кульминационным моментом в процессе оплодотворения является слияние ядер.

Ядро сперматозоида (мужской пронуклеус) в цитоплазме яйца набухает и достигает величины ядра яйцеклетки (женского пронуклеуса). Одновременно мужской пронуклеус поворачивается на 180° и центростремительно движется в сторону женского пронуклеуса; последний также перемещается ему навстречу; после встречи ядра сливаются.

В результате синкариогамии, т. е. слияния двух ядер с гаплоидным набором, восстанавливается диплоидный набор хромосом.

Следовательно, во внутренней фазе оплодотворения можно выделить две стадии: стадию двух пронуклеусов и стадию синкариона. После образования синкариона яйцо приступает к дроблению.

Моноспермия и полиспермия. В яйцеклетку проникает, как правило, один сперматозоид (моноспермия). Но у насекомых, рыб, птиц и некоторых других животных в цитоплазму яйцеклетки может проникнуть несколько сперматозоидов. Это явление получило название полиспермии. Роль полиспермии не совсем ясна, но твердо установлено, что ядро лишь одного из сперматозоидов (мужской пронуклеус) сливается с женским пронуклеусом.

Следовательно, в передаче наследственной информации принимает участие только этот сперматозоид. Ядра других сперматозоидов подвергаются разрушению.

Партеногенез и андрогенез

Особую форму полового размножения представляют собой партеногенез (от греч. *parthenos* — девственница и *genos* — рождение), т. е. развитие организма из неоплодотворенных яйцевых клеток. Эта форма размножения была обнаружена в середине XVIII века швейцарским натуралистом Бонне (1720—1793). В настоящее время известен не только естественный, но и искусственный партеногенез.

Естественный партеногенез существует у ряда растений, червей, насекомых, ракообразных.

У некоторых животных любое яйцо способно развиваться как без оплодотворения, так и после него. Это так называемый факультативный партеногенез. Он встречается у пчел, муравьев, коловраток, у которых из оплодотворенных яиц развиваются самки, а из неоплодотворенных — самцы.

При облигатном (от лат. *obligatio* — обязательство), т. е. обязательном, партеногенезе яйца развиваются без оплодотворения. Этот вид партеногенеза известен у тлей, дафний, коловраток и даже у позвоночных (рыб, ящериц). Исторически он развивался у тех видов животных, которые погибали в большом количестве (тли, дафнии) либо была затруднена встреча особей различного пола (скальные ящерицы). Вид кавказской скальной ящерицы сохранился лишь благодаря появлению партеногенеза, так как встреча двух особей, обитающих на скалах, отделенных глубокими ущельями, затруднена. В настоящее время все особи этого вида представлены лишь самками, размножающимися партеногенетически.

Своеобразный партеногенез встречается у некоторых видов рыб, например у серебристого карася, обитающего на Дальнем Востоке. Яйца этой рыбы лишь активируются сперматозоидами, а слияние ядер (синкариогамия) после оплодотворения не происходит. При отсутствии самцов своего вида яйца серебристого карпа активируются (т. е. побуждаются к развитию) сперматозоидами многих других видов рыб.

В ядрах соматических клеток особей, развившихся из неоплодотворенных яиц, в ряде случаев имеется гаплоидный набор хромосом (таковы самцы коловраток), в других случаях — диплоидный (как у тлей, дафний, трутней пчел). Восстановление диплоидного набора хромосом достигается различными способами. Иногда одно из редукционных телесц возвращается в яйцо или даже не выделяется, а его ядро сливается с ядром яйца; это имеет место у пресноводного рачка артемии. Иногда при овогенезе второго мейотического деления не происходит, в результате чего восстанавливается диплоидный набор хромосом (тли, дафнии).

Искусственный партеногенез был обнаружен в 1886 г. А. А. Тихомировым (1850—1931). Он добился развития неоплодотворенных яиц тутового шелкопряда, раздражая их тонкой кисточкой или обрабатывая в течение нескольких секунд концентрированной серной кислотой. Искусственный партеногенез получил широкое распространение в практике шелководства.

В конце XIX и начале XX века многочисленными исследователями была показана возможность получения искусственного партеногенеза у иглокожих, червей, моллюсков и других животных. Классические работы в этой области выполнены американским ученым Жаком Лебом (1859—1924).

Тот факт, что яйцо приступает к дроблению только после оплодотворения, получил объяснение благодаря опытам с искусственным партеногенезом. Они показали, что для развития яйца необходима активация. Она является следствием тех сдвигов в обмене веществ, которые сопутствуют оплодотворению. В естественных условиях эти сдвиги происходят после проникновения сперматозоида в яйцеклетку, но в эксперименте могут быть вызваны разнообразными воздействиями: химическими, механическими, электрическими, термическими и др. Все они, так же как и проникновение сперматозоида, влекут за собой обратимые повреждения протоплазмы яйца, что изменяет метаболизм и оказывает активирующее воздействие.

Оказалось, что сравнительно легко поддаются активации яйца млекопитающих. Извлеченные из тела неоплодотворенные яйца кролика были активированы пониженной температурой. После пересадки в матку другой крольчихи они развились в нормальных крольчат. Предпринимались опыты по активированию неоплодотворенного яйца человека и получены ранние стадии развития зародыша.

Андрогенез (от греч. andros — мужчина и genesis — рождение). Во всех рассмотренных примерах естественного и искусственного партеногенеза в развивающемся яйце содержится лишь материнское ядро. При андрогенезе развитие яйца происходит лишь с мужским ядерным материалом, а материнское ядро устраняется; от яйца остается лишь цитоплазма.

Ядро яйцеклетки может быть убито, например, ионизирующим излучением. Но если в яйцеклетку с убитым ядром проникает лишь один сперматозоид, несущий гаплоидный набор хромосом, то «зигота», остающаяся гаплоидной, оказывается, как правило, нежизнеспособной. Если же при полиспермии в яйцо проникает несколько сперматозоидов, то благодаря слиянию двух мужских ядер восстанавливается диплоидный набор хромосом и «зигота» развивается. Андрогенетические особи получены у тутового шелкопряда и некоторых ос; несмотря на наличие у них материнской цитоплазмы, все они несут лишь отцовские признаки. Феномен андрогенеза используется для изучения роли ядра и цитоплазмы в явлениях наследственности.

ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ

Немногие виды организмов размножаются только бесполом путем. Обычно вслед за одним или несколькими поколениями, возникшими бесполом путем, наступает половое размножение. Эта смена поколений особей, размножающихся половым и бесполом путем, называется чередованием поколений. У некоторых видов организмов чередование поколений происходит регулярно, у других — через неопределенные периоды. В последнем случае это явление находится в тесной зависимости от условий существования.

Различают первичную и вторичную смену поколений.

Первичная смена поколений встречается у организмов, которые в процессе эволюции приобрели способность к половому размножению, но сохранили и более низшую форму — бесполое размножение. Она встречается у ряда водорослей, всех высших растений и простейших, относящихся к классу споровиков (Sporozoa). Заключается первичная смена поколений в правильном чередовании поколений, размножающихся половым путем с бесполом размножением.

Вторичная смена поколений сводится к чередованию типичного полового размножения с партеногенезом или со вторично приобретенным бесполом размножением.

Чередование поколений у растений

Для некоторых водорослей и всех высших растений характерна первичная смена поколений с правильным чередованием полового (гаметофитного) и бесполого (спорофитного) поколений.

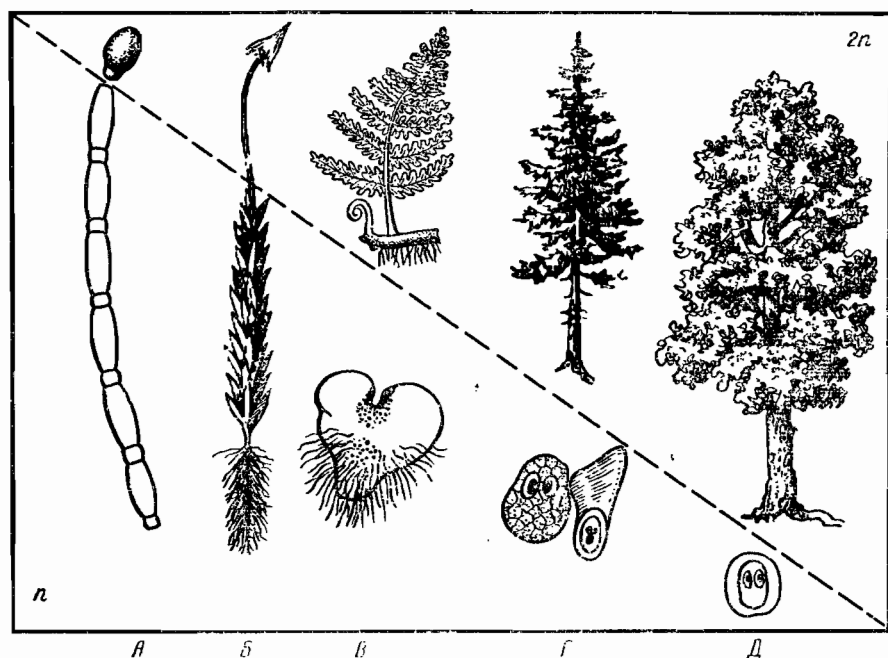


Рис. 39. Соотношение гаплоидного (n) и диплоидного ($2n$) поколений в процессе эволюции растений (схема).

А — бурые водоросли; Б — мхи; В — папоротники; Г — голосеменные; Д — покрытосеменные.

На растениях бесполого поколения (спорофитах) созревают споры. При образовании спор происходит редукционное деление (мейоз). Из спор развивается следующее половое поколение — гаметофиты. Они бывают мужские и женские. На них развиваются гаметы соответственно: сперматозоиды и яйцеклетки. Из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) развивается спорофит. Следовательно, в ядрах клеток гаметофита гаплоидный набор хромосом (n), а спорофита — диплоидный ($2n$).

Эволюция растений шла по пути редукции гаметофита и преобладания спорофита (рис. 39).

У мхов основное вегетирующее тело представлено гаметофитом, (гаплоидным поколением); спорофит (диплоидное поколение) самостоятельно не существует, живет на гаметофите и питается за его счет.

У папоротникообразных уже иные отношения: преобладающим поколением является спорофит (диплоидное поколение). Он представляет собой хорошо развитое растение, имеющее стебель, листья (ваи) и корни. Гаметофит (гаплоидное поколение) образует небольшую пластинку из клеток, расположенных в один слой, прикрепленную к почве небольшими ризоидами.

У голосеменных имеет место дальнейшее уменьшение и упрощение гаметофита, который состоит всего из небольшого числа клеток, а спорофит — это листостебельное растение (деревья и кустарники).

У покрытосеменных гаметофит упрощен еще больше, чем у голосеменных. В мужской гаметофит покрытосеменных растений (пыльцу) входят две клетки, из которых одна образует пыльцевую трубочку, а ядро другой дает начало ядрам двух спермисв. Женский гаметофит состоит из семи клеток, находящихся в зародышевом мешке. Спорофит покрытосеменных растений — высокоорганизованное листостебельное растение (деревья, кустарники, травы).

Особенности оплодотворения у цветковых растений

Характерная особенность размножения цветковых (покрытосеменных) растений — двойное оплодотворение (рис. 40), открытое русским ботаником С. Г. Навашиным в 1898 г. Заключается оно в следующем.

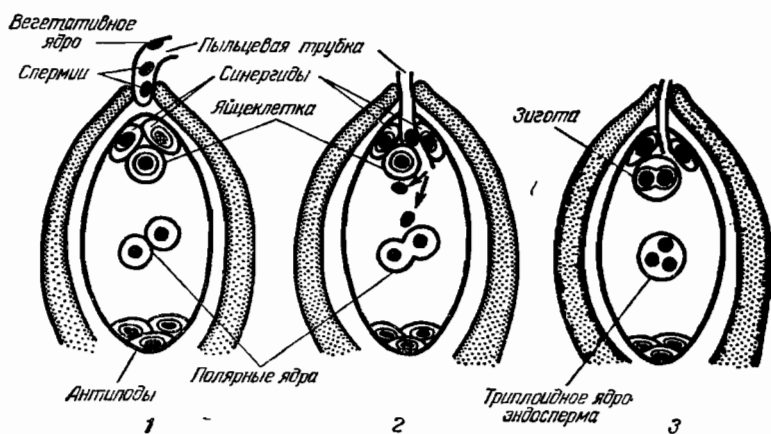


Рис. 40. Три стадии двойного оплодотворения у цветковых растений (схема).

Из клеток, расположенных в зародышевом мешке, в процессе оплодотворения принимают участие две: одна из них яйцевая — гаплоидная, другая — центральная — диплоидная.

В прорастающей пыльце оба сперматозоида опускаются по пыльцевой трубочке и проникают в зародышевый мешок, где один из сперматозоидов сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу, другой — с центральной клеткой. Из диплоидной зиготы развивается тело зародыша, а из триплоидной — центральной — клетки формируется многоклеточная ткань — эндосперм, содержащий питательные вещества, необходимые для роста и развития зародыша.

Двойное оплодотворение — прогрессивное приобретение, полученное покрытосеменными растениями в процессе эволюции. Благодаря ему зародыш получает питательный материал, несущий в своих клетках как материнскую, так и отцовскую наследственность.

Чередование поколений у животных

У животных встречается как первичная, так и вторичная смена поколений.

Первичную смену поколений мы рассмотрим на примере жизненного цикла малярийного плазмодия (*Plasmodium vivax*) — возбудителя трехдневной малярии. Малярийный плазмодий относится к типу простейших (Protozoa), классу — споровиков (Sporozoa). Развивается со сменой хозяев. Часть жизненного цикла малярийный плазмодий проходит в теле комара из рода анофелес, другую часть — в теле человека. В тех стадиях, которые плазмодий проходит в теле человека, он размножается бесполом путем (схизогонией); после нескольких поколений размножения схизогонией у плазмодия образуются половые особи (гаметоциты).

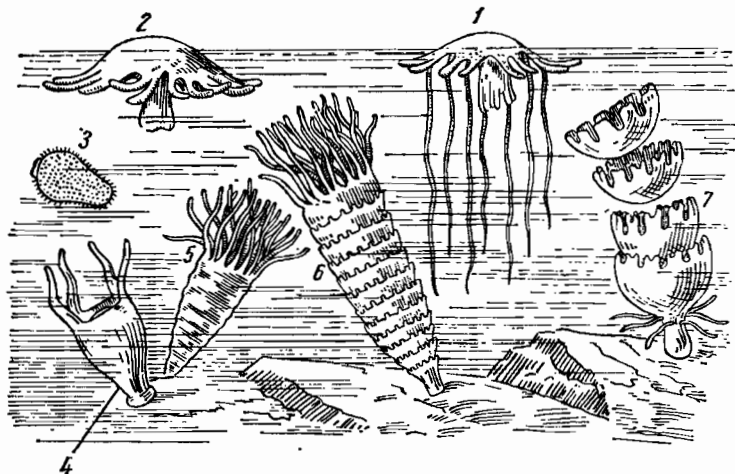


Рис. 41. Метагенез. Развитие сцифомедузы.

1, 2 — медузоидное поколение; 3 — личинка (планула); 4—6 — последовательные формы полипоидного поколения; 7 — отделение медуз.

Созревание гаметоцитов и половое размножение плазмодия происходят в теле комара (подробное описание развития малярийного плазмодия см. в главе XIX).

Вторичная смена поколений встречается в форме метабенеза и гетерогонии.

Метабенозом называется чередование полового размножения с вегетативным, гетерогонией — чередование типичного полового размножения с партеногенезом.

Метагенез. У ряда организмов смена полового и вегетативного размножения определяется условиями существования. Одноклеточная жгутиковая водоросль хламидомонада (*Chlamidomonada*) в благоприятных условиях размножается делением, а при перенесении в дистиллированную воду образует гаметы. Гидра, размножающаяся преимущественно почкованием, при голодании и похолодании переходит к образованию половых клеток.

У некоторых морских кишечнорастных наблюдается правильное чередование полипоидного и медузоидного поколений (рис. 41). У медузы аурелии из оплодотворенного яйца развивается личинка, которая сначала плавает в воде, но потом прикрепляется ко дну и превращается в полип; он довольно интенсивно растет и по достижении известных размеров начинает поперечными перетяжками делиться на дочерние особи. В это время полип напоминает стопку тарелок или блюдца. Образовавшиеся особи

(медузы) отрываются и начинают самостоятельную жизнь. Размножаются они половым путем.

Гетерогония. Эта смена поколений свойственна многим видам животных. В виде правильного чередования типичного полового размножения и партеногенеза она встречается у всех представителей класса сосальщиков (Trematodes) из типа плоских червей (Plathelminthes). О них подробно сказано при изложении характеристики этого типа (см. гл. XIX).

Гетерогония нашла широкое распространение и в типе членистоногих (Arthropoda). Переход от одной формы размножения к другой у них зависит от внешних условий: сезона года, температуры, питания. Так, у дафний в летние месяцы размножение партеногенетическое, а осенью — с оплодотворением. В специальных опытах на этих ракообразных было показано, что смена форм размножения обусловлена понижением температуры. Так, при температуре 24° они размножаются только партеногенетически, при 16° уже было отмечено появление самцов и оплодотворенных яиц; при температуре 8° количество самцов еще больше возрастало. В пересыхающих водоемах дафнии также переходят к размножению с оплодотворением.

Метагенез и гетерогония развились от форм типичного полового размножения. Появление их связано с возможностью более быстрого получения многих особей путем бесполого размножения и партеногенеза. Однако полностью половое размножение обычно не утрачивается в связи с той большой биологической ролью, которую оно играет.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Еще Е. А. Тимирязев (1843—1920) и А. Вейсман (1834—1914) совершенно правильно отмечали, что половое размножение дает неиссякаемый источник изменчивости, обуславливающий широкие возможности приспособления организмов к среде обитания. В этом преимущество полового размножения перед вегетативным и спорообразованием, при которых организм имеет только одного родителя и почти целиком повторяет его особенности. Половое размножение благодаря рекомбинации наследственных свойств родителей дает разнообразных потомков. Среди них могут оказаться и неудачные комбинации наследственных признаков; такие организмы погибнут в результате естественного отбора. Но, с другой стороны, будут и такие комбинации, которые сделают организм хорошо приспособленным к условиям существования. Кроме того, с каждым поколением будут выживать организмы, имеющие наиболее благоприятные комбинации наследственных свойств, что ведет к прогрессивной эволюции.

Благодаря этой биологической роли половое размножение нашло широкое распространение и занимает доминирующее положение в природе, несмотря на определенные сложности его осуществления. Для бесполого размножения достаточно одной особи. Для полового размножения у большинства видов организмов требуется встреча двух особей разного пола. Даже у истинных гермафродитов обычно существует перекрестное оплодотворение. Встреча двух особей подчас связана с затруднениями, поэтому в процессе естественного отбора появились сложные приспособления в строении организмов, развились эндокринные и рефлекторные механизмы, направленные в конечном итоге на обеспечение встречи гамет.

Половой диморфизм

Под половым диморфизмом понимаются различия между самцами и самками в строении тела, окраске, инстинктах и ряде других признаков. Половой диморфизм проявляется уже на ранних ступенях эволюции. У круг-

лых червей самки крупнее самцов. У многих из них, например у аскариды, самец имеет спиккулы и закругленный на брюшную сторону задний конец тела.

У представителей всех классов членистоногих половой диморфизм ярко выражен. Для большинства представителей этого типа характерно, что самки крупнее самцов. Самцы и самки бабочек, как правило, различно окрашены. Самцы у жуков, например жук-носорог, жук-олень и др., обладают специальными органами.

Хорошо выражен половой диморфизм у многих видов позвоночных. У некоторых видов рыб он проявляется в величине, в особенностях строения тела и окраске. Из земноводных он ярко выражен у тритонов. Самцы этих животных в брачный период имеют яркую окраску брюха и зубчатый гребень на спине. У большинства видов птиц самцы существенно отличаются от самок, особенно в брачный период. Так, самец болотного кулика турухтана в обычном оперении мало чем отличается от самки, но весной в оперении самцов этой птицы появляются украшения, резко отличающие их от самок и характеризующиеся удивительно большим разнообразием как формы, так и окраски.

Глава VII. НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ (ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ)

Генетика (от греч. *genetikos* — относящийся к происхождению) изучает закономерности наследственности и изменчивости.

Наследственность и изменчивость относятся к основным свойствам, характеризующим жизнь.

Краткие сведения из истории генетики

Генетика как наука развилась из практических потребностей. При разведении домашних животных и культурных растений истари применялась гибридизация, т. е. скрещивание организмов, относящихся к различным видам, породам, сортам или отличающимся друг от друга какими-либо признаками. Сравнивая гибриды с исходными формами, практики давно подметили некоторые особенности наследования признаков. Дарвин придавал большое значение изучению закономерностей наследственности. Он выдвинул так называемую временную гипотезу пангенезиса, согласно которой каждая клетка многоклеточного организма выделяет в кровь мельчайшие частицы — геммулы, являющиеся источником развития половых клеток или почек для бесполого размножения. Гипотеза Дарвина оказалась ошибочной, но представляет интерес в том отношении, что в ней Дарвин впервые высказал предположение о материальности и дискретности наследственности.

Основные закономерности преемственности свойств и признаков в поколениях были открыты Грегором Менделем (1822—1884). О своих исследованиях он доложил в 1865 г. на заседании Общества любителей естествознания в городе Брно (Чехословакия). Ставшая впоследствии классической работа Менделя «Опыты над растительными гибридами» была опубликована в трудах того же общества в 1866 г., но в свое время не привлекла внимания современников.

Лишь в 1900 г. те же закономерности вновь открыли независимо друг от друга де Фриз в Голландии, Корренс в Германии и Чермак в Австрии. Вскоре благодаря опытам по гибридизации, проведенным с многочисленными объектами, было показано, что открытые Менделем закономерности свойственны всем организмам, растениям и животным. 1900 г. можно считать годом второго рождения генетики.

На рубеже XIX и XX века передача наследственных свойств еще не связывалась с определенными структурами, хотя не вызывало сомнений, что она осуществляется какими-то факторами материальной природы, находящимися в половых клетках.

В начале XX века по предложению датского ученого Иогансена единицам наследственности было дано название **генов**.

Ко времени вторичного открытия законов Менделя наука уже накопила факты, которые способствовали обнаружению материального субстрата наследственности.

В 80-х годах прошлого века Ван-Бенден, Бовери и другие исследователи описали сложные процессы, протекающие при образовании гамет (мейоз), и установили, что в зиготе происходит восстановление диплоидного набора хромосом, состоящего из одинакового числа хромосом обоих родителей.

В 1902 г. Бовери в Германии, Вильсон и Сеттон в США отметили, что в передаче наследственных факторов существует параллелизм с поведением хромосом при формировании половых клеток и оплодотворения. Из этого совпадения вытекало предположение о связи наследственных факторов с хромосомами. Гипотеза оказалась плодотворной и ознаменовала новый этап в изучении явлений наследственности, связанный с синтезом генетики и цитологии.

Наибольшие успехи в этом направлении были достигнуты школой американского генетика Т. Г. Моргана (1866—1945), сформировавшего хро-



Г. Мендель (1822—1884).

мосомную теорию наследственности (1911). Морган доказал, что гены находятся в хромосомах и расположены вдоль них в линейном порядке. Успехи школы Моргана (как и всего последующего изучения явлений наследственности) в известной мере обусловлены введением для генетических исследований нового объекта — дрозофилы. Интенсивное размножение, быстрая смена поколений (каждые 10 дней), значительное число наследственных изменений, небольшие размеры и легкость содержания — ценные качества для объекта генетических исследований. При изучении связи наследственных факторов с хромосомами дрозофила также оказалась весьма удобной благодаря небольшому числу хромосом: их у дрозофилы всего 4 пары.

В начале XX столетия господствовало представление о стабильности и неизменяемости ге-

нов (Вейсман, Бэтсон). Считалось также, что если изменение генов возможно, то происходит оно независимо от влияния среды, т. е. самопроизвольно (де Фриз).

В последующие годы благодаря открытию возможности получать наследственные изменения (мутации) в лабораторных условиях действием определенных факторов были опровергнуты ошибочные представления об автономности и неизменности генов. Первые индуцированные мутации получили Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов (1925) в СССР на грибах и Г. Меллер (1927) в США на дрозофиле.

В 30-х годах XX столетия определение гена только как части хромосомы уже перестало удовлетворять исследователей. Успехи развития химических наук определили возможность более точной характеристики материального субстрата наследственности.

Советский исследователь Н. И. Кольцов (1872—1940) еще в 1928 г. высказал мысль о связи генов с определенным химическим веществом. Он предполагал, что хромосома представляет собой крупную белковую молекулу, отдельные радикалы которой выполняют функцию генов. Н. И. Кольцов считал, что белковые мицеллы способны к самовоспроизведению. Эта теория оказалась ошибочной, но в ней впервые в науке была сделана попытка рассмотреть закономерности наследственности на молекулярном уровне. В последние три десятилетия удалось более глубоко проникнуть в изучение материальных основ наследственности и перейти к выяснению их химической природы.

В 40-х годах Г. Бидл и Е. Татум выяснили, что гены обуславливают образование ферментов, которые, направляя определенным образом клеточный метаболизм, влияют на развитие структур и физиологических свойств организмов.

В 50-х годах Ф. Крик и Дж. Уотсон расшифровали строение молекулы ДНК, что явилось предпосылкой для обоснования роли нуклеиновых кислот в передаче наследственной информации и расшифровке кода наследственности. Благодаря этим работам началось углубленное изучение наследственности на молекулярном уровне, что потребовало привлечения новых объектов исследования. Бактерии, грибы и вирусы стали классическими объектами молекулярной генетики. Микроорганизмы благодаря интенсивности размножения и скорости смены поколений очень удобны для изучения закономерностей наследственности.

Таким образом, в истории генетики можно выделить три этапа: первый — изучение явлений наследственности на организменном уровне, второй — на клеточном, третий — на молекулярном. Естественно, что и в настоящее время изучение свойств наследственности на всех уровнях не потеряло своего значения.

На изучении генетических закономерностей основана селекция, т. е. создание новых и улучшение прежних пород домашних животных, сортов культурных растений, а также микроорганизмов, используемых в фармацевтической промышленности, медицине и народном хозяйстве.

Генетика тесно связана с медициной. Уже и сейчас известно более 1000 наследственных болезней и аномалий развития. Они изучаются не только на организменном уровне; в ряде случаев удалось выяснить их причины на клеточном и даже молекулярном уровнях. Генетикой получены важные сведения о том, что наследственные болезни в определенных условиях могут не проявляться, и уже даны в ряде случаев ценные рекомендации по их предупреждению. Следовательно, при современном развитии науки нельзя говорить о фатальном характере наследственных болезней. Ближайшие задачи медицинской генетики — дальнейшее изучение этих болезней, разработка мероприятий по предупреждению пороков развития, наследственных болезней и злокачественных новообразований.



Т. Морган (1866—1945).

Основные понятия и термины современной генетики

Наследственностью называется свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями, а также специфический характер индивидуального развития организмов в определенных условиях среды. Благодаря наследственности у родителей и детей обнаруживается сходство морфологических признаков, хими-

ческого состава тканей, физиологических отклонений и других особенностей. Вследствие этого каждый вид организмов воспроизводит себя в ряду поколений.

Изменчивость — это явление, противоположное наследственности. Изменчивость заключается в изменении наследственных задатков, а также их проявлений в процессе развития организмов.

Наследственность и изменчивость тесно связаны с эволюцией. В процессе филогенеза органического мира эти два противоположных свойства находятся в неразрывном диалектическом единстве. Новые свойства организмов появляются только благодаря изменчивости, но она лишь тогда может играть роль в эволюции, когда появившиеся изменения сохраняются в последующих поколениях, т. е. наследуются.

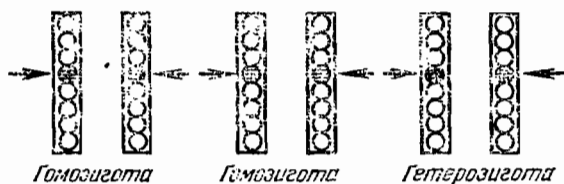


Рис. 42. Схема расположения аллельных генов в гомологичных хромосомах (оригинал).

Передача наследственных свойств осуществляется в процессе размножения. Размножение в свою очередь обусловлено делением клеток. При половом размножении передача свойств наследственности осуществляется через половые клетки (гаметы) — яйцеклетки и сперматозоиды. При размножении спорообразовани-

ем единственным носителем наследственных свойств является спора, при вегетативном размножении — соматические клетки.

В гаметах, спорах и вегетативных клетках нет готовых миниатюрных органов, в них находятся факторы, обуславливающие возможность развития определенных свойств и признаков, т. е. генетическая информация.

Материальными носителями генетической информации служат гены. Ген — это единица наследственности, определяющая развитие какого-либо признака или свойства организма.

Гены расположены по длине хромосомы в линейном порядке, каждый из них занимает свое определенное место — л о к у с (от лат. locus — место). В молекулах ДНК закодирована наследственная информация. Гены кодируют или, другими словами, определяют и направляют синтез строго определенных белков. Этим обусловлены характер обмена веществ и развитие определенных признаков. Открытие материальных носителей наследственности опровергает виталистические объяснения сущности явлений наследственности, связывающие наследственность с нематериальными силами. При изучении закономерностей наследования обычно скрещивают организмы, отличающиеся друг от друга контрастными альтернативными, т. е. взаимоисключающимися, признаками. Например, можно взять горох (как это сделал Мендель) с семенами желтыми и зелеными, морщинистыми и гладкими, окраской цветов пурпурной и белой, ростом растений высоким и низким. Гены, от которых зависит развитие альтернативных признаков, принято называть аллельными, или аллеломорфными (от греч. allelon — друг с другом и morpha — форма). Аллельные гены расположены в гомологичных хромосомах в одних и тех же локусах. Схематично это изображено на рис. 42.

Следует помнить, что гены не могут быть ни пурпурными, ни белыми, ни зелеными, ни желтыми. Гены — это факторы, обеспечивающие при определенных условиях развитие тех или иных признаков, например цветов с белыми либо пурпурными лепестками, семян с зеленой либо желтой окраской и т. д.

Если в обеих гомологичных хромосомах находятся аллельные гены, кодирующие одинаковые проявления признака (например, оба гена жел-

той окраски семян или оба гена морщинистой формы семян и т. д.), такой организм называется гомозиготным. Если же аллельные гены кодируют различные проявления признака (например, в одной из гомологичных хромосом ген желтой окраски, а в другой гомологичной ей хромосоме в том же локусе ген зеленой окраски; в одной хромосоме ген морщинистой формы семян, в другой гомологичной хромосоме в том же локусе ген гладкой формы семян и т. д.), такой организм носит название гетерозиготного.

Совокупность всех наследственных факторов организма (генов) получила название генотипа.

Совокупность всех внешних и внутренних признаков организма называется фенотипом. Фенотип обусловлен генотипом, но внешние факторы, в которых реализуется генотип, могут в значительной степени определять это проявление. Даже организмы, имеющие одинаковый генотип, могут отличаться друг от друга в зависимости от условий развития и существования.

Диапазон изменений, в пределах которого один и тот же генотип способен дать различные фенотипы, называется нормой реакции.

Процесс передачи наследственной информации от одного поколения другому получил название наследования.

Нельзя не согласиться с М. Е. Лобашовым, что термины «наследственность» и «наследование» не равнозначны и должны быть четко дифференцированы.

Наследственность — общее свойство живого, которое одинаково проявляется у всех организмов, обуславливает хранение и репродукцию наследственной информации, обеспечивает преемственность между поколениями.

Наследование — способ передачи наследственной информации, который может изменяться в зависимости от форм размножения. При бесполом размножении наследование осуществляется через вегетативные клетки и споры, чем обеспечивается большое сходство между материнским и дочерним поколением. При половом размножении наследование осуществляется через половые клетки. Сходство между родителями и детьми в этом случае меньше, чем в предыдущем, но зато имеет место большая изменчивость, а следовательно, гораздо более богатый материал для деятельности отбора и процесса эволюции.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ

Основные закономерности наследования были открыты Г. Менделем. По уровню развития науки своего времени Мендель не мог еще связать наследственные факторы с определенными структурами клетки. В настоящее же время установлено, что гены находятся в хромосомах, поэтому при объяснении закономерностей Менделя мы будем исходить из современных представлений на клеточном уровне. Мендель достиг успеха в своих исследованиях благодаря совершенно новому, разработанному им методу, получившему название гибридологического.

Основные черты этого метода следующие:

1) в отличие от своих предшественников Мендель учитывал не весь многообразный комплекс признаков у родителей и их потомков, а выделял и анализировал наследование по отдельным признакам;

2) был проведен точный количественный учет наследования каждого признака в ряду последовательных поколений;

3) был прослежен характер потомства каждого гибрида в отдельности.

Гибридологический метод после вторичного открытия основных законов наследования нашел широкое применение в науке.

Объектом для исследования Мендель избрал горох, имеющий много рас, отличающихся альтернативными признаками. Выбор объекта оказался удачным, так как наследование признаков у гороха происходит очень четко. Горох — самоопыляемое растение, поэтому у Менделя была возможность проанализировать потомство каждой особи отдельно.

Прежде чем начать опыты, Мендель тщательно проверил чистосортность своего материала. Все сорта гороха он высевал в течение нескольких лет и, лишь убедившись в однородности материала, приступил к экспериментам.

Мендель подбирал для скрещивания растения, отличающиеся парами альтернативных признаков. Он проанализировал закономерности наследования как в тех случаях, когда родительские организмы отличались по одному альтернативному признаку, так и в случаях, когда они отличались по нескольким признакам.

Скрещивание, в котором родительские особи различаются по одному признаку, называется моногибридным, по двух признакам — дигибридным, по многим признакам — полигибридным. Прежде всего следует познакомиться с явлениями наследования на примере моногибридного скрещивания.

МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

ПРАВИЛО ЕДИНООБРАЗИЯ ГИБРИДОВ ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ

В опытах Менделя при скрещивании сорта гороха, имеющего желтые семена, с растением, имеющим зеленые семена, все потомство оказалось с желтыми семенами. При этом не играло роли, какую именно окраску семян имели материнские или отцовские растения. Следовательно, оба родителя в одинаковой мере способны передать свои признаки потомству.

Аналогичные результаты обнаружались и в других опытах, в которых во внимание принимались иные признаки. Так, при скрещивании растений с гладкими и морщинистыми семенами все потомство имело гладкие семена. При скрещивании растений с пурпурными и белыми цветами у всех гибридов оказались исключительно пурпурные лепестки цветов и т. д.

Обнаруженная закономерность получила название правила единообразия гибридов первого поколения. Признак, который проявляется в первом поколении, получил название доминантного (от лат. *dominans* — господствовать), не проявляющийся, подавленный признак — рецессивного (от лат. *recessus* — отступление).

«Задатки» признаков (по современной терминологии — гены) Мендель предложил обозначать буквами латинского алфавита. Гены, относящиеся к аллельной паре, принято обозначать одной и той же буквой, но ген доминантного признака — прописной, а рецессивного — такой же буквой строчной. Исходя из сказанного, ген пурпурной окраски цветов следует обозначать, например, как «А», ген белой окраски цветов — как «а», ген желтой окраски семян — как «В», а ген зеленой окраски семян — как «b» и т. д.

Вспомним, что каждая клетка тела имеет диплоидный набор хромосом. Все хромосомы парны, аллельные же гены находятся в гомологичных хромосомах. Следовательно, в зиготе всегда налицо два аллельных гена и генотипическую формулу по любому признаку необходимо записывать двумя буквами.

Если какая-либо пара аллелей представлена двумя доминантными или двумя рецессивными генами, такой организм называется гомозигот-

ным. Если в одной и той же аллели один ген доминантный, а другой — рецессивный, такой организм носит название гетерозиготного.

Гомозиготную доминантную особь следует записать, например, как АА, рецессивную — аа, гетерозиготную — Аа. Опыты показали, что рецессивный ген проявляет себя только в гомозиготном состоянии, а доминантный — как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии.

Гены расположены в хромосомах. Следовательно, например, растение с пурпурной окраской цветов в какой-то паре гомологичных хромосом несет пару аллелей пурпурной окраски. В результате мейоза гомологичные хромосомы (а с ними аллельные гены) расходятся в различные гаметы.

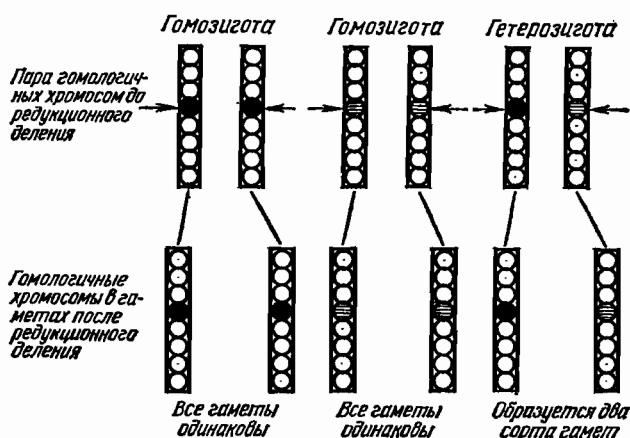


Рис. 43. Схема образования гамет у гомозигот и гетерозигот (оригинал).

Но так как у гомозиготы оба аллельных гена одинаковы, все гаметы несут этот ген. Те же рассуждения применимы и к растению с белой окраской цветов, и в равной мере к любым другим организмам, гомозиготным по какому-нибудь признаку. Следовательно, гомозиготная особь дает один сорт гамет (рис. 43).

Опыты по скрещиванию предложено записывать в виде схем. Условились родителей обозначать буквой Р (от лат. parentes — родители), особей первого поколения — F_1 (от лат. filii — дети, filiale — поколение), особей второго поколения — F_2 и т. д. Скрещивание обозначают знаком умножения ($\times$), генотипическую формулу материнской особи записывают первой, а отцовскую — второй. В первой строке выписывают генотипические формулы родителей, во второй — их гаметы, в третьей — генотипы первого поколения и т. д.

Опыт по скрещиванию гомозиготного гороха с пурпурными цветами и гороха с белыми цветами можно записать так:

$$\begin{array}{l} \text{Р} \quad \text{АА} \times \text{аа} \\ \text{гаметы} \quad \text{А, А} \quad \text{а, а} \\ \text{F}_1 \quad \text{Аа, Аа, Аа, Аа} \end{array}$$

Учитывая, что у гомозиготных особей все гаметы однородны, схему можно записать проще:

$$\begin{array}{l} \text{Р} \quad \text{АА} \times \text{аа} \\ \text{гаметы} \quad \text{А} \quad \text{а} \\ \text{F}_1 \quad \text{Аа} \quad 100\% \end{array}$$

Так как у первого родителя только один сорт гамет (А) и у второго родителя также только один сорт гамет (а), возможно лишь одно соче-

тание — Аа. Все гибриды первого поколения оказываются однородными: доминантными гетерозиготами.

Следовательно, первое правило Менделя, или правило единообразия первого гибридного поколения, в общем виде можно сформулировать так: *при скрещивании гомозиготных особей, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных (взаимоисключающих) признаков, все потомство в первом поколении единообразно как по фенотипу, так и по генотипу* (см. таблицу I на вклейке, рис. А).

Для записи скрещиваний нередко применяют специальные решетки, которые предложены английским генетиком Пеннетом и названы по его имени решетками Пеннета. Ими удобно пользоваться при анализе более сложных скрещиваний, чем моногибридное. Принцип построения решетки таков; вверху по горизонтальной линии выписывают гаметы материнской особи, слева по вертикали — гаметы отцовской особи, в местах же пересечений — вероятные генотипы потомков, а именно:

$$P \quad AA \times aa$$

		гаметы	
		♀	♂
		A	a
	a	Aa	Aa
	a	Aa	Aa

ПРАВИЛО РАСЩЕПЛЕНИЯ

При скрещивании однородных гибридов первого поколения между собой во втором поколении появляются особи как с доминантными, так и с рецессивными признаками, т. е. возникает **расщепление**, которое происходит в определенных числовых соотношениях. Так, в опытах Менделя на 929 растений второго поколения оказалось 705 с пурпурными цветами и 224 с белыми. В опыте, в котором учитывалась окраска семян, из 8023 семян гороха, полученных во втором поколении, было 6022 желтых и 2001 зеленых, а из 7324 семян, в отношении которых учитывался другой признак, было получено 5474 гладких и 1850 морщинистых.

Обобщая фактический материал, Мендель пришел к выводу, что во втором поколении происходит расщепление признаков в определенных числовых отношениях, а именно: 75% особей несут доминантные признаки, а 25% — рецессивные. Эта закономерность получила название второго правила Менделя, или правила расщепления.

Согласно второму правилу Менделя, используя современные термины, можно заключить, что: 1) аллельные гены, находясь в гетерозиготном состоянии, не изменяют друг друга; 2) при созревании гамет у гибридов образуется приблизительно равное число гамет с доминантным и рецессивным геном; 3) при оплодотворении мужские и женские гаметы, несущие доминантные и рецессивные гены, свободно комбинируются.

При скрещивании двух гетерозигот (Аа), у каждой из которых образуется два сорта гамет: половина с доминантным геном (А), половина с рецессивным геном (а), следует ожидать четыре возможные комбинации зигот. Яйцеклетка с геном А может быть оплодотворена с одинаковой долей вероятности как сперматозоидом с геном А, так и сперматозоидом с геном а; точно так же яйцеклетка с геном а может быть оплодотворена сперматозоидами тех же двух типов либо с геном А, либо с геном а. Получаются четыре группы зигот, а именно: АА, Аа, Аа, аа.

По внешнему облику (фенотипу) особи АА и Аа не отличимы, поэтому расщепление получается в отношении 3 : 1.

Однако по генотипу отношение остается 1 АА : 2 Аа : 1 аа. Понятно, что если в дальнейшем от каждой группы особей второго поколения получать потомство лишь при самоопылении, то первая (АА) и последняя (аа) группы, являющиеся гомозиготными, будут давать только

однообразное потомство без расщепления, а гетерозиготные формы будут продолжать расщепляться и дальше.

Таким образом, второе правило Менделя следует сформулировать так: *при скрещивании двух гетерозиготных особей (т. е. гибридов), отличающихся одной парой альтернативных признаков, в потомстве происходит расщепление в отношении 3 : 1 по фенотипу и 1 : 2 : 1 по генотипу.*

Нужно иметь в виду, что при анализе расщепления в потомстве гибридов фактические числа, полученные из опыта, не всегда соответствуют ожидаемым. Ведь генетические соотношения выражают лишь вероятность появления у потомства определенного признака, а именно вероятность, что при моногибридном скрещивании во втором поколении должно быть $\frac{3}{4}$ особей с доминантными признаками и $\frac{1}{4}$ — с рецессивными. Однако при малом числе потомков фактические числа могут сильно уклоняться от ожидаемых. Но, как следует из теории вероятности, чем больше фактический материал, тем он точнее выражает истинные отношения.

ГИПОТЕЗА «ЧИСТОТЫ» ГАМЕТ

Аллельные гены, находясь в гетерозиготном состоянии, не изменяют друг друга. Феномен несмешивания аллелей альтернативных признаков в гаметах гибридного организма вошел в науку под названием гипотезы «чистоты» гамет. Основано это явление на механизме мейоза. Особь, гетерозиготная по какому-либо признаку, несет в ядрах соматических клеток в одной из гомологичных хромосом доминантный ген, а в другой — рецессивный. В результате мейоза в каждой гамете оказывается лишь одна из гомологичных хромосом, а следовательно, с каким-то одним из аллельных генов: либо доминантным, либо рецессивным. Естественно, что гетерозиготная особь образует два сорта гамет, причем и тех, и других поровну.

АНАЛИЗИРУЮЩЕЕ СКРЕЩИВАНИЕ

О генотипе организма, проявляющего рецессивный признак, можно судить по его фенотипу. Ведь если этот организм был бы гетерозиготным, то у него должен появиться доминантный признак. Следовательно, если проявляется рецессивный признак, организм обязательно должен быть гомозиготным по рецессивному гену. Поясним примером. Из опыта известно, что у кроликов черная окраска (ген А) доминирует над белой (а). Если кролик имеет белую окраску, то естественно, что хотя бы один из аллельных генов той же пары, которая кодирует окраску шерсти, должен быть а. Другой же ген этой пары не может быть А, ибо в таком случае кролик был бы черным. Следовательно, и второй ген в этой паре — а, т. е. генотип белого кролика в отношении окраски — аа.

Другое дело — особи, несущие доминантные признаки. Гомозиготная и гетерозиготная особи, несущие доминантные признаки, по фенотипу не отличимы. Например, если кролик имеет черную окраску, то по фенотипу невозможно определить его генотип. Он может быть как гомозиготным, так и гетерозиготным. Для определения генотипа ставят анализирующее скрещивание и узнают генотип интересующей особи по потомству. Анализирующее скрещивание заключается в том, что особь, генотип которой неясен, но должен быть выяснен, скрещивается с рецессивной формой. Если от такого скрещивания все потомство окажется однородным, значит анализируемая особь гомозиготна, если же произойдет расщепление, то она гетерозиготна. Сказанное поясним схемами:

1. Р АА × аа
гаметы А а
 F₁ Аа

2. Р Аа × аа
гаметы А, а а
 F₁ Аа, аа

Как видно из схемы, при анализирующем скрещивании потомство гетерозиготной особи дает расщепление в отношении 1 : 1.

Определение генотипов имеет большое значение при селекционной работе в животноводстве и растениеводстве.

НЕПОЛНОЕ ДОМИНИРОВАНИЕ

В своих опытах Мендель имел дело с примерами полного доминирования, поэтому гетерозиготные особи в его опытах оказались не отличимы от доминантных гомозигот. Но в природе наряду с полным доминированием часто бывает неполное доминирование. Так, у душистого горошка известны две расы: с красными и белыми цветами. Гибриды, полученные от скрещивания этих рас, имеют промежуточную розовую окраску. Во втором поколении расщепление по фенотипу соответствует расщеплению и по генотипу, т. е. происходит в отношении 1 красный : 2 розовых : 1 белый (см. таблицу I на вклейке, рис. Б).

У андалузских кур бывает черная и белая окраска перьев, а их гибриды имеют голубую окраску. При скрещивании крупного рогатого скота красной масти с белыми животными гибриды получают чалой масти, т. е. у них часть волос белых, а часть красных, перемешанных более или менее равномерно.

Свойством неполного доминирования обладает ряд генов, вызывающих наследственные аномалии и болезни человека. Так, например, наследуется серповидноклеточная анемия (о ней подробнее будет сказано ниже) и атаксия Фредрейха, характеризующаяся прогрессирующей потерей координации произвольных движений.

ОТКЛОНЕНИЯ ОТ ОЖИДАЕМОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С ЛЕТАЛЬНЫМИ ГЕНАМИ

В ряде случаев расщепление во втором поколении отличается от ожидаемого в связи с тем, что зиготы, содержащие определенные генотипы, оказываются нежизнеспособными. Так, при скрещивании желтых мышей с черными в потомстве появляются желтые и черные индивиды в отношении 1 : 1. При скрещивании черных между собой все потомство только черное, а при скрещивании желтых в первом поколении отмечается расщепление в отношении 2 желтые : 1 черная. Такое странное наследование желтой окраски объясняется тем, что она обусловлена доминантным геном, но проявляющим себя только в гетерозиготном состоянии. Все гомозиготные доминантные особи погибают еще в эмбриональном состоянии. Если обозначить ген желтой окраски через А, то ген черной окраски будет а. В таком случае скрещивание двух желтых мышей следует записать так:

$$\begin{array}{rcccl}
 & P & & Aa & \times & Aa \\
 & \text{гаметы} & & A, a & & A, a \\
 & F_1 & AA: & Aa, Aa: & aa \\
 & & \text{гибнут:} & \text{желтые:} & \text{черные}
 \end{array}$$

Упомянутые выше скрещивания желтых и черной мышей происходят по типу анализирующего скрещивания, поэтому и получается расщепление 1 : 1.

Этот же тип наследования характерен для серых каракульских овец, у которых при скрещивании наблюдается расщепление в отношении 2 : 1. Оказалось, что ягнята, гомозиготные по доминантному гену серой окраски, гибнут из-за недоразвития пищеварительной системы. Не исключена возможность существования аналогичных генов и у человека.

ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Дигибридное скрещивание как пример полигибридного скрещивания

При полигибридном скрещивании родительские организмы отличаются по нескольким признакам. Примером полигибридного скрещивания может служить дигибридное, при котором родительские организмы отличаются по двум признакам. Например, могут быть взяты в скрещивание два сорта гороха с неодинаковой окраской и различной формой семян (см. табл. II на вклейке). Первое поколение гибридов в этом случае оказывается однородным, проявляются только оба доминантных признака, причем доминирование не зависит от того, как признаки были распределены у родителей. Например, если у одного из родителей имелись желтые и гладкие семена, а у другого — зеленые и морщинистые, то все потомки окажутся сходными с первым из родителей. Но если сочетание признаков у родителей было иным, например зеленые и гладкие семена в одном случае, а желтые и морщинистые — в другом, то у гибридов проявится один признак от одного, а другой — от другого из родителей. Однако фактически в обоих случаях имеется одна и та же закономерность — проявление доминирования у гетерозиготных форм.

Схематически оба скрещивания можно записать так:

1.	P	AABB	×	aabb	2.	P	AAbb	×	aaBB
	гаметы P	AB		ab		гаметы P	Ab		aB
	F ₁			AaBb		F ₁			AaBb

Изучая закономерности наследования, Мендель провел скрещивание особей первого поколения, гетерозиготных по двум признакам. Так, при скрещивании растений первого гибридного поколения, имеющих желтые и гладкие семена, во втором поколении было обнаружено расщепление: желтых гладких семян оказалось 315, желтых морщинистых — 101, зеленых гладких — 108, зеленых морщинистых — 32. Проанализировав характер расщепления, Мендель сделал вывод, что при скрещивании особей, гетерозиготных по двум признакам, т. е. дигетерозиготных гибридов первого поколения, во втором поколении получается расщепление в отношении 9 : 3 : 3 : 1.

ПРАВИЛО НЕЗАВИСИМОГО КОМБИНИРОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ

Изучая расщепление при дигибридном скрещивании, Мендель обратил внимание на важное обстоятельство. В опыт в качестве исходных форм были взяты растения с семенами желтыми гладкими (AB) и зелеными морщинистыми (ab), а во втором поколении появились не только такие сочетания признаков, как у исходных форм, но и новые комбинации: желтые морщинистые (Ab) и зеленые гладкие (aB). Из этого наблюдения Мендель сделал вывод, что форма семян наследуется независимо от окраски. Эта закономерность получила название третьего правила Менделя, или правила независимого комбинирования признаков.

Третье правило Менделя формулируется следующим образом: *при скрещивании гомозиготных особей, отличающихся двумя (или более)*

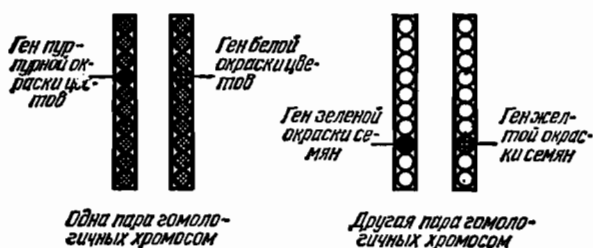


Рис. 44. Схема двух пар хромосом у дигетерозиготной особи (оригинал).

парами альтернативных признаков, во втором поколении (F_2) отмечается независимое комбинирование признаков, в результате чего появляются гибридные формы, несущие признаки в сочетаниях, не свойственных родительским и прародительским особям.

Объяснение этой закономерности заключается в том, что каждая пара признаков, а следовательно, и каждая пара аллельных генов, распределяется у гибридов независимо от другой пары, поэтому гены из различных пар могут комбинироваться в любых сочетаниях. Так, в нашем примере у дигетерозиготной особи ($AaBb$) при формировании гамет ген A может оказаться в одной гамете как с геном B , так и с геном b . Точно так же и ген a может быть в одной гамете либо с геном B , либо с геном b . Следовательно, у дигетерозиготной особи образуются четыре возможные комбинации генов в гаметах: AB, Ab, aB, ab . Всех сортов гамет будет поровну. Несложно объяснить это поведением хромосом при мейозе. Для простоты возьмем гипотетический организм, имеющий всего две пары хромосом (рис. 44). Назовем их первой и второй парой. Если этот организм гетерозиготен по двум генам, то, следовательно, одна из хромосом первой пары будет нести в себе ген A , другая — ген a ; во второй паре хромосом одна из них несет ген B , другая — ген b . После мейоза каждая гамета имеет по одной хромосоме из каждой гомологичной пары. Негомологичные хромосомы при мейозе могут комбинироваться в любых сочетаниях, поэтому хромосома, имеющая ген A , с одинаковым успехом может отойти в гамету как с хромосомой, содержащей ген B , так и с хромосомой, содержащей ген b . Точно так же хромосома, содержащая ген a , может комбинироваться как с хромосомой, имеющей ген B , так и с хромосомой, содержащей ген b . Из сказанного с очевидностью вытекает, что дигетерозиготная особь образует 4 сорта гамет. Естественно, что при скрещивании этих гетерозиготных особей любая из четырех гамет одного родителя может быть оплодотворена любой из четырех гамет, образуемых другим родителем, т. е. возможно 16 комбинаций.

F_1 $AaBb \times AaBb$
Гаметы $AB, Ab, aB, ab; AB, Ab, aB, ab$.

Гаметы ♀ \ ♂	AB	Ab	aB	ab
AB	$AA BB$	$AA Bb$	$Aa BB$	$Aa Bb$
Ab	$AA Bb$	$AA bb$	$Aa Bb$	$Aa bb$
aB	$Aa BB$	$Aa Bb$	$aa BB$	$aa Bb$
ab	$Aa Bb$	$Aa bb$	$aa Bb$	$aabb$

Рис. 45. Схема построения решетки Пеннета при дигибридном скрещивании.

При подсчете фенотипов, записанных на решетке Пеннета, оказывается, что из 16 возможных комбинаций во втором поколении 9 имеют два доминантных признака (AB), 3 — первый признак доминантный, второй — рецессивный (Ab), еще 3 — первый признак рецессивный, второй — доминантный (aB) и, наконец, одна — оба рецессивных признака (ab). Произошло расщепление в отношении 9 : 3 : 3 : 1 (см. рис. 45).

Если при дигибридном скрещивании во втором поколении последовательно провести подсчет полученных особей по каждому признаку отдельно, то результат получится, как при моногибридном скрещивании, т. е. в отношении 3 : 1.

В нашем примере (см. табл. II на вклейке), если проследить расщепление семян по окраске, то получается: желтых — 12/16, зеленых — 4/16;

если вести анализ лишь по форме семян, то окажется гладких 12/16, морщинистых — 4/16, т. е. известное отношение 3 : 1.

Если при скрещивании прослеживается более двух альтернативных признаков, то число ожидаемых комбинаций увеличивается. При тригибридном скрещивании гетерозиготы образуют по 8 типов гамет, дающих 64 сочетания. Если все возможные комбинации выписать в виде решетки Пеннета, а затем подсчитать, то получится отношение 27 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1.

В более общей форме следует сказать, что расщепление происходит по формуле $(3+1)^n$, где n — число пар признаков, взятых для скрещивания.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ

Развитие любых признаков у организмов является, по-видимому, следствием сложных взаимодействий между генами. Эти взаимодействия могут быть представлены в виде следующей схемы:

Взаимодействие между генами	из одной аллели	- неполное доминирование - доминирование - сверхдоминирование
	из различных аллелей	- комплементарное действие - эпистаз - полимерия

Доминирование проявляется в тех случаях, когда один аллельный ген полностью скрывает действие другого. Однако, по-видимому, чаще всего действие рецессивного гена как-то сказывается и обычно приходится встречаться с различной степенью неполного доминирования.

Сверхдоминирование заключается в том, что у доминантного гена в гетерозиготном состоянии иногда отмечается даже более сильное проявление, чем в гомозиготном. Так, у дрозофилы известна рецессивная летальная мутация, гетерозиготы по которой обладают большей жизнеспособностью, чем гомозиготные мухи дикого типа.

Сложные взаимоотношения возникают между генами, относящимися к различным аллелям.

Примером комплементарного действия генов может служить скрещивание двух рас душистого горошка, имеющих белые цветы: гибриды первого поколения оказались не белыми, а красно-фиолетовыми, во втором же поколении обнаружилось опять-таки неожиданное расщепление в отношении 9 : 7. Генетический анализ показал, что окраска цветов душистого горошка зависит от двух комплементарных (от лат. complementum — средства пополнения) или взаимодополняющих генов. Каждый из них доминантен, но в отсутствии другого гена действия не проявляется. Генотип одной расы горошка с белыми цветами был AAbb, другой — aaBB. При скрещивании их гибриды имели генотипы AaBb и окраска проявилась. Во втором поколении все растения с обоими доминантными генами оказываются окрашенными, но растения, имеющие лишь один из доминантных генов, равно как и имеющие только рецессивные гены, оказываются однотипными, бесцветными.

Своеобразный результат обнаружился при скрещивании черных и белых мышей. Все особи первого поколения были серыми, а во втором поколении расщепление соответствовало отношениям 9 : 3 : 4. Выяснено, что окраска шерсти у мышей также контролируется двумя комплементарными генами. Но здесь в отличие от предыдущего примера один из генов (A) может проявиться без другого, второй же (B) проявляется лишь в присутствии первого. Доминантный ген A необходим для развития пигмента, а в его отсутствие (aa) пигмент не развивается и животные оказываются альбиносами. Доминантный ген B обеспечивает отложение пигмента в волосе в форме желтых и черных колец, вследствие чего волосы приобретают серую окраску у животных, рецессивных по этому

гену (bb), но при наличии доминантного гена А пигмент в волосах откладывается равномерно и они приобретают черную окраску.

Альбиносы, взятые в опыт, были гомозиготами по рецессивному гену окраски и по доминантному гену зонального распределения пигментов

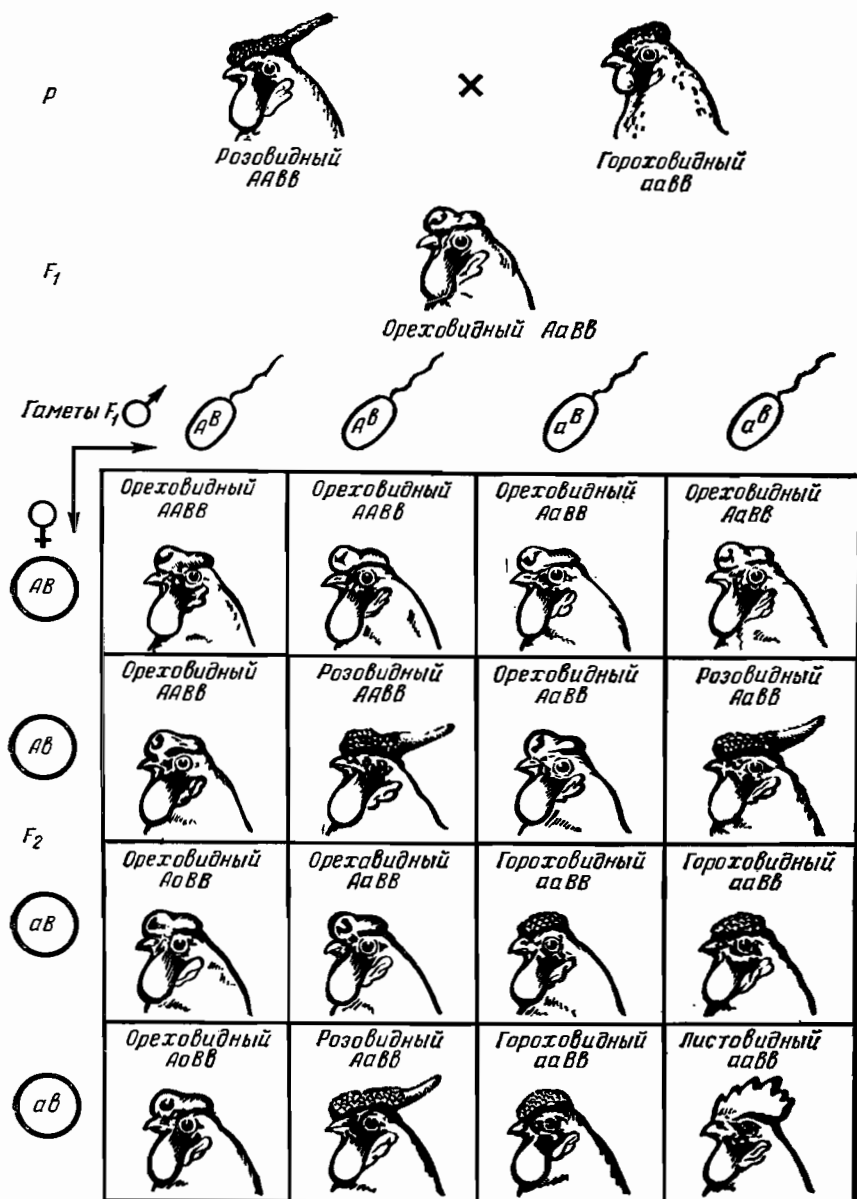


Рис. 46. Комплементарное действие генов. Наследование формы гребня у кур при взаимодействии двух пар генов.

($aaBB$). Черные мыши были гомозиготны по доминантному гену окраски и рецессивному гену зонального распределения пигментов ($AA\bar{b}\bar{b}$). Мыши в F_1 имели генетическую конституцию $AaBb$ и приобрели серую окраску.

Для выяснения отмеченной закономерности генотипы мышей из F_2 рекомендуется выписать на решетку и убедиться, что особей, обладающих двумя доминантными генами (AB), окажется 9/16 (они все имеют серую

окраску), особей, имеющих первый ген доминантный, а второй — рецессивный (Ab), — $3/16$ (черные). Наконец, получившие первый ген рецессивный и второй — доминантный (aB), так же как и два рецессивных гена (ab), составят $3/16 + 1/16$, т. е. $4/16$ (белые). Аналогичные случаи встречаются у многих видов животных и растений.

Каждый из доминантных комплементарных генов может иметь свое самостоятельное, не зависящее от другого, проявление, но в комплементарном сочетании они дают новый признак. Классический пример в этом отношении представляет собой наследование формы гребней у кур (рис. 46).

Ген розовидной формы гребня (A) доминирует над геном листовидного гребня (a). Но и ген гороховидного (B) гребня также доминирует над геном листовидного (b) гребня. Поэтому листовидный гребень оказывается только у птиц, являющихся рецессивными по обоим генам (aabb). Петух с гороховидным гребнем может быть aaBB или aaBb, а петух с розовидным гребнем — AAbb или Aabb. При скрещивании гомозиготных птиц, имеющих гороховидный и розовидный гребни (AAbb × aaBB), у гибридов образуется ореховидная форма гребня, а у особей F_2 имеет место расщепление в отношении $9 : 3 : 3 : 1$, т. е. 9 птиц с ореховидным гребнем, 3 — с гороховидным, 3 — с розовидным и 1 — с листовидным.

Взаимодействие между генами, противоположное комплементарному, получило название эпистаза. Под эпистазом понимают подавление неаллельным геном действия другого гена. Например, у кур ген C обуславливает развитие пигмента, но ген I является его супрессором, «подавителем». В результате этого куры, даже имеющие в генотипе доминантный ген окраски, в присутствии супрессора оказываются белыми. Следовательно, особи с генотипом I—C—белые, а с генотипом iiCC и iiCc — окрашенные¹. Таким образом, генотип белой окраски у кур может быть обусловлен, с одной стороны, отсутствием гена, вызывающего образование пигмента (iicc), с другой — наличием гена — подавителя окраски (I). Из сказанного вытекает, что если скрестить двух белых птиц с гомозиготными генотипами, но одну доминантную (IICC), а другую рецессивную (iicc), все F_1 окажутся тоже белыми, но в F_2 произойдет расщепление в отношении $13 : 3$. Из 16 птиц 3 будут окрашенные, т. е. ими будут те, которые имеют ген-супрессор в рецессиве и доминантный ген окраски (iiCC и iiCc). Два класса фенотипов $9 + 3$ оказываются белыми, так как в них присутствует доминантный ген-супрессор; кроме того, полный рецессив оказывается белым вследствие отсутствия доминантного гена пигментации. Понятно, что сходный фенотип трех классов ($9 + 3 + 1$) привел к необычному расщеплению в отношении $13 : 3$ (рис. 47). Обнаружено много примеров комплементарного и эпистатического действия генов у микроорганизмов, растений, животных и человека. В основе взаимодействия генов лежат биохимические связи между теми белками (ферментами), которые кодируются комплементарными или эпистатическими генами.

П о л и м е р и я. Различные гены могут оказывать действие на один и тот же признак, усиливая его проявление. Такие гены получили название однозначных, или полимерных. Поскольку от таких генов зависит один и тот же признак, принято их обозначать одной и той же буквой латинского алфавита с указанием индекса для разных неаллельных пар, например: S_1S_1 и s_1s_1 ; S_2S_2 и s_2s_2 ; S_3S_3 и s_3s_3 и т. д.

Полимерные факторы были открыты шведским генетиком Нильсоном-Эле в 1908 г. при исследовании наследственности окраски семян у пшениц. Оказалось, что этот признак зависит от двух однозначных факторов,

¹ Здесь, как и в некоторых генотипических формулах, помещенных ниже, показан лишь один — доминантный ген, а вместо второго гена той же аллельной пары оставлен пробел, в тех случаях, когда по этому гену особь может быть как гомозиготной, так и гетерозиготной.

поэтому при скрещивании гомозиготной окрашенной формы ($A_1A_1A_2A_2$) с неокрашенной ($a_1a_1a_2a_2$) в F_1 все растения дадут окрашенные семена, хотя они заметно светлее, чем родительский экземпляр, имевший красные семена. В F_2 обнаружится расщепление в отношении 15 : 1, так как бесцветными являются лишь полностью рецессивные формы ($a_1a_1a_2a_2$).

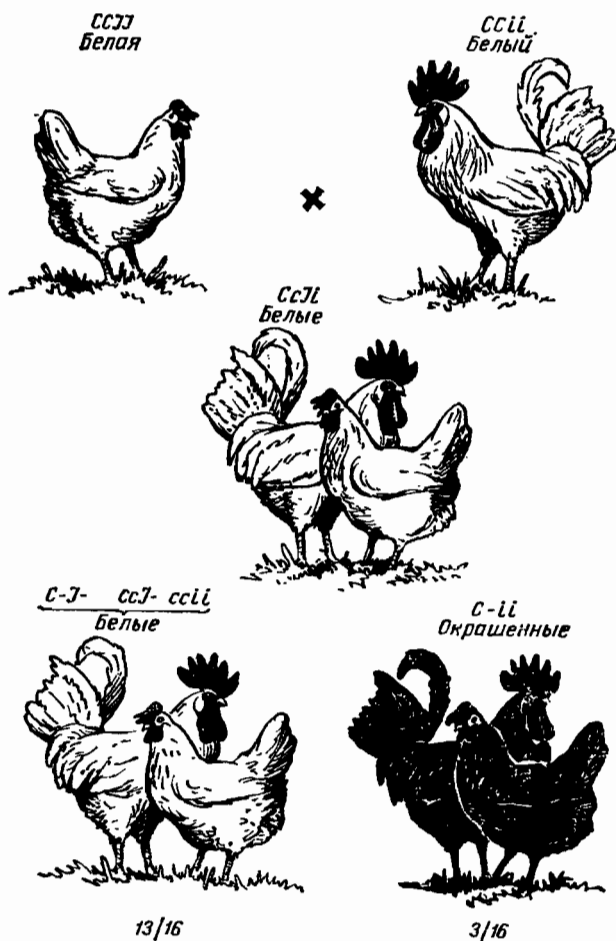


Рис. 47. Эпистаз. Наследование окраски у кур при взаимодействии двух пар генов.

Ген I — подавляет окраску; i не подавляет ее; C — наличие пигмента; c — отсутствие пигмента.

У пигментированных экземпляров интенсивность окраски сильно варьирует в зависимости от числа полученных ими доминантных генов (рис. 48).

Позже Нильсон-Эле обнаружил такие расы пшениц, у которых цвет семян обусловлен тремя парами однозначных факторов. В таком случае в F_2 расщепление возникает в отношении 63 : 1.

Вскоре было установлено, что полимерными факторами определяются практически все хозяйственно ценные признаки домашних животных и культурных растений: интенсивность роста, скороспелость, яйценоскость кур, количество молока и его жирность, содержание витаминов в плодах и т. д.

Несомненно многие морфологические, физиологические и патологические особенности человека наследуются по принципу полимерии. Пигмент-

тация кожи у человека, возможно, определяется лишь двумя однозначными факторами. Так, мулаты, т. е. потомки от браков между неграми (гомозиготными по обоим доминантным полимерным генам $S_1S_1S_2S_2$)

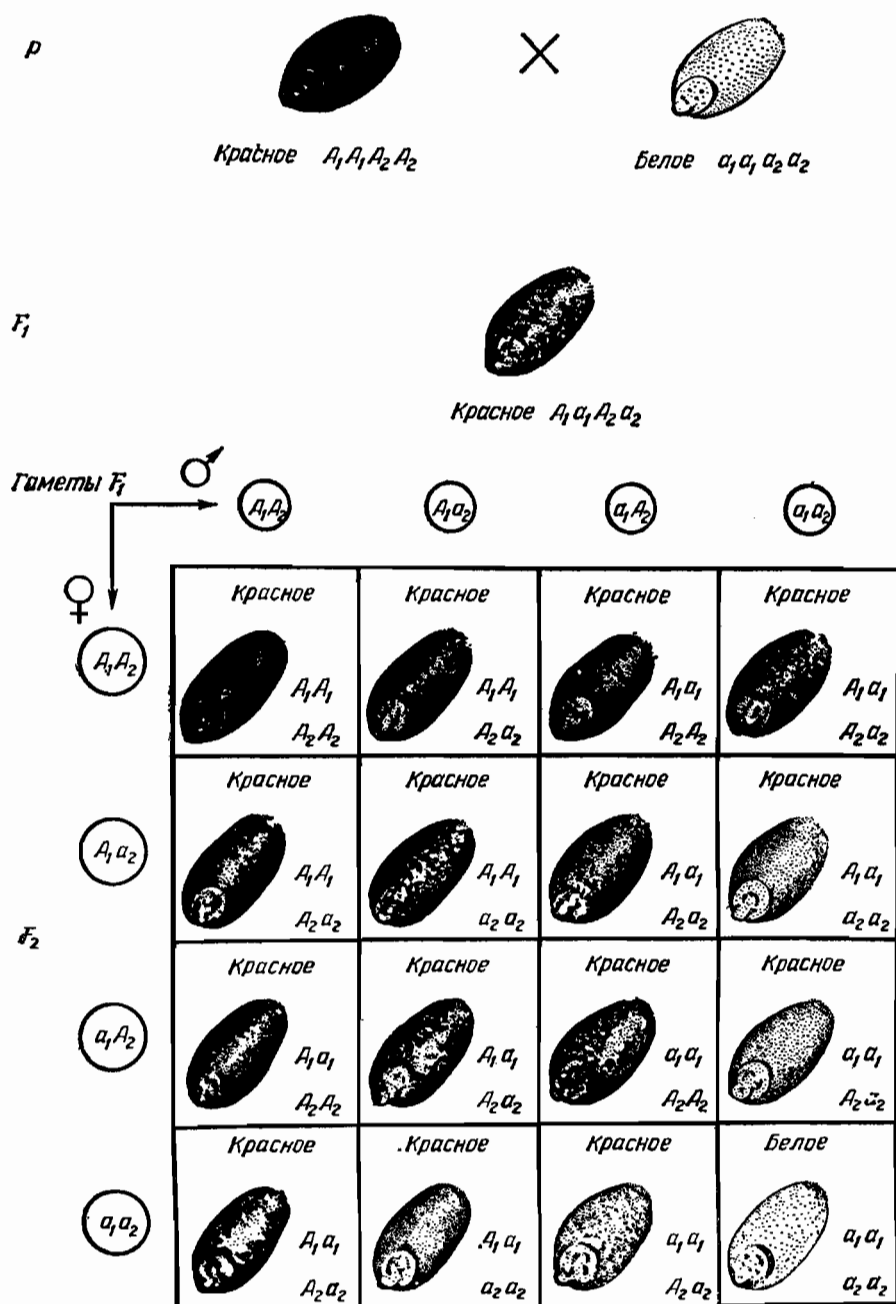


Рис. 48. Полимерия. Наследование окраски семян при взаимодействии двух пар однозначных генов.

и европейцами (гомозиготными по обоим рецессивным генам $s_1s_1s_2s_2$), имеют промежуточную пигментацию кожи, т. е. их генотип $S_1s_1S_2s_2$. В браках между мулатами происходит расщепление; при этом могут появиться дети с такой же темной кожей, как у негров (в $1/16$ случаев), и такие же светлокжие, как европейцы (тоже в $1/16$ случаев).

Зависимость нескольких признаков от одного гена носит название **плеiotропии** (от греч. *pleios* — полный, *tropos* — способ).

Обнаружено, что у овса окраска чешуи и длина остии семян определяется одним геном. У мухи-дрозофилы ген белой окраски глаз одновременно оказывает действие на цвет тела и внутренних органов, длину крыльев, строение полового аппарата, снижает плодовитость, уменьшает продолжительность жизни.

У человека аномалия, известная под названием «паучьи пальцы» (они очень длинные и тонкие), обусловлена геном, с которым связаны также нарушения в строении хрусталика глаза.

Надо полагать, что каждый ген оказывает какое-то основное действие, но, обладая **плеiotропностью**, изменяет, модифицирует проявление других генов, в связи с чем и введено понятие о генах-модификаторах. Последние усиливают или ослабляют развитие признаков, кодируемых

«основным» геном. Возможно, что каждый ген является одновременно геном основного действия для «своего» признака и модификатором для других признаков. Таким образом, фенотипическое проявление признаков — результат взаимодействия генов всего генотипа.

МНОЖЕСТВЕННЫЕ АЛЛЕЛИ. НАСЛЕДОВАНИЕ ГРУПП КРОВИ У ЧЕЛОВЕКА

Иногда к числу аллельных может относиться не два, а большее число генов. Они получили название **множественных аллелей**. Возникают множественные аллели в результате многократного мутирования одного и того же локуса в хромосоме. Так, кроме основных доминантного и рецессивного аллельных генов, между ними возникают промежуточные, которые по отношению к доминантному ведут себя как рецессивные, а по отношению к рецессивному — как доминантные гены.

У кроликов сплошная черная окраска обусловлена доминантным геном A , гомозиготные рецессивные формы (aa) белые. Но в этом же локусе есть еще два гена — шиншилловой (a^{ch}) и гималайской (a^h) окраски. Шиншилловые кролики имеют сплошную серую масть. У гималайских кроликов основная масть бе-



Рис. 49. Множественные аллели у кроликов.

A — альбинос; B — гималайский; B — темная окраска.

лая, но кончики ушей, хвоста, ног и носа окрашены (рис.49).

При скрещивании гималайских кроликов с белыми ген гималайской окраски ведет себя по отношению к гену белой окраски как доминантный, следовательно, животные с гималайской окраской могут быть двух генотипов: a^ha^h (гомозиготные) и a^ha (гетерозиготные). Но при скрещивании гомозиготного гималайского кролика с шиншилловым ген гималай-

ской окраски оказывается рецессивным, точно так же ген шиншилловой окраски проявляет доминантность в отношении не только гималайской, но и белой окраски. Следовательно, шиншилловый кролик может быть трех генотипов: $a^{ch}a^{ch}$; $a^{ch}a^h$; a^ha^h . Черная окраска доминирует над всеми другими генами по этой серии множественных аллелей, отсюда черной окраске могут соответствовать четыре генотипа: AA, Aa^{ch} , Aa^h , Aa.

Вся серия аллелей может быть записана в виде ряда:

черный > шиншилла > гималайский > белый

или в виде символов:

$$A > a^{ch} > a^h > a.$$

Наследование групп крови у человека подчиняется той же закономерности. Несколько упрощая фактическое положение вещей, можно сказать, что четыре группы

крови человека определяются антигенами А и В. Если ни одного из них нет, то у человека первая (нулевая) группа крови. Присутствие антигена А дает вторую группу, антигена В — третью, совместное их присутствие обуславливает развитие четвертой группы. Сделано предположение, что нулевая группа зависит от рецессивного гена, обозначаемого через i , над ним доминирует как ген I^A , дающий вторую группу, так и ген I^B , дающий третью группу. Гены I^A и I^B вместе дают четвертую группу крови.

Первая группа крови бывает лишь при генотипе ii , вторая — при генотипах $I^A I^A$ и $I^A i$, третья — при генотипах $I^B I^B$ и $I^B i$, четвертая — при генотипе $I^A I^B$.

Принцип наследования групп крови используется при спорных случаях в судебной экспертизе, с целью исключения отцовства. При этом необходимо помнить следующее: по группам крови нельзя установить, что данный мужчина является отцом ребенка, возможно лишь сказать, мог ли он быть отцом данного ребенка или отцовство исключено (табл. 4).

Таблица 4

Исключение отцовства на основании определения групп крови

Группа крови ребенка	Группа крови матери	Группы крови, возможные для отца	Группы крови, невозможные для отца
0	0	0, А, В	АВ
0	А	0, А, В	АВ
0	В	0, А, В	АВ
А	0	А, АВ	0, В
А	А	0, А, В, АВ	—
В	В	0, А, В, АВ	—
А	В	А, АВ	0, В
В	А	В, АВ	0, А
В	0	В, АВ	0, А
АВ	А	В, АВ	0, А
АВ	В	А, АВ	0, В
АВ	АВ	А, В, АВ	0

ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Правила постоянства числа, парности, индивидуальности и непрерывности хромосом, сложное поведение хромосом при митозе и мейозе давно убедили исследователей в том, что хромосомы играют большую биологическую роль и имеют прямое отношение к передаче наследственных свойств. В предыдущих разделах уже были даны цитологические объяснения закономерностей наследования, открытых Менделем.

Новые доказательства роли хромосом в передаче наследственной информации были получены в результате обнаружения как хромосомного определения пола, так и групп сцепленного наследования признаков, соответствующих числу хромосом, наконец, благодаря построению генетических карт хромосом.

ХРОСОМОСНОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА

Одним из первых и веских доказательств роли хромосом в явлениях наследственности явилось открытие закономерности, согласно которой пол наследуется как менделирующий признак.

Известно, что хромосомы, составляющие одну гомологичную пару, совершенно подобны друг другу, но это справедливо лишь в отношении аутосом. Половые хромосомы или гетерохромосомы могут сильно различаться между собой как по морфологии, так и по заключенной в них генетической информации. Сочетание половых хромосом в зиготе определяет пол будущего организма. Большую из хромосом этой пары принято называть X (икс)-хромосомой, меньшую — Y (игрек)-хромосомой. У некоторых животных Y-хромосома может отсутствовать.

У всех млекопитающих, в том числе и у человека, у дрозофилы и у многих других видов животных, женские особи в соматических клетках имеют две X-хромосомы, а мужские — X и Y-хромосомы. У этих организмов все яйцевые клетки содержат X-хромосомы, и в этом отношении все одинаковы. Сперматозоиды у них образуются двух типов: одни содержат X-хромосому, другие Y-хромосому, поэтому при оплодотворении возможны две комбинации:

1. Яйцеклетка, содержащая X-хромосому, оплодотворяется сперматозоидом тоже с X-хромосомой. В зиготе встречаются две X-хромосомы; из такой зиготы развивается женская особь.

2. Яйцеклетка, содержащая X-хромосому, оплодотворяется сперматозоидом, несущим Y-хромосому. В зиготе оказывается сочетание X- и Y-хромосомы; из такой зиготы развивается мужской организм.

Таким образом, сочетание половых хромосом в зиготе, а следовательно, и развитие пола у человека, млекопитающих и дрозофилы зависит от того, каким сперматозоидом будет оплодотворено яйцо (см. схему).

Схема наследования пола

♀ XX	×	♂ XY
гаметы X		X, Y
зиготы	XX, XY	

Отношение числа особей женского пола (XX) к числу особей мужского пола (XY), как 1 : 1.

Сперматозоидов с X-хромосомой и с Y-хромосомой примерно одинаковое число, поэтому особей обоего пола рождается приблизительно поровну.

Аналогичным образом определяется пол у ряда насекомых, у которых женский пол имеет также две половые хромосомы (цитогенетическая формула женского пола XX), а мужской — только одну половую хромосому (цитогенетическая формула X0). В таком случае, как и в предыдущем, все яйцевые клетки однотипны, с X-хромосомой, а сперматозоиды двух типов:

- 1) с X-хромосомой,
- 2) без половой хромосомы.

У птиц, бабочек, ручейников и некоторых других животных женские особи имеют разные половые хромосомы, а мужские — одинаковые. Так, у петуха в соматических клетках содержатся две X-хромосомы (их часто называют Z-хромосомами) и все сперматозоиды его одинаковы. Курица же наряду с X-хромосомой несет и Y-хромосому (которую здесь называют W-хромосомой) и дает яйца двух типов («на курочек» с W-хромосомой и «на петушков» с Z-хромосомой).

Пол, имеющий обе одинаковые половые хромосомы (XX и ZZ), называется гомогаметным, так как он дает все гаметы одинаковые, а пол с различными половыми хромосомами (XY или ZW), образующий два типа гамет, называется гетерогаметным. У человека, млеко-

питающих, дрозиды гомогаметный пол женский, гетерогаметный — мужской. У птиц и бабочек наоборот: гомогаметный — мужской, гетерогаметный — женский.

У двудомных растений также обнаружены половые хромосомы.

У пчел особи женского пола (матки и рабочие) развиваются из оплодотворенных яиц, т. е. имеющих диплоидный набор хромосом, а особи мужского пола (трутни) — из неоплодотворенных, т. е. имеющих гаплоидный набор. В соматических клетках трутней восстанавливается диплоидный набор хромосом.

В настоящее время установлено, что у всех организмов пол определяется наследственными факторами, но у ряда организмов реализация этих наследственных факторов зависит от условий среды. Например, у червя бонеллии самка имеет величину сливы с длинным (до 1 м) хоботом, самцы же микроскопических размеров. Самцы ведут паразитический образ жизни на теле самки. Из яйца бонеллии развиваются личинки, которые с одинаковым успехом могут стать как самцами, так и самками. Если личинка сядет на хобот к самке, то под действием каких-то гормонов, выделяемых самкой, она превращается в самца, но если личинка не встретится взрослая самка, она сама превратится в самку.

У некоторых рыб внешние факторы также оказывают заметное влияние на определение пола.

НАСЛЕДОВАНИЕ, СЦЕПЛЕННОЕ С ПОЛОМ

Признаки, наследуемые через половые (X и Y) хромосомы, получили название сцепленных с полом.

У человека известно немного морфологических признаков, наследуемых через Y-хромосому. К их числу относится, например, волосатость ушей. Наоборот, через X-хромосому у человека и животных наследуются многие признаки. Признаки, наследуемые через Y-хромосому, проявляются только у лиц мужского пола, а наследуемые через X-хромосому могут проявляться как у одного, так и у другого пола.

Поскольку у особей мужского пола только одна X-хромосома, то все локализованные в ней гены, даже рецессивные, сразу же проявляются в фенотипе. Особь женского пола может быть как гомо-, так и гетерозиготной по генам, локализованным в X-хромосоме, и рецессивные гены у нее проявляются только в гомозиготном состоянии.

Когда записывают схему передачи признаков, сцепленных с полом, то в генетических формулах наряду с символами генов записывают и половые хромосомы. Примером генов, сцепленных с полом, у дрозофилы могут служить гены окраски глаз. Ген нормальных темно-красных глаз (W) доминирует над геном белых глаз (w). При скрещивании гомозиготной красноглазой самки ($X^W X^W$) с белоглазым самцом ($X^w Y$) все потомство оказывается красноглазым. Однако при скрещивании белоглазой самки с красноглазым самцом в потомстве красноглазыми будут только самки, а самцы окажутся белоглазыми. Происходит, как говорят, наследование крест на крест: признак передается от отца дочерям, а от матери — сыновьям (см. табл. III на вклейке).

У человека некоторые патологические состояния наследуются сцепленно с полом. К ним относится, например, гемофилия (медленная свертываемость крови, обуславливающая повышенную кровоточивость).

Ген, контролирующий свертываемость крови, и его аллель — ген гемофилии (h) — находятся в X-хромосоме. Ген H доминантен, ген h рецессивен, поэтому, если женщина гетерозиготна по этому гену ($X^H X^h$), гемофилия у нее не проявляется. У мужчины только одна X-хромосома, следовательно, если у него в X-хромосоме находится ген нормальной свертываемости крови (H), то он и проявляется. Если же X-хромосома

мужчины имеет ген гемофилии (h), то мужчина страдает гемофилией: Y-хромосома не имеет противостоящего аллельного гена, определяющего нормальное свертывание крови.

Наследование гемофилии можно изобразить в виде следующих схем.

1. Мать имеет нормальную свертываемость крови и является гомозиготной по этому признаку ($X^H X^H$), отец страдает гемофилией ($X^h Y$).

$$\begin{array}{ccc} P & X^H X^H & \times & X^h Y \\ \text{гаметы} & X^H & & X^h, Y \\ F_1 & X^H X^h, & X^H Y & \end{array}$$

Все дети фенотипически здоровы, но дочери гетерозиготны по гену гемофилии.

2. Мать — носитель гена гемофилии ($X^H X^h$), отец здоров ($X^H Y$):

$$\begin{array}{ccc} P & X^H X^h & \times & X^H Y \\ \text{гаметы} & X^H, X^h & & X^H, Y \\ F_1 & X^H X^H, & X^H X^h, & X^H Y, X^h Y \end{array}$$

В этом случае все дочери фенотипически здоровы, хотя половина из них несет ген h ; среди сыновей половина страдает гемофилией.

Естественно, что рецессивный ген гемофилии в гетерозиготном состоянии может находиться у женщин даже в течение нескольких поколений, пока снова не проявится у кого-либо из лиц мужского пола. Женщина, страдающая гемофилией, может родиться лишь от брака женщины, гетерозиготной по гемофилии, с мужчиной, страдающим гемофилией. Ввиду редкости этого заболевания такое сочетание маловероятно.

Аналогичным образом наследуется дальтонизм, т. е. такая аномалия зрения, когда человек недостаточно различает цвета, чаще всего красный и зеленый. Нормальное цветовосприятие обусловлено доминантным геном, локализованным в X-хромосоме, аллельный ему ген дальтонизма рецессивен. Отсюда понятно, почему дальтонизм гораздо чаще встречается у мужчин, чем у женщин: у мужчины только одна X-хромосома, и если в ней находится рецессивный ген дальтонизма, он обязательно проявляется. У женщины две X-хромосомы, она может быть как гетерозиготной, так и гомозиготной по этому гену, но только в последнем случае она будет страдать дальтонизмом.

СЦЕПЛЕНИЕ ГЕНОВ И КРОССИНГОВЕР

Во всех примерах скрещивания, которые приводились выше, имело место независимое комбинирование генов, относящихся к различным аллельным парам. Оно возможно только потому, что рассматриваемые нами гены локализованы в различных парах хромосом. Однако число генов значительно превосходит число хромосом, следовательно, в каждой хромосоме локализовано много генов, наследующихся совместно. Гены, локализованные в одной хромосоме, называются группой сцепления. Нетрудно догадаться, что у каждого вида организмов число групп сцепления равняется числу пар хромосом, т. е. у мухи-дрозофилы их 4, у гороха — 7, у кукурузы — 10, у томата — 12 и т. д.

Следовательно, установленный Менделем принцип независимого наследования и комбинирования признаков проявляется только тогда, когда гены, определяющие эти признаки, находятся в разных хромосомах (относятся к различным группам сцепления).

Однако оказалось, что гены, находящиеся в одной хромосоме, сцеплены не абсолютно. Во время мейоза, при конъюгации хромосом, гомологичные хромосомы обмениваются частями. Этот процесс получил название кроссинговера, или перекреста. Кроссинговер может произойти в любом участке хромосомы, даже в нескольких местах одной хромосомы. Чем дальше расположены друг от друга локусы в одной хромосо-

ме, тем чаще между ними следует ожидать перекрест и обмен участками.

У дрозофилы гены длины крыльев (нормальные V и короткие v) и окраски тела (серой B и черной b) локализованы в одной паре гомологичных хромосом, т. е. относятся к одной группе сцепления. Если муху, имеющую оба рецессивных гена ($bbvv$), скрестить с гомозиготной доминантной ($BBVV$), то в первом поколении все потомство окажется доминантным гетерозиготным ($BbVv$). Здесь еще нет никакого отличия от обычного дигибридного скрещивания. Чтобы узнать, какие гаметы образует особь первого поколения, следует провести анализирующее скрещивание: скрестить гибридную самку с самцом, рецессивным по обоим генам (т. е. черным короткокрылым).

Если два гена, относящихся к различным аллельным парам, локализованы в разных хромосомах, то у дигетерозиготы следует ожидать образования четырех сортов гамет: 25% гамет BV , 25% Bv , 25% bV и 25% bv . В таком случае при анализирующем скрещивании должно получиться и четыре типа потомков: серые длиннокрылые, серые короткокрылые, черные длиннокрылые и черные короткокрылые, причем всех поровну.

Однако такого расщепления в нашем примере не будет: гены B и V находятся в одной группе сцепления и оба доминантных гена локализованы в одной хромосоме, а оба рецессивных — в другой гомологичной хромосоме, поэтому гены B и V независимо друг от друга комбинироваться не могут. При абсолютном сцеплении обоих генов следует ожидать только два сорта гамет: 50% BV и 50% bv , а при анализирующем скрещивании — половину мух серых длиннокрылых и половину — черных короткокрылых. Но в данном случае и этого не произошло.

Фактически гибридная самка в анализирующем скрещивании дает таких потомков:

41,5% серых длиннокрылых
8,5% черных

41,5% черных короткокрылых
8,5% серых

Преобладание серых длиннокрылых и черных короткокрылых мух указывает на то, что гены BV и bv действительно сцеплены. Особи с таким фенотипом образуются из гамет, где эти хромосомы не подвергались перекресту. Но, с другой стороны, появление серых короткокрылых и черных длиннокрылых говорит о том, что в известном числе случаев происходит разрыв сцепления между генами B и V и генами b и v , это результат обмена частями хромосом.

Обмен участками между гомологичными хромосомами имеет большое значение для эволюции, так как непомерно увеличивает возможности комбинативной изменчивости. Вследствие перекреста в процессе эволюции отбор идет не по целым группам сцепления, а по отдельным генам. Ведь в одной группе сцепления могут находиться гены, кодирующие наряду с полезными и вредные признаки. В результате перекреста полезные для организма гены могут быть отделены от вредных и, следовательно, возникнут более выгодные для существования вида генные комбинации.

ЛИНЕЙНОЕ РАСПОЛОЖЕНИЕ ГЕНОВ. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КАРТЫ

Существование кроссинговера позволило школе Моргана разработать в 1911—1914 гг. принцип построения генетических карт хромосом. В основу этого принципа положено представление о расположении генов по длине хромосомы в линейном порядке. За единицу расстояния между двумя генами условились принимать 1% перекреста между ними.

Допустим, что к одной группе сцепления относятся гены А и В. Между ними обнаружен перекрест в 10%. Следовательно, гены А и В находятся на расстоянии 10 единиц. Допустим далее, что к этой же группе сцепления относится ген С. Чтобы узнать его место в хромосоме, необходимо выяснить, какой процент перекреста он дает с обоими из двух уже известных генов. Например, если с А он дает перекрест 3%, то можно предположить, что ген С находится либо между А и В, либо в противоположной стороне, т. е. А находится между С и В. Если между В и С окажется перекрест в 7%, то на хромосоме их следует расположить в таком порядке, как на верхней схеме рис. 50.

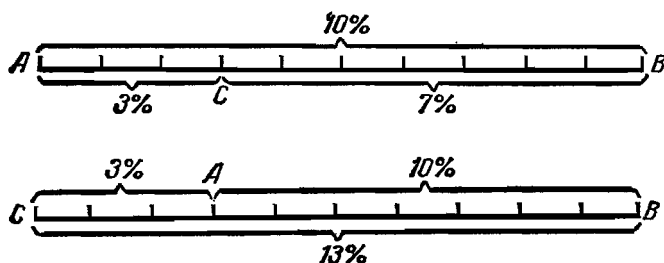


Рис. 50. Схемы принципа построения генетических карт хромосом.

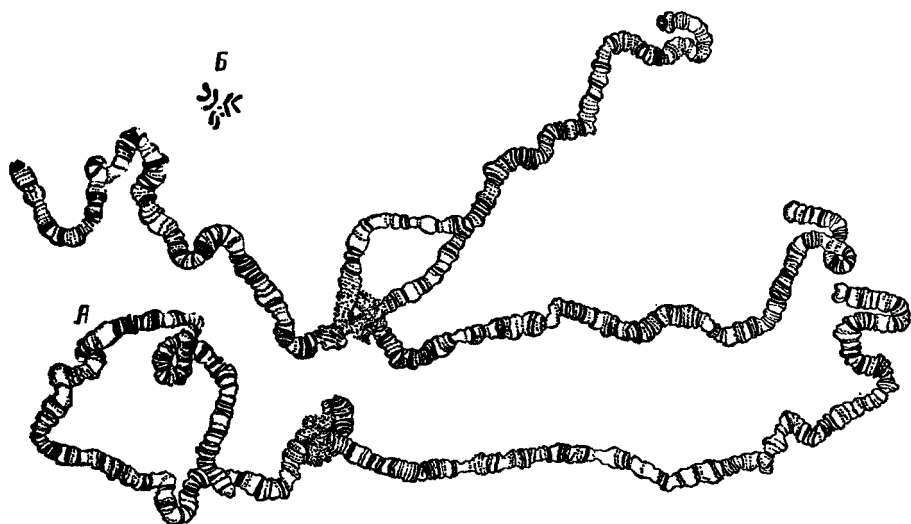


Рис. 51. Гигантские хромосомы (А) из слюнных желез дрозофилы. Для сравнения в том же масштабе изображены хромосомы дрозофилы из других соматических клеток (Б).

Если же между В и С перекрест составит 13%, то расположение генов в хромосоме должно быть, как на нижней схеме рис. 50.

В общей форме эту закономерность можно выразить следующей формулой: если гены А, В, С относятся к одной группе сцепления и расстояние между генами А и В равно k -единицам, а расстояние между В и С — m -единицам, то расстояние между А и С может быть либо $k+m$, либо $k-m$.

Наиболее подробные карты хромосом составлены для мухи-дрозофилы (рис. 50), давно ставшей классическим генетическим объектом. Из растительных объектов сравнительно хорошо в этом отношении изучены кукуруза и томаты, из животных наиболее полно — куры и мыши. Начато составление карт хромосом человека, но из возможных 23 групп сцепления установлено еще только 5.

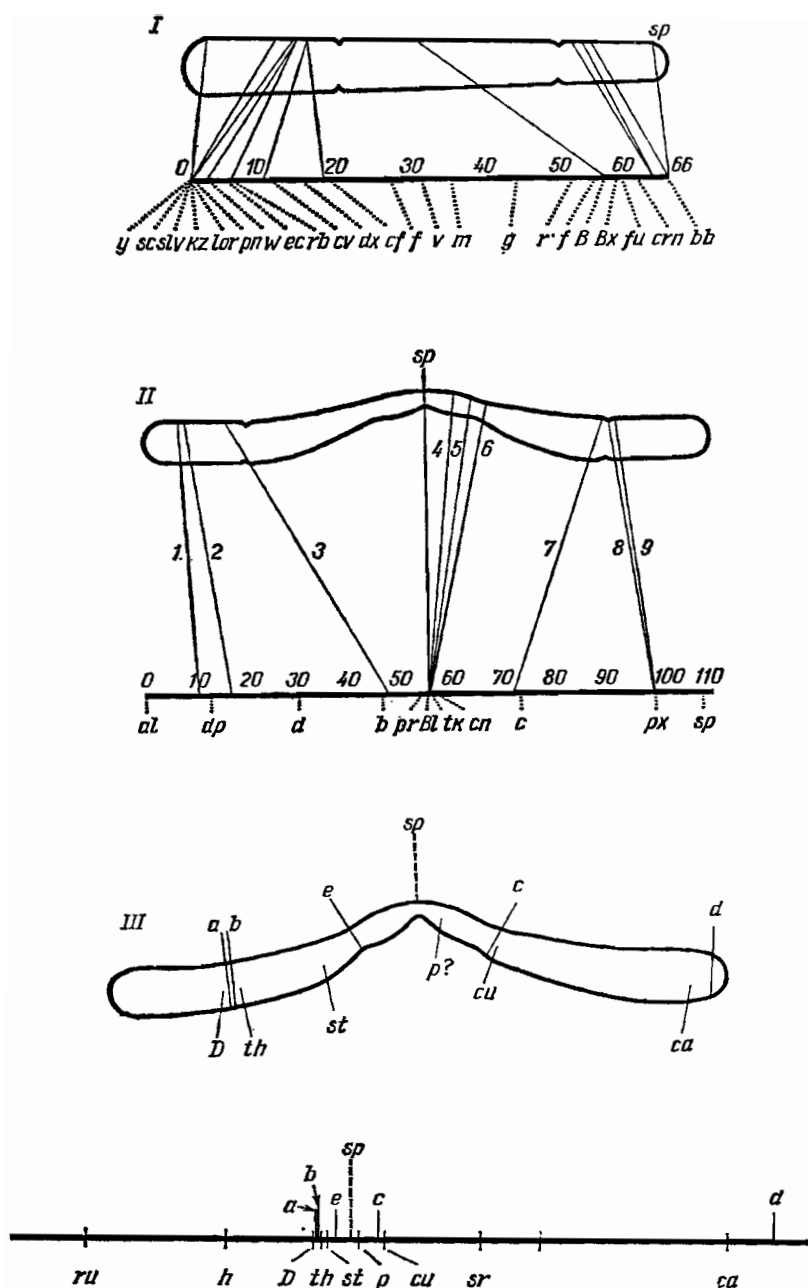


Рис. 52. Сравнение «генетических карт» I, II и III хромосом *Drosophila melanogaster* с «цитологическими картами» этих хромосом в метафазе (*sp* — место прикрепления нитей веретена).

Генетические карты хромосомы строятся на основе гибридологического анализа. Однако найден способ построения и морфологических (цитологических) карт хромосом для дрозофилы. Дело в том, что в клетках слюнных желез личинок мух обнаружены гигантские хромосомы, превышающие размеры хромосом из других клеток в 100—200 раз и содержащие в 1000 раз больше хромонем (рис. 51). Оказалось, что в тех случаях, когда гибридологическим методом обнаруживались какие-либо нарушения наследования, то соответствующие им изменения имели место и в гигантских хромосомах. Так, в результате сопоставления генетических и цитологических данных стало возможным построить цитологические карты хромосомы. Это открытие подтверждает правильность тех принципов, которые были положены в основу построения генетических карт хромосом (рис. 52).

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ХРОМОСОМНОЙ ТЕОРИИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Закономерности, открытые школой Моргана, а затем подтвержденные и углубленные на многочисленных объектах, известны под общим названием хромосомной теории наследственности. Основные положения ее следующие.

1. Гены находятся в хромосомах; каждая хромосома представляет собой группу сцепления генов; число групп сцепления у каждого вида равно числу пар хромосом.

2. Каждый ген в хромосоме занимает определенное место (локус); гены в хромосомах расположены линейно.

3. Между гомологичными хромосомами происходит обмен аллельными генами.

4. Расстояние между генами (локусами) в хромосоме пропорционально числу кроссинговера между ними.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ НА МОЛЕКУЛЯРНОМ УРОВНЕ (МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА)

ОБНАРУЖЕНИЕ ХИМИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ ГЕНА

Хромосомная теория наследственности закрепила за генами роль элементарных наследственных единиц, локализованных в хромосомах. Однако химическая природа гена долго еще оставалась неясной.

В настоящее время установлено, что носителем наследственной информации является ДНК. Первые доказательства этого были получены на микроорганизмах в явлениях трансформации и трансдукции.

Трансформация (от лат. *transformatio* — преобразование) — включение чужеродной ДНК в бактериальную клетку. Трансформация происходит при обработке бактерий мертвыми клетками или экстрактами других штаммов. При этом бактерии приобретают определенные свойства и сохраняют их. Например, при обработке неvirulentного (т. е. не вызывающего заболевания) штамма пневмококков экстрактом ДНК из virulentного штамма он приобретал способность вызывать воспаление легких.

Трансдукция (от лат. *transductio* — перемещение) заключается в том, что вирусы, покидая бактериальные клетки, в которых паразитировали, могут захватывать с собой часть их ДНК и, перемещаясь в новые клетки, передавать новым хозяевам свойства своих прежних хозяев. Так, при инфицировании культур неподвижных бактерий вирусом, размножившим-

ся в клетках подвижной культуры, некоторые из бактерий становятся подвижными. Следовательно, изменение наследственности бактерий при трансдукции достигается благодаря переносу ДНК вирусом от одних бактериальных клеток (как бы доноров) к другим (реципиентам).

Описан перенос генетического материала (ДНК) посредством вирусов (т. е. трансдукция) у насекомых. Непигментированных личинок тутового шелкопряда заражали вирусами, которые до этого паразитировали в окрашенных насекомых. В результате у части потомства, полученного от непигментированных, но зараженных особей, появилась окраска. И в этом случае изменение наследственных свойств было связано с переносом ДНК. Ряд доказательств передачи наследственной информации нуклеиновыми кислотами был приведен уже и в главе о клетке. Там же были изложены сведения о роли ДНК в синтезе белка. Изучение химической структуры ДНК и ее генетических функций, позволяет ныне рассматривать гены как определенные участки нуклеиновой кислоты, характеризующиеся определенной специфической последовательностью нуклеотидов. Расшифровка материальной сущности гена — одно из важных достижений современной биологической науки.

ТОНКАЯ СТРУКТУРА ГЕНА

Раньше считалось, что гены представляют собой часть хромосомы и являются неделимой единицей, обладающей рядом свойств: способностью определять признаки организма; способностью к рекомбинации, т. е. перемещению из одной гомологичной хромосомы в другую при кроссинговере; способностью мутировать, давая новые аллельные гены.

В дальнейшем оказалось, что ген представляет собой сложную систему, в которой указанные особенности не всегда бывают нераздельными.

Первые представления о сложной структуре гена возникли еще в 20-х годах текущего столетия. Советские генетики А. С. Серебровский и Н. П. Дубинин выдвинули предположение, что ген состоит из отдельных «ступенек». В настоящее время это блестяще подтвердилось новыми исследованиями. Установлено, что ген представляет собой часть молекулы ДНК и состоит из сотен пар нуклеотидов. Ген как функциональную единицу американский генетик С. Бензер предложил назвать *цистроном*. Именно цистрон определяет последовательность аминокислот в каждом специфическом белке.

Цистрон в свою очередь подразделяется на предельно малые в линейном измерении единицы — *реконы*, способные к рекомбинации при кроссинговере.

Выделяют, кроме того, понятие *мутон* — наименьшую часть гена, способную к изменению (мутированию).

Размеры рекона и мутона могут равняться одной или несколькими парам нуклеотидов, цистрона — сотням и тысячам нуклеотидов.

Оказалось, что разные функции гена связаны с отрезками цепи ДНК различной величины. Ген оказался сложной структурой, внутри которой могут осуществляться процессы мутирования и рекомбинации.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

В главе о клетке уже были даны основные сведения о генетическом коде. Выяснено, что гены состоят из многих пар нуклеотидов.

Генетический код — это система расположения пар нуклеотидов в молекуле ДНК, контролирующая последовательность расположения аминокислот в молекуле белка. Сами гены не принимают непосредственного участия в синтезе белка. Посредником между геном и

белком является информационная РНК. Ген-матрица для молекулы информационной РНК. Три нуклеотида в информационной РНК как и отрезок молекулы ДНК составляют триплет, или кодон. Каждый из них соответствует определенной аминокислоте, включающейся в синтезируемую полипептидную цепочку.

Синтез белка осуществляется в рибосомах. Аминокислоты доставляются рибосоме транспортной РНК. Полагают, что молекула транспортной РНК представляет собой полинуклеотидную цепочку, сложенную пополам; при этом прилегающие друг к другу нуклеотиды являются комплементарными и между ними образуются водородные связи, подобно существующим в ДНК. Лишь в месте перегиба остаются три неспаренных нуклеотида, которые получили название антикодона. Этот триплет, имеющий незамещенные водородные связи, может взаимодействовать с комплементарным кодоном на молекуле информационной РНК и передавать соответствующую аминокислоту для синтеза белка. В настоящее время выяснены кодоны информационной РНК, соответствующие всем 20 аминокислотам. Они представлены в табл. 5.

Обнаружено, что на точность считывания генетической информации оказывают влияние условия «работы» рибосом. Например, при повышении содержания ионов магния в рибосоме нарушается нормальное считывание генетического кода. На качественный и количественный состав синтезируемого белка влияет взаимодействие между генами.

Таблица 5

Кодоны информационной РНК, соответствующие 20 аминокислотам

Основание кодонов					
первое	второе	третье			
		У	Ц	А	Г
У	У	Фен	Фен	Лей	Лей
	Ц	Сер	Сер	Сер	Сер
	А	Тир	Тир	Нонсенс	Нонсенс
	Г	Цис	Цис	Нонсенс	Три
Ц	У	Лей	Лей	Лей	Лей
	Ц	Про	Про	Про	Про
	А	Гис	Гис	Глу NH ₂	Глу NH ₂
	Г	Арг	Арг	Арг	Арг
А	У	Илей	Илей	Илей	Мет
	Ц	Тре	Тре	Тре	Тре
	А	Асп NH ₂	Асп NH ₂	Лиз	Лиз
	Г	Сер	Сер	Арг	Арг
Г	У	Вал	Вал	Вал	Вал
	Ц	Ала	Ала	Ала	Ала
	А	Асп	Асп	Глу	Глу
	Г	Гли	Гли	Гли	Гли

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ГЕНАМИ

В явлениях комплементарности, эпистаза и полимерии обнаруживается фенотипическое проявление молекулярных взаимодействий между генами. В ряде экспериментов, проведенных в лабораторных условиях с ферментами, выделенными из организмов с различным генотипом, было показано, что механизм комплементарного взаимодействия генов заключается во взаимодействии генных продуктов в цитоплазме.

Обнаружены также гены, которые не контролируют синтеза определенных белков, но регулируют этот процесс. Таким образом, возникла необ-

ходимость разделить гены на две категории: структурные и функциональные.

Структурные гены определяют последовательность аминокислот в полипептидной цепи. У бактерий (у которых эти гены изучены) структурные гены, как правило, располагаются в хромосоме в последовательности, соответствующей кодируемым реакциям.

Функциональные гены, по-видимому, не образуют специфических продуктов, которые можно обнаружить в цитоплазме. Эти гены выполняют контроль за функцией других генов. Один из функциональных генов получил название гена-оператора.

По представлениям, введенным в науку Ф. Жакобом и Ж. Моно (1960, 1961), ген-оператор и ряд структурных генов, расположенных рядом в линейной последовательности, составляют оперон. Оперон является единицей считывания генетической информации, т. е. с каждого оперона снимается своя молекула информационной РНК.

Функция гена-оператора в свою очередь регулируется геном-регулятором. Он кодирует синтез белка-репрессора. Наличие или отсутствие этого белка, присоединяющегося к гену-оператору, определяет начало или прекращение считывания информации.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ТЕОРИИ ГЕНА

В результате исследований элементарных единиц наследственности сложился представления, носящие общее название теории гена.

Основные положения этой теории следующие.

1. Ген занимает определенный участок (локус) в хромосоме.
2. Ген (дистрон) — часть молекулы ДНК, имеющей определенную последовательность нуклеотидов, представляет собой функциональную единицу наследственной информации. Число нуклеотидов, входящих в состав различных генов, неодинаково.
3. Внутри гена может происходить рекомбинация (к ней способны частицы дистрона — реконы) и мутирование (к нему способны частицы дистрона — мутоны).
4. Существуют структурные и функциональные гены.
5. Структурные гены кодируют синтез белков, но ген не принимает непосредственного участия в синтезе белка. ДНК — матрица для молекул информационной РНК.
6. Функциональные гены контролируют и направляют деятельность структурных генов.
7. Генотип, будучи дискретным (состоящим из отдельных генов), функционирует как единое целое. На функцию генов оказывают влияние факторы как внутриклеточной, так и внешней среды.

НЕХРОМОСОМНАЯ (ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ) НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Признание за ядром главенствующей роли в передаче наследственных свойств не исключает существования внеядерной наследственности, которая связана с органоидами клетки, способными к саморепродукции.

Пластидная наследственность обнаружена у декоративных цветов львиного зева, ночной красавицы (рис. 53) и некоторых других. У этих растений наряду с расами, имеющими зеленые листья, существуют расы пестролистности. Признак пестролистности передается только по материнской линии.

У пестролистных растений часть пластид неспособна образовать хлорофилл. При делении клеток пластида между дочерними клетками распределяются неравномерно. В результате многократного деления клеток,

образующих лист растения, часть из них оказывается лишь с аномальными пластидами. Такие клетки не имеют окраски, скопления их образуют белые пятна. Возникает мозаика из нормальных зеленых и белых частей листа.

Пластиды — саморазмножающийся органоид, наследуемый потомками при половом размножении через протоплазму яйцеклеток, поэтому особенности пластид наследуются только от материнского растения. Если в яйцевой клетке окажутся аномальные пластиды, развившееся из нее растение будет пестролистным.

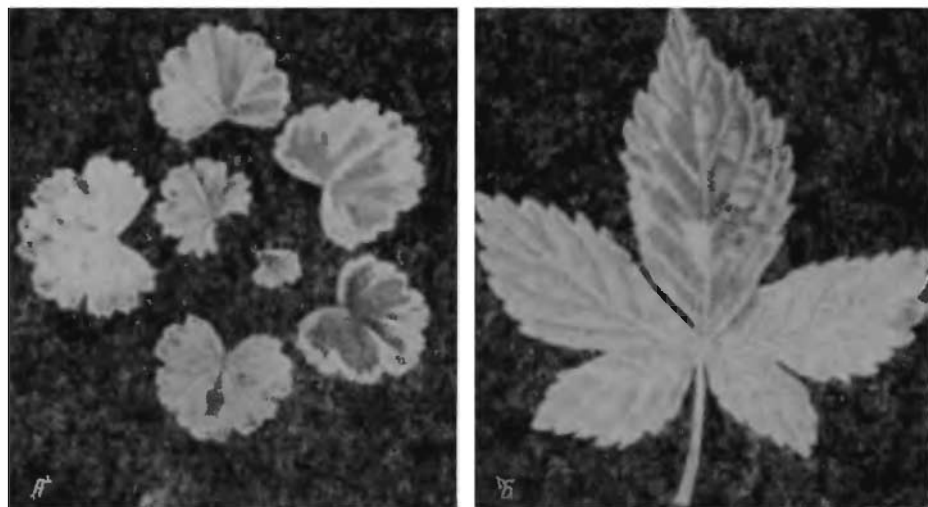


Рис. 53. Цитоплазматическая наследственность.

А — побег пеларгонии с белой каймой; Б — зелено-белая пестролистность у *Humulus japonicus*.

Цитоплазматическая наследственность известна у ряда культурных растений. У кукурузы существуют сорта с мужской стерильностью, которая передается исключительно через цитоплазму женских половых клеток. Сорта кукурузы, обладающие мужской стерильностью, широко используются в сельскохозяйственной практике. Они оказались удобными при межлинейных скрещиваниях. Благодаря таким скрещиваниям получают гибриды, которые в первом поколении обнаруживают повышенную урожайность.

Цитоплазматической наследственностью объясняются длительные модификации (о них см. ниже в разделе, посвященном изменчивости).

Иногда генотип материнского организма оказывает влияние на следующее поколение через цитоплазму яйцеклетки. Такое влияние получило название предетерминации. У пресноводных моллюсков-прудовиков раковина может быть закручена вправо и влево. Оказалось, что направление завитка определяется не генотипом индивидуума, а генотипом его матери. В явлениях предетерминации, следовательно, действует хромосомная наследственность, определяющая особенности яйцеклетки еще до оплодотворения.

К разряду псевдоцитоплазматической наследственности относится передача наследственной информации через половые клетки симбиотических и паразитических организмов, которая может имитировать цитоплазматическую наследственность. Так, у некоторых рас дрозофилы существует повышенная чувствительность к углекислому газу. Оказалось, что эта особенность — следствие передачи особых вирусов через цито-

плазму яйца, а иногда те же вирусы передаются и сперматозоидами дрозифилы.

У мышей существуют расы с «наследственной» предрасположенностью к развитию рака различных органов, особенно молочной железы. Но оказалось, что предрасположение передается не через половые клетки, а через молоко, содержащее либо вирус, либо какое-то бластомогенное вещество. Если кормилица «раковой» расы выкормит мышат, происходящих от здоровых родителей, то и у них также развивается предрасположение к раку. Наоборот, при подсадке мышат, родившихся от матерей «раковых» рас, к «нормальным» кормилицам мыши вырастают здоровыми. Это явление, разумеется, только сходно с плазматической наследственностью.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И СРЕДА

В генетической информации заложена способность развития определенных свойств и признаков. Эта способность реализуется лишь в определенных условиях среды. Та же наследственная информация в других условиях может проявиться несколько иначе.

Поясним примером. Существует одна из рас комнатного растения примулы китайской (*Primula sinensis*). В обычных условиях при температуре от 15 до 20° у этой расы примулы цветы имеют красную окраску. Но если растение, обладающее красными цветами, перенести в помещение с повышенной влажностью и температурой от 30 до 35°, то вновь образующиеся цветы станут белыми, а при возвращении в прежние температурные условия, снова появятся красные цветы. Это значит, что наследственные свойства сохранились, а изменение окраски лепестков зависит от условий, в которых происходит реализация генотипа.

Пример с примулой и другие многочисленные факты говорят, что наследуется не готовый признак, а определенный тип реакции на воздействие внешней среды. Кролики горностаевой породы обладают белой окраской и лишь уши, нос, лапки и хвост имеют черный или бурый цвет. Но если на спине часть белых волос выбрить или выщипать, при содержании такого кролика на холоде отросшие волосы окажутся темными. Наоборот, на частях тела, обычно пигментированных, при повышенной температуре могут отрасти белые волосы (рис. 54). Сходный результат получен в опытах на сиамских кошках. У таких кошек преобладает бледно-желтая (палевая) окраска, но уши, нос, лапки, хвост окрашены в черный цвет. Варьируя температуру среды, удается и у таких кошек добиться темной окраски на всех частях тела или белой на тех его частях, которые обычно имеют черный цвет.

Диапазон, в пределах которого один и тот же генотип способен давать различные фенотипы, получил название нормы реакции. У примулы таков генотип, что способен дать красную окраску цветов при тем-



Рис. 54. Фенотипическое изменение окраски шерсти гималайского кролика под влиянием различных температур.

1 — кролик, выращенный при обычной температуре среды (около 20°); 2 — кролик, у которого на спине выбрита часть шерсти и кожа охлаждается под специальной повязкой; 3 — кролик с пигментированной шерстью на участке тела, который подвергался охлаждению

пературе 15—20° и белую при высокой температуре, но ни при какой температуре он не дает голубых, синих, фиолетовых или желтых цветов. Такова его норма реакции.

На чистопородных крольчатах одного помета можно поставить следующий опыт. Часть крольчат кормят обильно, другие же получают минимальный рацион. Выросшие в опыте взрослые животные будут отличаться величиной. Но как бы обильно ни кормить кроликов из первой группы, крупнейшей определенной величины они не будут; наоборот, как бы плохо ни кормить животных второй группы, если они выживут, мельче определенных размеров они тоже не окажутся. Крайние величины роста и здесь зависят от нормы реакции того генотипа, который получен по наследству. Следовательно, любой признак обусловлен генотипом, но его фенотипическое проявление может изменяться под влиянием условий среды в пределах нормы реакции.

В ряде случаев у одного и того же гена в зависимости от всего генотипа и внешних условий возможна различная полнота фенотипического проявления — от почти полного отсутствия контролируемого геном признака до полной его выраженности. Так, один из генов дрозофилы, контролирующей число фасеток в глазу, проявляется у различных особей неодинаково: у одних развивается почти полностью нормальное число фасеток, у других — оно наполовину меньше.

Степень выраженности признака в фенотипе получила название экспрессивности. Таким образом, под экспрессивностью понимают выраженность фенотипического проявления гена. Она связана с изменчивостью признака в пределах нормы реакции.

Один и тот же признак может проявляться у некоторых организмов и отсутствовать у других, имеющих тот же ген. Частота встречаемости данного признака в поколении называется пенетрантностью. Если, например, мутантный ген проявляется у всех особей, говорят о 100% пенетрантности; при неполной пенетрантности необходимо указать, у какой части особей (от полного числа) ген проявляется.

Термины «экспрессивность» и «пенетрантность» введены в 1927 г. Н. В. Тимофеевым-Ресовским.

Экспрессивность и пенетрантность поддерживаются естественным отбором. Обе закономерности необходимо иметь в виду при изучении наследственности у человека. Следует помнить, что гены, контролирующие патологические признаки, могут иметь различную экспрессивность и пенетрантность.

Изменяя условия среды, можно влиять на экспрессивность, пенетрантность и доминирование.

Явления экспрессивности указывают, что доминированием можно управлять, следовательно, вполне обоснованы поиски средств, предотвращающих развитие наследственных аномалий и патологически отягощенной наследственности у человека.

В. И. Мичурин умел искусно управлять доминированием при гибридизации плодовых деревьев.

Тот факт, что один и тот же генотип может явиться источником развития различных фенотипов, имеет существенное значение для медицины. Это означает, что отягощенная наследственность не обязательно должна проявиться. Многое зависит от тех условий, в которых находится человек. В ряде случаев развитие болезни, т. е. фенотипическое проявление наследственной информации можно предотвратить диетой или лекарственными препаратами. Реализация наследственной информации находится в прямой зависимости от среды. Их взаимозависимость можно сформулировать в ряде следующих положений.

1. Организмов вне среды не существует. Поскольку организмы открытые системы, находящиеся в единстве с условиями среды, то и реализация наследственной информации происходит под контролем среды.

2. Один и тот же генотип способен дать различные фенотипы, что определяется условиями, в которых реализуется генотип.

3. В организме могут развиваться лишь те признаки, которые обусловлены генотипом. Фенотипическая изменчивость происходит в пределах нормы реакции.

4. Условия среды могут влиять на степень проявления наследственного признака у организмов, имеющих соответствующий ген (экспрессивность), или на численность особей, проявляющих соответствующий наследственный признак (пенетрантность).

5. Можно влиять на доминирование у гетерозигот, изменяя условия среды, в которой они развиваются.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Различают изменчивость ненаследственную и наследственную. Первая из них связана с изменением фенотипа, вторая — генотипа.

Ненаследственную изменчивость Дарвин называл определенной. В настоящее время ее принято называть модификационной, или фенотипической, изменчивостью.

Наследственная изменчивость, по определению Дарвина, является неопределенной. В настоящее время для этого вида изменчивости принят термин «генотипическая изменчивость».

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ (МОДИФИКАЦИОННАЯ) И ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Модификациями называются фенотипические изменения, возникающие под влиянием условий среды. Размах модификационной изменчивости ограничен нормой реакции. Развившееся конкретное модификационное изменение признака не наследуется, но диапазон модификационной изменчивости обусловлен наследственностью. Модификационные изменения не влекут за собой изменений генотипа.

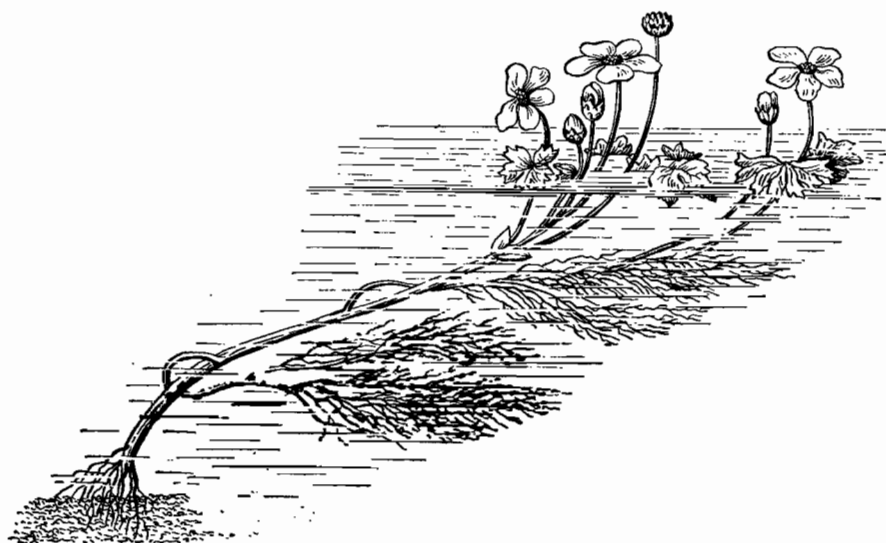


Рис. 55. Модификационная изменчивость. Водяной лютик. Видно различное строение надводных и подводных листьев.

Норма реакции, лежащая в основе модификационной изменчивости, складывалась исторически в результате естественного отбора. В силу этого обстоятельства модификационная изменчивость, как правило, целесообразна. Она соответствует условиям обитания, является приспособительной.

Очень демонстративны в этом отношении листья водяного лютика (рис. 55). Это растение произрастает как в воде, так и по берегам. Иногда только часть растения погружена в воду. Над водой листья имеют широкие пластинки со слабо разрезанными краями; листья того же растения под водой сильно расчленены, что предохраняет их от повреждения водным потоком. Если же в опыте лист лютика был только наполовину погружен в воду, то лишь эта часть приобретала глубокие вырезки, а остальная оставалась нерасчлененной пластинкой.

Известный французский ботаник Боннье провел обширную серию опытов над растениями, относящимися к 120 видам. Каждый экземпляр растений он разрезал на две равные части. Одну из этих частей далее высаживали в Парижском ботаническом саду, в условиях теплого, мягкого климата, а другую часть — высоко в горах. Результаты опытов были следующими. Стебель земляной груши, выросшей в Париже, был высоким, а у выросшей в горах сильно укороченным и имел вид розетки, прижатой к земле. Такое изменение формы стебля явилось необходимым приспособлением к суровым условиям обитания в горах. Если же семена обоих растений высеять в однотипных условиях, они дадут растения с одинаковым фенотипом независимо от того, каким был фенотип их родителей. Следовательно, под влиянием внешних условий развитие фенотипа не повлекло за собой изменения генотипа. В этом — одна из особенностей модификационной изменчивости.

Модификационной изменчивости подвержены такие признаки, как рост животных и растений, их вес, окраска и т. д. Возникновение модификационных изменений связано с тем, что условия среды воздействуют на ферментативные реакции, протекающие в развивающемся организме, и в известной мере изменяют их течение. Этим, в частности, объясняется появление различной окраски цветов у примулы и отложение пигмента в волосах у гималайских кроликов.

Особую группу модификационной изменчивости составляют длительные модификации. Это изменения, возникающие под влиянием внешних условий, подобно обычным модификациям, но передающиеся ряду последующих поколений. Так, при воздействии высокой или пониженной температуры на куколок колорадского картофельного жука окраска взрослых животных изменялась; этот признак держался в нескольких поколениях, а затем возвращалась прежняя окраска. Передается этот признак лишь при воздействии температуры на женские особи и не передается, если действию фактора подвергались лишь самцы. Следовательно, длительные модификации наследуются по типу цитоплазматической наследственности. По-видимому, под влиянием внешнего фактора происходят изменения в тех частях цитоплазмы, которые затем могут ауторепродуцироваться.

Генотипическую, или наследственную, изменчивость принято делить на комбинативную и мутационную.

Комбинативная изменчивость

Комбинативная изменчивость связана с получением новых сочетаний генов в генотипе. Достигается это в результате двух процессов:

1) независимого расхождения хромосом при мейозе и случайного их сочетания при оплодотворении;

2) рекомбинации генов благодаря кроссинговеру; сами наследственные факторы (гены) при этом не изменяются, но новые сочетания их между собой приводят к появлению организмов с новым фенотипом.

Дарвин установил, что многие сорта культурных растений и породы домашних животных были созданы благодаря гибридизации существовавших ранее более старых пород. Он придавал большое значение комбинативной изменчивости, считая, что наряду с отбором ей принадлежит важная роль в получении новых форм как в природе, так и в хозяйстве человека.

Селекционер прибегает к скрещиванию отличающихся друг от друга сортов и пород с целью получения более ценного сочетания наследственных признаков. И. В. Мичурин использовал гибридизацию для создания новых сортов плодовых растений.

Комбинативная изменчивость широко распространена в природе. Как уже указывалось в главе VI, биологическое значение полового размножения заключается в возможности получения новых сочетаний наследственной информации. У микроорганизмов, размножающихся бесполом путем, появились своеобразные механизмы (трансформация и трансдукция), приводящие к появлению комбинативной изменчивости. Все это говорит о большом значении комбинативной изменчивости для эволюции.

К комбинативной изменчивости примыкает явление гетерозиса. Гетерозис (от греч. hetero — иosis — видоизменение, превращение), или «гибридная сила», может наблюдаться в первом поколении при гибридизации между представителями различных видов или сортов. Проявляется он в повышении жизнеспособности, роста и ряда других особенностей. Ярко выражен гетерозис у кукурузы, у которой применение гибридизации дает значительный экономический эффект.

Существует несколько гипотез, объясняющих причины гетерозиса. Согласно одной из них, у гибридов увеличивается число доминантных генов, влияющих на развитие благоприятного признака. Например, если на интенсивность роста оказывают положительное влияние доминантные гены А и В, то в результате скрещивания представителей двух рас с генотипами ААbb и aaBB гибрид АaBb окажется более высокого роста. По другой гипотезе, в ряде аллелей гетерозиготы могут иметь более выраженные признаки, чем доминантные гомозиготы. Возможно, после более детального исследования явления гетерозиса обе гипотезы окажутся верными.

МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Мутацией (от лат. mutatio — перемена) называется изменение, обусловленное реорганизацией воспроизводящих структур клетки, изменением ее генетического аппарата. Этим мутации резко отличаются от модификаций, не затрагивающих генотип особи. Мутации возникают внезапно, скачкообразно и иногда резко отличают организм от исходной формы.

Растениеводам и животноводам такие изменения были известны давно. Ряд наследственных изменений описал Дарвин в труде «Изменчивость животных и растений в условиях одомашнения» (1868). Мутационной изменчивости посвятили свои работы С. И. Коржинский (1899) и де Фриз (1901), последнему из них принадлежит термин «мутации».

В настоящее время известны мутации у всех классов животных растений и вирусов (рис. 56, 57). Существует много мутаций и у человека. Мутационная изменчивость свойственна всем организмам, она составляет материал для отбора, с ней связана эволюция — процесс образования новых видов, сортов и пород. По характеру изменений генетического аппарата различают мутации, обусловленные:

- 1) изменением числа хромосом (полиплоидия, гетероплоидия, гаплоидия);
- 2) изменением структуры хромосом (хромосомные абберации);
- 3) изменением молекулярной структуры гена (генные или точковые мутации).



Рис. 56. Энотера. Растения, на которых де Фриз обнаружил мутационную изменчивость.

1 — верхушка исходной формы растения; 2 — карликовая мутация в том же масштабе; 3, 4 — листья исходной формы растения; 5—10 — листья различных мутантных форм.

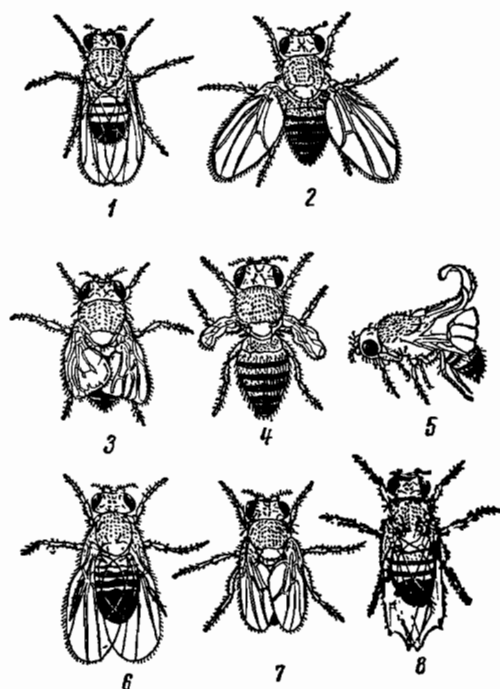


Рис. 57. Некоторые мутации плодовой мушки *Drosophila melanogaster*.

1 — forked (вильчатые щетинки); 2 — dichaete (нехватка двух щетинок и распыренные крылья); 3 — rudimentary (рудиментарные крылья); 4 — vestigial (зачаточные крылья); 5 — curled (закрытые крылья); 6 — stubble (укороченные и утолщенные щетинки); 7 — miniature (маленькие крылья); 8 — scute crossveinless cut (отсутствие щетинок на щитке и поперечных жилок на крыле и наличие вырезки на вершине крыла).

Полиплоидия и гетероплоидия (анэуплоидия)

Полиплоидия (от греч. poly — много, haploos — одиночный, eidos — вид) — увеличение диплоидного числа хромосом путем добавления целых хромосомных наборов.

Вспомним, что половые клетки имеют гаплоидный набор хромосом (n), а для зигот и всех соматических клеток характерен диплоидный набор ($2n$). У полиплоидных форм отмечается увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному набору: $3n$ — триплоид, $4n$ — тетраплоид, $5n$ — пентаплоид, $6n$ — гексаплоид и т. д.

Так, у пшеницы известны три вида, из которых каждый имеет в диплоидном наборе число хромосом, кратное 7. По-видимому, исходный гаплоидный набор хромосом для всех видов пшениц равнялся именно этому числу, *Triticum monosocum* является диплоидом, поэтому $2n$ — у нее равняется 14 хромосом. *T. durum* — тетраплоид ($4n$), у нее гаплоидный набор повторен 4 раза и число хромосом в соматических клетках составляет 28. *T. vulgare* — гексаплоид ($6n$), она имеет 6 гаплоидных наборов, т. е. 42 хромосомы.

Наибольшее число полиплоидных видов у хризантем: исходная форма в гаплоидном наборе имела 9 хромосом. Ныне встречаются виды хризантем с 18 ($2n$), 36, 54 и т. д. до вида со 198 хромосомами. У последнего вида исходный гаплоидный набор как бы повторен 22 раза ($22n$). По-видимому, эволюция некоторых организмов, особенно цветковых растений, шла путем полиплоидизации.

Полиплоидными растениями являются: ячмень, просо, яблоня, груша, слива, клубника, рябина, некоторые сорта винограда, тутовое дерево, ананас, банан, сахарный тростник, арахис, лен, горчица, хлопчатник, картофель и многие другие.

Полиплоидные формы фенотипически отличаются от диплоидных: вместе с изменением числа хромосом изменились и наследственные свойства.

У полиплоидов обычно клетки крупной величины и более крупные, иногда гигантские размеры растения (рис. 58). Де Фриз, столкнувшийся с появлением новых форм у энотеры, описал в качестве одной из мутаций гигантскую форму этого растения. Оказалось, что она имела 28 хромосом вместо 14.

Полиплоидные формы получают искусственно различными методами. Пионером в этом отношении был русский ботаник И. И. Герасимов (1867—1920). Воздействуя на делящиеся клетки спорогиты различной температурой и наркотиками, он получил полиплоидные формы. В настоящее время для получения полиплоидии растения подвергают действию критических температур, ионизирующего излучения и различных химических агентов. Из последних наибольшей популярностью пользуется алкалоид колхицин.

Искусственно созданные полиплоидные формы многих видов культурных растений нашли широкое распространение. Ценными оказались триплоидный и тетраплоидный сорта сахарной свеклы, новые полиплоидные сорта гречихи, многих плодовых растений. Путем полиплоидизации удалось в несколько раз повысить выход морфина из мака.

Полиплоидные формы известны и у животных. По-видимому, эволюция некоторых групп простейших, в частности инфузорий, шла также путем полиплоидизации.

У некоторых многоклеточных животных полиплоидные формы удалось получить искусственно (тутовый шелкопряд, земноводные).

Гетероплоидия. Это изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному набору. Так, в диплоидном наборе может быть всего на 1 хромосому больше нормы, т. е. $2n+1$ хромосома. Такие формы (имеющие одну из хромосом в тройном числе) получили название **трисомик**ов. Если в тройном числе 2 хромосомы, их следует назвать двойными трисомиками, если же утроение у 3 хромосом,— тройными трисомиками. Трисомики впервые описали Блэксли и Беллинг у дурмана. Дурман в диплоидном наборе в норме имеет 24 хромосомы ($n=12$). Следовательно, у дурманов можно получить 12 различных типов трисомиков, содержащих по 25 хромосом, т. е. каждая из 12 хромосом, будучи добавочной, образует новый тип трисомии (рис. 59). Трисомики дурмана всех 12 типов были получены Блэксли и Беллингом. Оказалось, что все типы трисомиков отличаются как друг от друга, так и от нормальной диплоидной формы. Данный пример служит доказательством того, что хромосомы имеют прямое отношение к явлениям наследственности и что каждая хромосома играет свою особую роль в этих явлениях. Если было бы иначе,

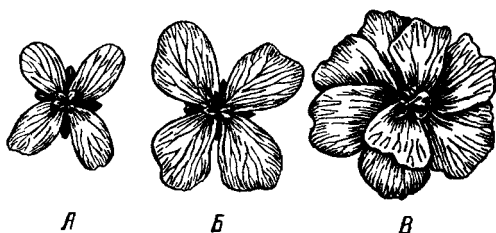


Рис. 58. Полиплоидия. Цветы капусты. А — диплоидный; Б — тетраплоидный; В — октоплоидный.

все трисомии могли бы оказаться одинаковыми. У всех трисомиков дурмана жизнеспособность была пониженной. Известна трисомия и у других видов растений и животных, а также у человека. Трисомиями являются, например, люди с синдромом Дауна (см. ниже). Трисомии чаще всего либо совсем нежизнеспособны, либо отличаются пониженной жизнеспособностью и рядом патологических признаков.

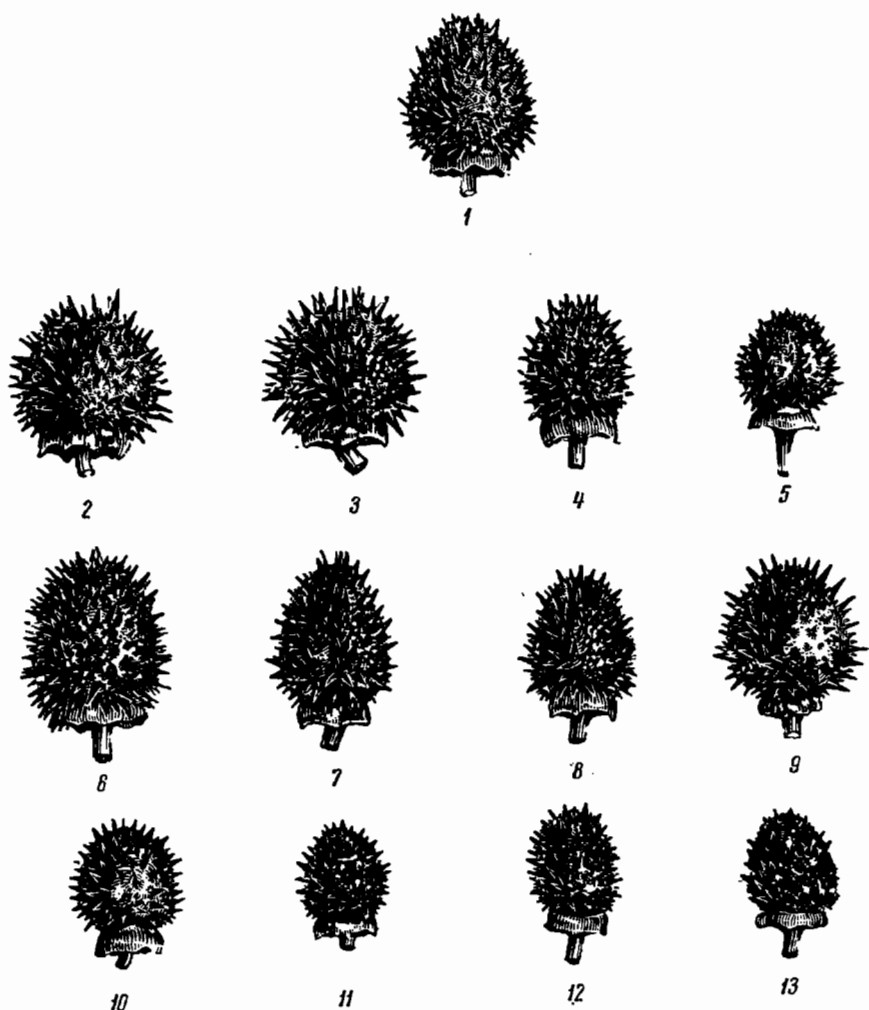


Рис. 59. Гетероплоидия. Коробочки плодов дурмана.

1 — нормального диплоидного растения с $2n = 24$ хромосомами; 2—13 — коробочки трисомиков 12 типов. В каждом типе трисомия по одной из 12 хромосом. У трисомиков вместо 24 имеется 25 хромосом.

Явление, противоположное трисомии, т. е. утрата одной хромосомы из пары в диплоидном наборе, называется **моносомией**, организм же — **моносомиком** (при отсутствии двух различных хромосом — **двойным моносомиком**). Моносомии, как правило, отличаются пониженной жизнеспособностью или совсем нежизнеспособны. У человека моносомиями являются женщины с синдромом Тернера — Шерешевского (см. ниже). Если из диплоидного набора выпадает какая-либо из пар гомологичных хромосом, организм называется **нулисомиком**. Он, как правило, нежизнеспособен.

Явление анеуплоидии показывает, что нарушение нормального числа хромосом приводит к изменениям в строении и к снижению жизнеспособ-

ности организма. Чем больше нарушение, тем жизнеспособность меньше. У человека нарушение сбалансированного набора хромосом влечет за собой болезненные состояния, известные под общим названием хромосомных болезней.

Хромосомные aberrации

Хромосомные aberrации возникают в результате перестройки в строении хромосом. Они — следствие разрыва хромосомы, приводящего к образованию фрагментов, которые в последующем воссоединяются, но при этом нормальное строение хромосомы не восстанавливается. Выделяют четы-

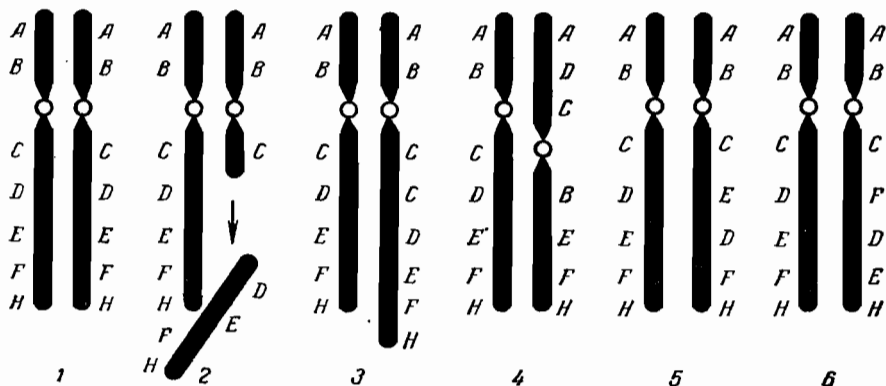


Рис. 60. Типы внутривхромосомных перестроек.

1 — исходная пара гомологичных хромосом; 2 — потеря участка DEFH; 3 — дупликация участка C; 4 — инверсия участка BCD; 5 — инверсия участка DE; 6 — инверсия-перестановка участка DE.

ре основных типа хромосомных aberrаций: нехватки, удвоения (дупликации), инверсии, транслокации (рис. 60).

Нехватки возникают вследствие потери хромосомой того или иного участка. Нехватки в средней части хромосомы принято называть делециями. Потеря значительной части хромосомы приводит организм к гибели, утрата незначительных участков вызывает изменение наследственных свойств. Так, при нехватке участка одной из хромосом кукурузы проростки лишены хлорофилла.

Удвоение (дупликация) связано с включением лишнего, дублирующего участка хромосомы. Это также ведет к появлению новых признаков; так, у дрозофилы ген узких глаз (вместо круглых) обусловлен удвоением участка в одной из хромосом.

Инверсии происходят при разрыве хромосомы и переворачивании оторвавшегося участка на 180° . Если разрыв произошел в одном месте, оторвавшийся фрагмент прикрепляется к хромосоме противоположным концом, если же разрыв произошел в двух местах, средний фрагмент, перевернувшись, прикрепляется к местам разрыва, но другими концами. Н. П. Дубинин установил, что инверсии широко распространены, в частности у дрозофил, взятых из природы, и, по-видимому, играют роль в эволюции видов.

Транслокации возникают, когда участок хромосомы из одной пары прикрепляется к негомологичной хромосоме, т. е. к хромосоме из другой пары. Транслокация участка одной из хромосом (21-й) известна у человека, она может быть причиной болезни Дауна (см. ниже).

Большинство транслокаций, затрагивающих крупные участки хромосом, делает организм нежизнеспособным.

Генные мутации

Генные мутации, или трансгенации, затрагивают структуру самого гена. Мутации могут изменять участки молекулы ДНК различной длины. Как говорилось выше, наименьший участок, изменение которого приводит к появлению мутации, по предложению Бензера назван мутоном. Его может составить, по последним данным, даже только одна пара нуклеотидов.

Подобляющее большинство мутаций, с которыми связана эволюция органического мира и селекция культурных растений и домашних животных, — трансгенации. Вот несколько примеров типичных мутаций, широко используемых при изучении закономерностей наследственности. У мухи-дрозофилы, имеющей в норме красные глаза, появились мутанты с белыми глазами, абрикосовыми, цвета слоновой кости и т. д. Так возникла большая серия аллельных генов, включающая более 10 мутантных изменений окраски глаз. Ряд других мутаций дрозофилы изображен на рис. 97. Альбинизм животных — типичная генная мутация. В результате мутации у гороха появились растения с желтыми и зелеными семенами, с гладкими и морщинистыми зернами, белыми и пурпурными цветами и т. д. Гены, которые возникли в результате мутации одного локуса, как известно, являются аллельными.

Соматические и генеративные мутации

Мутации возникают в любых клетках, поэтому различают мутации соматические и генеративные. Биологическое значение этих мутаций неравноценно и связано с характером размножения организмов.

При делении мутировавшей соматической клетки новые свойства передаются ее потомкам. Если у растения мутирует клетка, из которой образуется почка, а затем побег, то последний будет нести новые свойства. Так, на кусте черной смородины может появиться ветка с белыми ягодами. При вегетативном размножении новый признак, возникший в результате соматической мутации, может сохраниться и у потомков. Из такой мутантной формы И. В. Мичурин вывел новый сорт яблони — айтоновку полуторафунтовую.

При половом размножении признаки, появившиеся в результате соматических мутаций, потомкам не передаются и для эволюции никакой роли не играют. Но в индивидуальном развитии они могут влиять на формирование признака; чем в более ранней стадии развития возникла соматическая мутация, тем большим окажется участок ткани, несущий данную мутацию. Такие особи называются мозаиками. Мозаиками, например, являются люди, у которых цвет одного глаза отличается от цвета другого, или животные определенной масти, у которых на теле появились пятна другого цвета, и т. п. Не исключена возможность, что соматические мутации, влияющие на метаболизм, являются одной из причин старения (см. главу X). Установлено, что в клетках злокачественных опухолей изменен кариотип, нарушена нормальная наследственная информация. Возможно, причиной этого являются соматические мутации.

Если мутация происходит в клетках, из которых развиваются гаметы, или в половых клетке, то новый признак проявится в ближайшем или в последующих поколениях. Наблюдения показывают, что многие мутации вредны для организма. Это объясняется тем, что в организме функционирование всех органов хорошо сбалансировано между собой и внешней средой. Нарушение существующего равновесия обычно ведет к снижению жизнедеятельности или к гибели организма. Мутации, снижающие жизнедеятельность, называются семилетальными или полулетальными. Мутации, не совместимые с жизнью, называются летальными (от лат. *letalis* — смертельный). Однако какая-то часть мутаций оказывается

и полезной. Такие мутации являются материалом для прогрессивной эволюции, а также для селекции ценных пород домашних животных и культурных растений. По-видимому, чаще всего «полезные» мутации незначительно изменяют организм. Именно такие «малые» мутации в сочетании с отбором лежат в основе эволюции.

ИНДУЦИРОВАННЫЙ МУТАГЕНЕЗ

Мутации делят на спонтанные и индуцированные. Спонтанными называют мутации, возникшие под влиянием неизвестных нам природных факторов. Индуцированные мутации вызваны специальными направленными воздействиями.

Наследственные различия у микроорганизмов, растений, животных и человека, в том числе наследственные болезни и уродства, появились в результате мутаций. Подсчитано, что появление мутации для каждого генного локуса — событие довольно редкое. Различные аллели имеют различную частоту мутирования. Но для каждого аллеля частота мутирования более или менее постоянна и колеблется в пределах 10^{-5} — 10^{-7} . Однако ввиду огромного числа генов у каждого организма считается, что у высших растений и животных до 10% гамет несут какие-либо новые, спонтанно возникшие изменения. Применение мутагенных агентов значительно повышает частоту мутаций.

Факторы, способные индуцировать мутационный эффект, получили название мутагенных. Установлено, что любые факторы внешней и внутренней среды могут нарушить гомеостаз, способный вызвать мутацию. Главнейшими мутагенными факторами являются: 1) различные химические соединения, 2) различные виды излучений.

Химический мутагенез

Еще в 1934 г. М. Е. Лобашев отметил, что химические мутагены должны обладать тремя качествами: 1) высокой проникающей способностью, 2) свойством изменять коллоидное состояние хромосом, 3) определенным действием на изменение гена или хромосомы.

Мутагенный эффект дают многие химические вещества. Ряд химических веществ оказывает даже более мощное мутагенное действие, чем физические факторы. Они получили название супермутагенов (от лат. *super* — сверху, т. е. сверхмутагенное вещество). Приоритет открытия многих из них принадлежит советскому генетику И. А. Рапопорту; он же предложил термин «супермутагены». И. А. Рапопорт, в частности, открыл супермутагенное действие этиленимина, что послужило предпосылкой для получения новых высокоактивных штаммов микроорганизмов — продуцентов антибиотиков.

Химические мутагены использованы для получения мутантных форм плесневых грибов, актиномицетов, бактерий, вырабатывающих в сотни раз больше пенициллина, стрептомицина и других антибиотиков.

Удалось повысить ферментативную активность грибов, используемых для спиртового брожения. Советские исследователи получили десятки перспективных мутаций в различных сортах пшеницы, кукурузы, подсолнечника и других растений.

В экспериментах мутаций индуцируются разнообразными химическими агентами. Этот факт свидетельствует о том, что, по-видимому, и в естественных условиях подобные факторы также служат причиной появления спонтанных мутаций у различных организмов, в том числе и у человека. Доказана мутагенная роль различных химических веществ и даже некоторых лекарственных препаратов. Это говорит о необходимости изучения мутагенного действия новых фармакологических веществ, пестицидов и других химических соединений, все шире используемых в медицине и сельском хозяйстве.

Индукцированные мутации, вызванные облучением, впервые были получены советскими учеными Г. А. Надсоном и Г. С. Филипповым, которые в 1925 г. наблюдали мутационный эффект на дрожжах после воздействия на них радиевыми лучами. В 1927 г. американский генетик Г. Меллер показал, что рентгеновы лучи могут вызвать множество мутаций у дрозофилы, а позже мутагенное действие рентгеновых лучей подтвердилось на многих объектах. В дальнейшем было установлено, что наследственные изменения вызываются также всеми другими видами проникающей радиации. Для получения искусственных мутаций часто используются гамма-лучи, источником которых в лабораториях обычно является радиоактивный кобальт Co^{60} . В последнее время для индуцирования мутаций все шире применяются нейтроны, обладающие большой проникающей способностью. При этом возникают как разрывы хромосом, так и точковые мутации. Изучение мутаций, связанных с действием нейтронов и гамма-лучей, представляет особый интерес по двум причинам. Во-первых, установлено, что генетические последствия атомных взрывов связаны прежде всего с мутагенным влиянием ионизирующей радиации. Во-вторых, физические методы мутагенеза используются для получения ценных в хозяйственном отношении сортов культурных растений. Так, советские исследователи, используя методы воздействия физическими факторами, получили стойкие к ряду грибковых заболеваний и более урожайные сорта пшеницы и ячменя.

Облучение индуцирует как генные мутации, так и структурные хромосомные перестройки всех описанных выше типов: нехватки, инверсии, удвоения и транслокации, т. е. все структурные изменения, связанные с разрывом хромосом. Причиной этого являются некоторые особенности процессов, происходящих в тканях при действии излучений. Излучения вызывают в тканях ионизацию, в результате которой одни атомы теряют электроны, а другие присоединяют их: образуются положительно или отрицательно заряженные ионы. Подобный процесс внутримолекулярной перестройки, если он происходил в хромосомах, может вызвать их фрагментацию.

В последнее время доказано, что связь между облучением и мутационными изменениями может носить и не прямой характер. По-видимому, энергия излучения может вызвать в среде, окружающей хромосому, химические изменения, которые ведут к индуцированию генных мутаций и структурных перестроек в хромосомах. Так, у бактерий и грибов можно получить увеличение частоты мутаций, даже не облучая их, а лишь воспитывая на облученной среде. Следовательно, мутации могут индуцироваться и пострадиационными химическими изменениями, происшедшими в среде.

Одним из самых опасных последствий облучения является образование свободных радикалов OH или HO_2 из находящейся в тканях воды. Эти радикалы обладают высокой реакционной способностью и способны расщеплять многие органические вещества, в том числе и нуклеиновые кислоты.

Исследования по радиационной генетике, проведенные советским ученым Н. П. Дубининым и др., показали, что для человека дозой рентгеновых лучей или гамма-лучей, удваивающей количество естественных мутаций, являются 10 р.

При всех недостатках современной оценки радиогенетического эффекта не остается никаких сомнений в серьезности ожидаемых человечеством генетических последствий в случае бесконтрольного повышения радиоактивного фона в окружающей человека среде. Опасность дальнейших испытаний атомных и водородных бомб очевидна. Отсюда понятно, как важно запрещение испытаний атомного оружия.

В то же время применение атомной энергии в генетике и селекции позволяет создать новые методы управления наследственностью растений, животных и микроорганизмов, глубже понять процессы генетической адаптации организмов.

В связи с полетами человека в космическое пространство возникает необходимость исследовать влияние космической радиации на живые организмы.

Другие мутагенные факторы

Первые исследователи мутационного процесса недооценивали роли факторов внешней среды в явлениях изменчивости. Некоторые исследователи в начале XX века даже считали, что внешние воздействия не имеют никакого значения для процесса мутирования. Но в дальнейшем эти представления были опровергнуты благодаря искусственному получению мутаций с помощью различных факторов внешней среды. В настоящее время можно предполагать, что, по-видимому, нет таких факторов внешней среды, которые в какой-то мере не сказались бы на изменении наследственных свойств. Из физических факторов на ряде объектов установлено мутагенное действие ультрафиолетовых лучей, фотонов света и температуры. Повышение температуры увеличивает число мутаций. Но температура относится к числу тех агентов, в отношении которых у организмов существуют защитные механизмы. Поэтому нарушение гомеостаза оказывается незначительным. Вследствие этого температурные воздействия дают незначительный мутагенный эффект по сравнению с другими агентами.

ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ (ЗАКОН ВАВИЛОВА)

Известно, что мутирование происходит в самых разнообразных направлениях. Однако это многообразие подчиняется определенной закономерности, обнаруженной в 1920 г. Н. И. Вавиловым. При сравнении признаков различных сортов культурных растений и близких к ним диких видов обнаружилось много общих наследственных изменений. Это позволило Н. И. Вавилову сформулировать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть существование параллельных форм у других видов и родов».

Подтвердим это примером. У колосовых злаков: мягкой и твердой пшеницы и ячменя известны формы с длинными остями, короткими остями, со вздутиями вместо остей, безостные (рис. 61). У пшеницы, ячме-



Н. И. Вавилов (1887—1945).

ня, овса встречаются три основные окраски колоса: белая, красная, черная.

Еще Н. И. Вавилов отметил, что гомологические ряды часто выходят за пределы родов и даже семейств. Короткопалость отмечена во многих отрядах млекопитающих. Она встречается у крупного рогатого скота, овец, собак, человека. Альбинизм наблюдается у всех классов позвоночных животных.

Закон гомологических рядов позволяет предвидеть возможность появления мутаций, еще не известных науке, которые могут использоваться в селекции для создания новых ценных для хозяйства форм.

В 1920 г., когда был сформулирован закон гомологических рядов, еще не знали озимую форму твердой пшеницы. Но существование ее было предсказано. Через несколько лет такую форму обнаружили в Туркмении.

У злаков — пшеницы, ячменя, овса, кукурузы — существуют голозерные и пленчатые зерна. У проса голозерный сорт не был известен, но существование такой формы следовало предполагать. И она была найдена.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости имеет прямое отношение к изучению наследственных болезней человека.

Вопрос лечения и профилактики наследственных заболеваний не может быть решен без исследований на животных, имеющих наследственные аномалии, подобные встречающимся у человека.

Согласно закону Н. И. Вавилова, мутации, аналогичные наследственным болезням человека, должны встречаться у животных.

Действительно, многие мутации, обнаруженные у животных, могут служить моделями наследственных болезней у человека. Так, у

собак встречается гемофилия, сцепленная с полом. Альбинизм зарегистрирован у многих видов грызунов, кошек, собак, у ряда видов птиц. Моделями для изучения мышечной дистрофии могут служить мыши, крупный рогатый скот, лошади; эпилепсии — кролики, крысы, мыши; аномалий в строении глаза — многие виды грызунов, собаки, свиньи и другие животные. Наследственная глухота существует у морских свинок, мышей и собак. Аномалии, гомологичные заячьей губе и волчьей пасти, бывают у мышей, собак, свиней. Наследственными болезнями обмена, такими, как ожирение и диабет, страдают мыши. Этот список можно значительно увеличить.

Кроме известных уже мутаций, действием мутагенных факторов может быть получено у лабораторных животных еще много новых аномалий, сходных со встречающимися у человека.

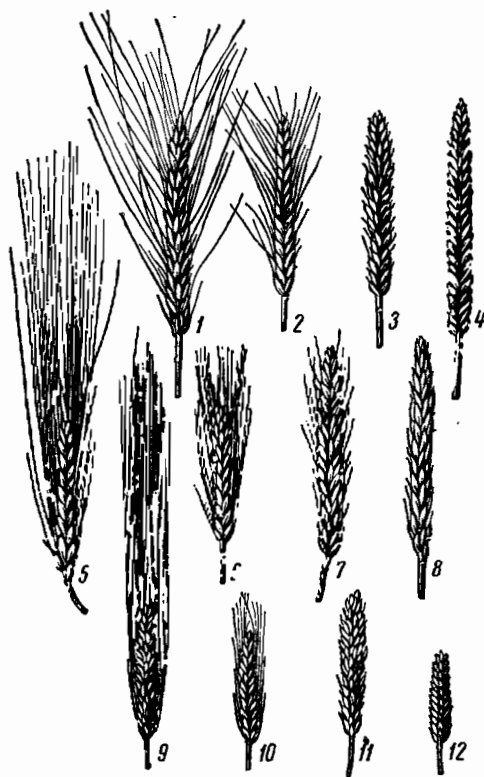


Рис. 61. Гомологичные ряды изменчивости по остистости.

1—4 — у мягкой пшеницы; 5—8 — у твердой пшеницы; 9—12 — у шестирядного ячменя. Формы с длинными остями (1, 5, 9), с короткими остями (2, 6, 10), вздутые (3, 7, 11) и безостные (4, 8, 12).

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Вариационная кривая и ее константы

Изменчивость многих признаков поддается количественному изучению. Так, рост и вес людей одного пола и возраста, длина листьев какого-нибудь дерева, вес семян фасоли, число крючьев на хоботке головки (сколексе) ленточного червя, так же как и многие другие признаки, имеют количественное выражение. При исследовании количественных признаков из наблюдаемых объектов составляют вариационный ряд, т. е. располагают все изучаемые особи одну вслед за другой по убывающим или возрастающим значениям избранного признака.

При подсчете крючьев на хоботке у 100 цепней вооруженных (*Таenia solium*) их число варьировало от 24 до 31. Этот подсчет дал возможность составить вариационный ряд:

Число крючьев	24	25	26	27	28	29	30	31
Число гельминтов с данным числом крючьев	7	13	16	26	21	11	4	2

Условились каждую величину изучаемого признака называть вариантой (от лат. *variatio* — изменение).

Число особей, соответствующих каждой variante, называется частотой.

Характеризуя изменчивость, следует прежде всего указать крайние варианты, которыми в нашем примере оказались особи с 24 и 31 крючьями. Далее указывают моду (от франц. *mode*), т. е. ту варианту, которая чаще всего встречается. Моду обозначают через M_o . В нашем примере $M_o = 27$ крючьям.

Важной величиной, характеризующей изменчивость изучаемого признака, является среднее арифметическое, или средняя величина (M), вычисляемая по формуле.

$$M = \frac{\sum pv}{n},$$

где Σ — математическое обозначение суммы, p — частота, v — значение вариант, n — общее число исследованных особей,

В нашем примере вычисление средней величины в развернутом виде следует записать так:

$$M = \frac{7 \cdot 24 + 13 \cdot 25 + 16 \cdot 26 + 26 \cdot 27 + 21 \cdot 18 + 11 \cdot 29 + 4 \cdot 30 + 2 \cdot 31}{100} = 27,$$

т. е. среднее число крючьев на хоботке карликовых цепей оказалось равно 27.

В нашем примере $M = M_o$, но такое совпадение бывает не всегда.

В тех случаях, когда изучается изменчивость признака, выражаемая целым числом, как в приведенном выше примере, варианты называются определенными. Если же варианты выражены не целыми, а дробными числами или вариационный ряд очень велик, пользуются классными вариантами. В таких случаях в один класс объединяется несколько вариантов.

При измерении роста 129 девочек 7 лет был получен следующий вариационный ряд:

Рост в см	108—110	111—113	114—116	117—119	120—122	123—125	126—128	129—131
Число случаев	4	14	28	42	23	9	6	3

Для обработки вариационного ряда, состоящего из классных вариантов, последние превращаются в определенные. При этом величиной каждого варианта считается среднее значение соответствующего класса. В нашем примере вариационный ряд примет следующий вид:

Рост в см	109	112	115	118	121	124	127	130
Число случаев	4	14	28	42	23	9	6	3

Характеризуя этот ряд, отметим, что у 127 девочек рост колебался от 108 до 131 см. Чаще всего встречался рост в 118 см, и средняя величина также оказалась близкой к этой цифре (118,03 см).

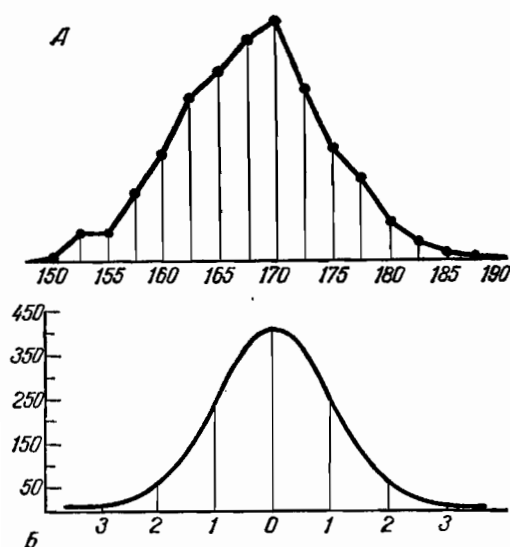


Рис. 62.

А — вариационный ряд изменчивости роста людей. По материалу, послужившему Кетле для разработки методов изучения изменчивости; Б — идеальная вариационная (биномиальная) кривая.

Так, рост мужчин русской национальности варьирует в основном от 145 до 190 см, а средний рост составляет 168 см, причем он встречается чаще всего. Несколько меньше людей с ростом 169 и 167 см, еще меньше с ростом 170 и 166 см и т. д. Реже всего встречается рост 190 см и выше и 145 см и ниже.

Эту закономерность можно изобразить графически, если по оси абсцисс отложить рост, а по оси ординат — число людей данного роста и соединить все точки линиями; получается так называемая биномиальная, или нормальная, кривая (рис. 62).

Для характеристики вариационного ряда, кроме средней величины, высчитывают еще ряд констант, с которыми можно ознакомиться в специальных руководствах по вариационной статистике.

В основе вариативности количественных признаков лежат два фактора: генотипическая неоднородность и влияние внешних условий.

При изучении изменчивости бельгийский математик Л. Кетле еще в 1835 г. отметил, что в вариационном ряду больше всего встречается особей, у которых величина признаков равна средней или близка к ней. Чем дальше изменение уклоняется от средней величины, тем таких организмов оказывается меньше, т. е. частота уклонений от средней есть функция их величины.

Чем объяснить, что при изучении количественных признаков у организмов наиболее часто встречается биномиальный тип кривых? Понять это помогает теория вероятности. Размер любого количественного признака у каждой особи определяется сочетанием благоприятных и неблагоприятных для развития данного признака условий среды или наследственных факторов. Сочетание одних благоприятных или одних неблагоприятных условий среды или наследственных факторов бывает редко. Обычно организмы получают и те, и другие факторы и подвергаются воздействию тех или других условий среды, в результате чего они в известной мере нивелируются. Поэтому большинство организмов имеет средние или близкие к средним величины, а чем воздействие односторонних факторов больше, тем число организмов, их получивших, оказывается меньше.

Иногда при изучении количественных признаков у некоторых групп организмов обнаруживались значительные отклонения от типичной биномиальной кривой. При смешении разнородного материала кривая может оказаться двухвершинной или даже многовершинной. Так, при подсчете краевых цветов у 97 хризантем де Фрид получил следующие данные:

Число цветов	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Число растений	1	14	13	4	6	9	7	10	12	20	1

В полученном вариационном ряду две моды, падающие на число цветов, равное 13 и 21. Исследователь отдельно высеял семена от растений, имевших по 13 и 21 цветку. У потомков ясно обособились две расы. Одна, у которой число краевых цветов варьировало от 7 до 21 с модой 13, другая — с варьированием от 13 до 28 и модой, равной 21. Из данного примера видно, как статистическое изучение материала помогло обнаружить его биологическую неоднородность.

ВВЕДЕНИЕ В ГЕНЕТИКУ ЧЕЛОВЕКА

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ У ЧЕЛОВЕКА

Изучение наследственности у человека связано с рядом трудностей. Низкая плодовитость, медленная смена поколений, невозможность постановки специальных экспериментов, а также большое число хромосом все это делает человека весьма нелегким объектом для генетических исследований. Но в биологическом отношении человек подчиняется тем же законам наследственности, что и все организмы. В предыдущих разделах этой главы генетические явления не раз иллюстрировались примерами, относящимися к наследственности человека. Эти примеры показывают единство закономерностей наследственности для всего органического мира. Один из основных методов изучения наследственности у человека заключается в сборе сведений о наличии признаков в отдельных семьях на протяжении нескольких поколений. По собранным материалам составляют родословные. Примеры таких родословных даны на рис. 63 и 64. В первой из схем показано наследование рецессивного гена, передающегося через аутосому, во втором — наследование тоже рецессивного гена, но передающегося через половую хромосому.

Благодаря таким родословным стало известно, что дальтонизм и гемофилия контролируются рецессивными генами, локализованными в X-хромосоме. Цвет волос человека зависит от нескольких генов, находящихся в аутосомах. Темный цвет доминирует над светлым, а оттенки пигментации зависят от нескольких генов-модификаторов. Рыжий цвет рецессивен по отношению к «нерыжему». Курчавость волос не полно доминирует над прямыми волосами. Цвет глаз тоже обусловлен несколькими

генами, контролирующими количество и характер расположения пигмента в радужной оболочке, но в общем темная окраска доминирует над более светлой. Полное отсутствие пигмента (альбинизм) наследуется рецессивно по отношению к наличию пигмента. Способность лучше владеть правой рукой доминирует над способностью лучше владеть левой рукой и т. д. Этим же методом выяснена наследственная природа многих болезней и пороков развития у человека.

В изучении наследственности большую роль играет «близнецовый» метод, дающий возможность дифференцировать роль среды и генотипа в развитии морфологических признаков, предрасположения к заболеваниям, психических особенностей и т. д.

Для дифференцировки роли наследственности и среды в проявлении различных признаков сравнивают одно- и двуяйцевых близнецов. Различия, устанавливаемые в равной мере у однояйцевых и разнойцевых близнецов, следует считать зависящими от внешних условий. Различия, обнаруживаемые у разнойцевых близнецов и не установленные у однояйцевых, рассматриваются как результат различной наследственности. Если в сходных условиях среды признаки различны у партнеров двуяйцевой пары, но сходны у партнеров однояйцевой пары, их следует признать наследственными.

Близнецов, сходных по фенотипу, называют конкордантными (от лат. *concordare* — быть согласным), или сходными. Если партнеры близнецовой пары по фенотипу разнятся между собой, они дискордантны. Изучение конкордантности на близнецовых парах позволило прийти к выводу, что, например, группы крови всецело определяются генотипом. В случаях шизофрении, эпилепсии, диабета, гипертонической болезни важная роль принадлежит наследственности, но наряду с ней имеют большое значение и провоцирующие факторы среды. Благодаря методам, разработанным в последние годы, стало широко применяться изучение кариотипа. Установлено, что многие заболевания и дефекты развития связаны с нарушением в числе и строении хромосом — это так называемые хромосомные болезни.

Рис. 63. Родословная. В схеме родословных лица женского пола изображаются кружками, мужского пола — квадратами. Лица, обладающие изучаемым признаком, обозначаются черным значком, а не имеющие его — белым. Черта, горизонтально соединяющая кружок с квадратом, означает брачную связь. Нижний ряд, «коромысло» (сыновей и дочерей). Данная родословная показывает наследование рецессивного признака через аутосому, например голубую окраску глаз. 1 — голубоглазая бабушка; 2 — кареглазый дедушка; 3 — кареглазая бабушка; 4 — голубоглазый дедушка; 5 — кареглазая тетя; 6 — кареглазый дядя; 7 — кареглазая мать; 8 — кареглазый отец; 9 — кареглазый дядя; 10 — кареглазая сестра; 11 — голубоглазая девочка; 12—13 — кареглазые братья.

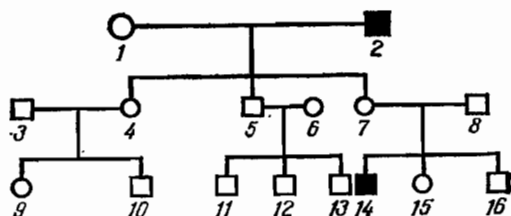


Рис. 64. Родословная, показывающая наследование рецессивного признака, ген которого локализован в X-хромосоме, например наследование дальтонизма.

1 — женщина с нормальным зрением; 2 — мужчина, страдающий дальтонизмом; 3, 5, 7 — их дети, все имеющие нормальное зрение; 4 — дочь первой (3) дочери; 6 — жена сына (5); 8 — муж второй дочери (7); 9, 10 — внуки и внучка с нормальным зрением от первой дочери; 11—13 — внуки с нормальным зрением от сына; 14 — мальчик, страдающий дальтонизмом; 15 — девочка с нормальным зрением; 16 — мальчик с нормальным зрением.

ПОЛОВОЙ ХРОМАТИН

У человека и млекопитающих в соматических клетках, содержащих две X-хромосомы, одна из них, образующая глыбку хроматина, хорошо заметна при специальной обработке даже в интеркинетических ядрах. Эта глыбка получила название **полового хроматина**, или **тельца Барра** (рис. 65).

В клетках мужчин, содержащих только одну X-хромосому, тельца Барра, как правило, отсутствуют.

Определение полового хроматина дает возможность выяснить принадлежность организма к тому или иному полу. Иногда это бывает необхо-

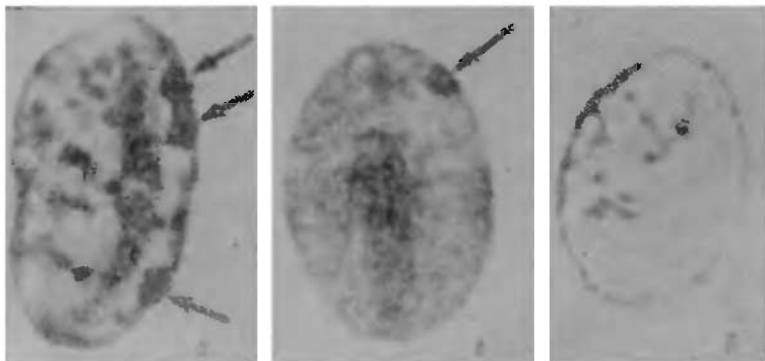


Рис. 65. Половой хроматин.

а — три глыбки полового хроматина в ядре клетки, содержащей четыре X-хромосомы; *б* — одна глыбка полового хроматина в ядре клетки нормальной женщины; *в* — ядро клетки нормального мужчины без глыбки полового хроматина.

димо при судебно-медицинской экспертизе. К определению полового хроматина прибегают в спорных случаях установления пола, например, при аномалиях в строении наружных половых органов, а также для диагностики хромосомных болезней.

ХРОМОСОМНЫЕ БОЛЕЗНИ

Причиной хромосомных болезней является нарушение хромосомного набора в той зиготе, из которой развился организм.

Уже давно было известно, что иногда сложное течение мейоза может нарушиться, в результате чего отмечается нерасхождение хромосом при редукционном делении. При этом в одной из гамет могут оказаться обе гомологичные хромосомы, а другая гамета лишена их. Если речь идет о женских гаметах, то образуются яйцеклетки XX и 0, если о мужских, то XY и 0. При оплодотворении аномальных яйцеклеток сперматозоидами с X- и Y-хромосомами возможны зиготы XXX, XXY, XO и YO.

Неправильное расхождение хромосом лежит в основе обширной группы наследственных аномалий. При сочетании XXX (трисомии по X-хромосоме) рождается девочка. Но у нее оказываются недоразвитыми половые железы, а в интеллектуальном отношении она неполноценна. При специальном исследовании в ее соматических клетках обнаруживаются две глыбки полового хроматина.

При сочетании XXY рождается мальчик с синдромом Клайнфельтера; он также неполноценен и в интеллектуальном и физическом отношении. У таких мужчин в клетках имеется глыбка полового хроматина. Синдром Клайнфельтера встречается у 0,1% мужчин.

Сочетание XO (т. е. моносомия по X-хромосоме) наблюдается у некоторых женщин с синдромом Шерешевского — Тернера. Больные отлича-

ются малым ростом, медленным половым созреванием, недоразвитием половых органов и, как правило, бесплодием. Половой хроматин в соматических клетках таких женщин отсутствует.

Что касается последнего возможного типа аномального сочетания половых хромосом (Y0), то эти зиготы настолько дефектны, что погибают на ранних стадиях развития.

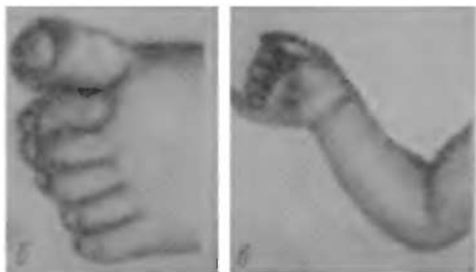


Рис. 66 Ребенок-трисомик по одной из хромосом из группы 13—15

а — аномалия в строении глазного яблока, «волчья пасть», «заячья губа». б. а — полидактилия на верхних и нижних конечностях.

Встречаются женщины с 4 X-хромосомами (XXXX) и мужчины с резко выраженным синдромом Клайнфельтера, обладающие, помимо определяющей мужской пол Y-хромосомы, еще 3 или даже 4 X-хромосомами (XXXY и XXXXY). При избыточном числе X-хромосом наблюдается идиотия и ряд морфологических аномалий.

Частота нерасхождения половых хромосом в гаметогенезе отмечается примерно в 0,25% от общего числа гамет; таким образом, понятно, что аномалии, обусловленные ненормальным набором половых хромосом, нередки. Метод определения полового хроматина в мазках со слизистой оболочки полости рта широко внедряется в практику лечебных учреждений.

Явление нерасхождения свойственно не только половым хромосомам, но и любой из 22 пар аутосом. Очевидно, что аутосомных аномалий, затрагивающих всего лишь одну из хромосом, может быть 22 с одной лишней хромосомой и 22 с одной недостающей хромосомой. При многих из этих аномалий, касающихся крупных хромосом, плод, по-видимому, погибает задолго до

рождения. Другие аутосомные эмбриопатии (т. е. болезни, проявляющиеся уже у зародыша) приводят к появлению тяжелейших соматических и психических уродов.

В 1959 г. было установлено, что при болезни Дауна, характеризующейся идиотией и комплексом конституциональных аномалий (маленькая головка, узкий разрез глаз, плоское лицо с выступающими скуловыми дугами, маленький нос и полуоткрытый рот), в клетках больных оказалось 47 хромосом. Болезнь Дауна обусловлена трисомией по очень маленькой хромосоме из 21-й пары. С этим синдромом рождается около 0,15% детей. В этиологии синдрома Дауна большое значение имеет возраст матери. У матерей в возрасте старше 35 лет дети рождаются с болезнью Дауна в 100 раз чаще, чем у 19-летних. По-видимому, чем старше женщина, тем чаще при овогенезе встречается нерасхождение хромосом.

Описаны трисомии по хромосомам, относящимся к 16—18-м парам, характеризующиеся рядом аномалий: низким расположением ушей, очень маленькой нижней челюстью, выступающим затылком. Еще большие морфологические нарушения наблюдаются при трисомии хромосом из

13—15 пар. У таких детей отмечаются отсутствие слуха, аномальное строение глазного яблока, волчья пасть, заячья губа, полидактилия и другие нарушения (рис. 66). Дети с трисомией обоих типов умирают в первые недели или месяцы после рождения.

Причиной ряда эмбриопатий являются различные хромосомные аберрации, в частности, транслокации. Встречается транслокация хромосомы № 21 на хромосому № 15. Такая хромосомная аберрация может стать причиной того, что в зиготе окажутся 3 хромосомы из 21-й пары и родится ребенок с синдромом Дауна.

К тяжелым последствиям приводит утрата частей каких-либо из хромосом (нехватки). Так, например, при одной из форм хронического лейкоза (миелолейкозе), сопровождающейся злокачественным ростом клеток крови — лейкоцитов, обнаружено укорочение хромосомы № 21. В данном случае мутация происходит, по-видимому, в соматической клетке. Потомство клетки, несущей дефект, постепенно вытесняет все нормальные лейкоциты, что и вызывает заболевание.

ГЕННЫЕ МУТАЦИИ КАК ПРИЧИНА НАСЛЕДСТВЕННЫХ БОЛЕЗНЕЙ

В общей сложности примерно у 4% новорожденных проявляются отчетливые симптомы наследственных аномалий, являющихся результатом самых разнообразных мутаций. Надо учитывать и то, что действие радиации и химических мутагенных факторов ведет к постоянному увеличению числа мутаций.

У человека мутации являются причиной большого числа самых разнообразных наследственных аномалий. В настоящее время известно несколько сот различных четко выраженных заболеваний, развивающихся вследствие изменения наследственных структур человека. Причиной наследственных заболеваний могут быть изменения в строении хромосом половых или соматических клеток, также наследственных структур на молекулярном уровне.

Некоторые из наследственных аномалий контролируются одной парой генов, другие — несколькими. Нарушения, сходные по своему фенотипическому проявлению, могут быть обусловлены в одном случае доминантным, в другом случае — рецессивным геном. В проявлении наследственной патологии существенное значение могут иметь гены-модификаторы, комплементарные гены и однозначные факторы. Большую роль играет среда с ее климатическими, физическими, биологическими и социальными факторами. Все это следует учитывать при анализе наследственных заболеваний.

Среди «молекулярных» болезней особенно часто встречаются наследственные нарушения процессов обмена веществ. Нарушения синтеза белков вследствие изменения гена являются причиной многих наследственных аномалий.

Мутирование гена, обеспечивающего синтез определенного белка — фермента, необходимого для осуществления той или иной тканевой реакции, приводит к нарушению последней. Так, например, для нормального метаболизма аминокислоты фенилаланина необходимо присутствие специфического фермента, под влиянием которого фенилаланин окисляется в другую аминокислоту — тирозин. Известна мутация, которая привела к появлению рецессивного гена, блокирующего образование фермента. Если этот мутировавший ген находится в гомозиготном состоянии, необходимый фермент не образуется и окисление фенилаланина в тирозин становится невозможным. Вместо этого фенилаланин превращается в фенилпировиноградную кислоту, которая, накапливаясь в крови, выделяется с мочой. Нарушение нормального метаболизма фенилаланина

приводит к развитию наследственного заболевания — фенилкетонурии, характеризующейся определенной формой умственной отсталости.

По такому же принципу мутации могут блокировать обмен многих других белков и ферментов, необходимых для нормального развития человека.

Как уже говорилось, при болезни, именуемой серповидноклеточной анемией, эритроциты в венозной крови имеют измененную серповидную форму. Строение гемоглобина в таких эритроцитах также аномальное; он обладает меньшей, чем обычно, растворимостью, из-за чего выпадает в осадок и деформирует клетку, придавая ей серповидность. Выпадение гемоглобина может стать причиной разрушения клетки и выделения гемоглобина с мочой, т. е. гемоглобинурии. Серповидноклеточная анемия контролируется доминантным геном, проявляющимся в гетерозиготном состоянии. Гомозиготы по этому доминантному гену погибают в раннем детском возрасте (от 3 месяцев до 2 лет). Серповидноклеточная анемия распространена в ряде районов земного шара, сильно пораженных малярией. Так, в бассейне реки Конго ген, вызывающий серповидноклеточную анемию, встречается у 28,6% населения. Распространен он и в других странах Африки и тропической Азии. Концентрация этого летального гена в ряде стран объясняется тем, что гетерозиготы, обладающие аномальными эритроцитами, не болеют малярией и, следовательно, в течение многих веков выживали чаще, чем лица, не имеющие этого гена.

КРИТИКА ПРЕДСТАВЛЕНИИ О ФАТАЛЬНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ

Представления о фатальности наследственных заболеваний следует признать ошибочными. Естественно, говорить о возможности радикального исправления патологии генотипа еще преждевременно. Но борьба с проявлением наследственных аномалий, т. е. исправление патологического фенотипа, уже сейчас становится реальной. Необходимо знать, что при раннем распознавании наследственного дефекта, правильной диагностики и лечении в ряде случаев удается добиться полной нормализации развития. Для этого необходимо разрабатывать и внедрять в практику методы ранней диагностики наследственных болезней. Уже существует, например, очень простой и удобный метод ранней диагностики фенилкетонурии, заключающийся в прикладывании реактивного карандаша к влажным пеленкам новорожденных. Раннее выявление болезни позволяет своевременно назначить специальную диету больным детям и тем самым предотвратить у них необратимые изменения в центральной нервной системе.

Успешное избавление от наследственной патологии можно показать также на примере лечения галактоземии. Это заболевание обусловлено мутацией гена, программирующего выработку фермента галактозы, без которой усвоение сахара, содержащегося в молоке, становится невозможным. Галактоза появляется в крови, у детей поражаются печень и другие органы, возникают психические нарушения — развивается картина тяжелого наследственного заболевания. Если же сразу после рождения ребенка удастся диагностировать это заболевание, можно полностью предупредить тяжелые клинические проявления, исключив из диеты новорожденного молоко.

Ряд наследственных заболеваний может развиваться лишь в зрелом или пожилом возрасте. Но у лиц с отягощенной наследственностью норма реакции на внешние воздействия оказывается сдвинутой уже с самого раннего возраста. По этому принципу разработаны тесты, которые во время профилактических осмотров позволяют выявлять лиц, предрасположенных к наследственным заболеваниям. Необходимо брать их на диспансерный учет и проводить надлежащие профилактические меро-

приятия. Так, у лиц, предрасположенных к гипертонической болезни, обнаруживается повышенная чувствительность к температурным и эмоциональным раздражениям, вызывающим спазм кровеносных сосудов; повышенная чувствительность к вводимой глюкозе говорит о предрасположении к диабету, увеличение содержания мочевой кислоты в моче — о возможности в дальнейшем заболевания подагрой и т. д.

ЕВГЕНИКА

Термин «евгеника» (от греч. *eugenēs* — хорошего рода) предложил Ф. Гальтон (двоюродный брат Дарвина) в 1883 г. Гальтон считал задачей евгеники поощрение желательных браков и ограничение нежелательных. Сторонники реакционных взглядов в ряде капиталистических стран дискредитировали евгенику, положив в ее основу представления о неравенстве рас, о существовании высших и низших рас и национальностей, об умственном превосходстве господствующих классов.

Передовые генетики всегда выступали против использования евгеники в политических целях. Так, например, в резолюции II Международного генетического конгресса, происходившего в Эдинбурге в 1939 г., было записано требование о предоставлении всем людям равных и полных возможностей для развития независимо от расы и нации.

Следует помнить, что наследственность у человека проявляется по биологическим законам. В нашей стране в связи с этим существует евгеническое законодательство, по которому не разрешается вступление в брак лицам, признанным слабоумными или психически больными.

Большое значение в профилактике наследственных болезней приобретают медико-генетические консультации. Они дают рекомендации по предупреждению развития наследственной патологии лицам с отягощенной наследственностью. В тех случаях, когда в семье уже есть ребенок с наследственным пороком, консультация должна ответить родителям, возможно ли появление такой же патологии у следующего ребенка. В ряде случаев, если у лиц, собирающихся вступить в брак, отягощена наследственность, медико-генетическая консультация должна либо разъяснить им, что брак не представляет опасности для потомков, либо рекомендовать воздержаться от вступления в брак.

Разные люди имеют различные генотипы, а следовательно, и различные способности к разнообразной деятельности в области точных наук, технического изобретательства, искусства и т. д. Они часто остаются невыявленными, что является для общества в целом существенной потерей. В обществе с антагонистическими противоречиями нет социальных условий для проявления талантов всех людей. Социалистическое же общество глубоко заинтересовано в развитии всех способностей и возможностей его членов. Одна из задач евгеники будущего — помочь всем членам человеческого коллектива своевременно выявить свои способности, наиболее рационально их развить и использовать.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ (ОНТОГЕНЕЗ)

Глава VIII. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Онтогенез (от греч. *ontos* — существо, *genesis* — развитие) — полный цикл индивидуального развития каждой особи, начинающийся образованием зиготы (при половом размножении) и заканчивающийся смертью.

Под филогенезом (от греч. *phyle* — племя, *genesis* — развитие) разумеется исторический процесс возникновения и развития вида.

Онтогенез особей каждого вида характеризуется определенными чертами, обусловленными длительным процессом филогенетического развития вида. Взаимная связь индивидуального и исторического развития была раскрыта еще в XIX столетии и отражена в биогенетическом законе (Дарвин, Мюллер, Геккель), а позднее — в учении А. Н. Северцова о филэмбриогенезах (об этом подробнее см. главу XVI).

Единой теории онтогенеза еще не создано. Многие из предлагавшихся теорий страдали метафизическими и идеалистическими тенденциями, отражавшими как уровень развития науки, так и мировоззрение их авторов. Отголоски этих теорий сохранились и по настоящее время.

Преформизм и эпигенетические воззрения

Уже в античном мире сложилось два противоположных взгляда на причины, лежащие в основе индивидуального развития. Знаменитый врач Древней Греции Гиппократ полагал, что в яйцевой клетке, или в теле матери, должен находиться маленький, но полностью сформированный, преформированный организм. Эти убеждения позже стали называться преформизмом (от лат. *preformatio* — преобразование). В основе преформизма лежали метафизические представления о том, что никакого развития по существу нет, а происходит только количественное увеличение уже заранее предсуществующих частей организма. Спор между преформистами шел только о том, где именно находится этот организм, — в женском или мужском начале.

Противоположные взгляды, согласно которым организм развивается из бесструктурной, гомогенной массы, впервые высказанные еще Аристотелем, в дальнейшем получили развитие и название эпигенеза (от греч. *epi* — после и *genesis* — развитие). Эти взгляды по существу были также метафизичны: не учитывалось, что половые клетки в теле каждого материнского организма прошли определенный путь развития и, следовательно, не могли остаться бесструктурными. Оба течения — преформизм и эпигенез — достигли наибольшего распространения в XVII и XVIII веках.

Одним из родоначальников преформизма был Ян Сваммердам, попытавшийся подкрепить свои представления фактическим материалом, полученным из наблюдений. В 1669 г. Сваммердам опубликовал свои исследования по анатомии насекомых. Он показал, что куколка содержит

в сформированном виде организм бабочки, и сделал предположение о нахождении бабочки также в личинке и в яйце. В почках растений Сваммердам обнаружил маленькие свернутые листочки. И это, казалось, говорило в пользу преформизма. Наблюдения, проведенные на куколках насекомых и почках растений, были обобщены и распространены на всех животных и на растения. Микроскопические исследования яиц и развивающихся зародышей из-за примитивности оптических приборов и несовершенства микроскопической техники не могли опровергнуть положения преформистов. Именно поэтому смогли получить распространение представления о том, что части зародыша, находящиеся в яйце, хотя там и предсуществуют, но не различимы, так как прозрачны и тесно переплетены.

С позиции преформизма логично было предположить, что если в яйце находится в готовом виде зародыш, то в нем должен быть и миниатюрный яичник с яйцеклетками и зародышами для последующих поколений и т. д. Вполне понятно, что в полном соответствии с господствовавшими тогда религиозными представлениями нашлись «ученые», которые занимались подсчетом того, сколько поколений было заложено в яйцеклетках мифической прародительницы человечества — Евы.

Преформисты, считавшие, что зародыш преформирован в яйце, получили название овистов (от лат. ovum — яйцо).

После открытия в 1677 г. А. Левенгуком сперматозоидов, преформисты, полагавшие, что зародыш заложен в мужском начале, стали искать его в головке спермиев. Известны изображения сперматозоида с находящимся в нем маленьким человечком — гомункулусом. Преформисты этого направления получили название анималькулистов (от лат. animalculum — маленькое животное). Причины появления уродств иные из анималькулистов объясняли тем, что между сперматозоидами перед вхождением в яйцо происходят «драки» и некоторые зародыши при этом лишаются отдельных частей своего тела.

Развитие эпигенетических воззрений связано с деятельностью академика Российской Академии наук Каспара Фридриха Вольфа, опубликовавшего свой основной труд «Теория развития» в 1759 г. Эмбриологические исследования развивающегося зародыша курицы убедили Вольфа, что в яйце нет преформированных частей будущего организма. Вольф сделал вывод, что яйцо представляет собой первоначально однородную массу.

Естественно, что современная эмбриология не рассматривает яйцо как бесструктурную гомогенную массу. Однако для своего времени эпигенетические воззрения были прогрессивными, так как в противовес преформизму утверждали идею развития. Спор между преформистами и эпигенетиками требовал дальнейших исследований. Это сыграло свою положительную роль в развитии эмбриологии.

Уже Карл Бэр своими исследованиями, опубликованными в труде «История развития животных» (1828), показал несостоятельность как преформизма, так и чистого эпигенеза. Бэр установил, что содержимое яйцеклетки неоднородно и степень структурированности увеличивается по мере развития зародыша в оплодотворенном яйце.

В конце XIX века развитие экспериментальных исследований в области эмбриологии, накопление новых фактов и наблюдений привело к представлениям о возможности существования в яйце преформированных элементов, предопределяющих развитие (мозаичная теория Ру, Вейсмана и др.). Неопреформизм Ру и Вейсмана встретил возражения и экспериментальное опровержение в работах Гертвига и Дриша, породивших в теоретической части своих исследований эпигенетические воззрения.

Неоэпигенез явился разновидностью идеалистической концепции витализма. Причины формообразовательных процессов развивающегося

организма неопигенетики искали в нематериальных силах. Существование такой силы — «энтелехии» Дриш пытался, например, подтвердить тем, что отдельные изолированные клетки, выделенные из начавшей дробиться зиготы морского ежа, могли развиваться в нормальных личинок, т. е. давать начало целому. Результаты экспериментов Дриша в дальнейшем получили вполне материалистическое объяснение.

Взаимоотношения внешнего и внутреннего в онтогенезе

Современное состояние науки делает старый спор между преформистами и эпигенетиками по существу беспредметным. Хорошо известно, что организм развивается не из бесструктурного вещества. Яйцо представляет собой особую специализированную клетку, сложившуюся в процессе эволюции органического мира. Подобно тому как структура каждой клетки тела приспособлена к выполнению определенных функций, так и структура половых клеток обеспечивает возможность развития зародыша. У каждого вида животных и растений половые клетки несут определенную генетическую информацию. Но развитие особи совершается не в пустоте. С самых ранних стадий развития новый организм находится в окружении внешней по отношению к нему среды, с которой он связан путем обмена. Следовательно, с самого начала развития деятельность генов в клетках находится в тесной зависимости от условий среды.

Для ядер бластомеров непосредственной средой является цитоплазма, для бластомеров — соседние бластомеры, для закладок органов — организм зародыша, для зародыша (при внутриутробном развитии) — организм матери и опосредованные им условия природы. Среди факторов природы различают биотические и абиотические (о факторах среды подробнее см. главу XXIII). Под биотическими факторами понимают взаимодействие живых организмов (в том числе и возбудителей болезней). Абиотические факторы — это факторы неживой природы (химический состав атмосферного воздуха, климат и др.). Средовые факторы могут действовать постоянно или временно. Однако даже кратковременно действующие факторы могут оказать чрезвычайные воздействия на развитие организма.

Онтогенез представляет собой последовательное развитие, при котором ранее образовавшиеся структуры обуславливают, вызывают развитие последующих. Однако и эта тенденция проявляется в единстве с условиями среды. Реализация наследственных возможностей организма протекает в определенных условиях и при изменении их в свою очередь меняется. В главе VII подробно говорилось о том, что при одном и том же генотипе (например, у близнецов) развиваются различные фенотипические особенности. Однако совершенно очевидно, что в фенотипе не может быть ни одного признака, который не был бы обусловлен генотипом.

Из всего сказанного вытекает, что именно противоречивое единство внутренних и внешних факторов определяет развитие организма. Так, на современном этапе решается многовековой спор о взаимозависимости и взаимообусловленности внешнего и внутреннего в индивидуальном развитии.

Типы онтогенеза. Периодизация онтогенеза

Существует три основных типа онтогенеза: 1) личиночный, 2) неличиничный и 3) внутриутробный.

Личиночный тип развития характеризуется тем, что организм в своем развитии имеет одну или несколько личиночных стадий. Личинки ведут активный образ жизни, сами добывают пищу, для осуществления жиз-

ненных функций у них имеется ряд провизорных (временных) органов, отсутствующих во взрослом состоянии. Этот тип развития сопровождается превращением (метаморфозом, см. ниже).

Неличиночный тип развития имеет место у рыб, пресмыкающихся, птиц, а также беспозвоночных, яйца которых богаты питательным материалом (желтком). Для питания, дыхания и выделения у этих зародышей также развиваются провизорные органы, называемые зародышевыми оболочками (желточный мешок, амнион, аллантоис).

Внутриутробный тип развития характерен для высших млекопитающих и человека. Яйцеклетки при этом типе развития почти не содержат питательного материала. Все жизненные функции зародыша осуществляются через материнский организм; в связи с этим из тканей матери и зародыша образуются сложные провизорные органы, в первую очередь плацента. Этот тип онтогенеза наиболее поздний в филогенетическом отношении и наилучшим образом обеспечивает выживание зародыша.

В онтогенезе различают два основных периода: эмбриональный и постэмбриональный. Для высших животных и человека принято деление на пренатальный или антенатальный (до рождения) и постнатальный (после рождения).

В последние годы предложено также выделить проэмбриональный период, предшествующий образованию зиготы.

Проэмбриональный период

Проэмбриональный период развития связан с образованием гамет (гамето́генез). Из предыдущих глав известно, что га́мето́генез заканчивается образованием половых клеток (сперматозоидов и яйцеклеток) с гаплоидным набором хромосом.

Процессы, характеризующие ово́генез, приводят не только к редукции числа хромосом в ядрах, но и к формированию сложных структур в цитоплазме.

Речь идет прежде всего о накоплении в яйцеклетках желтка. В зависимости от количества желтка и характера его распределения различают три основных типа яиц: изолецитальные, телолецитальные и центролецитальные (рис. 67).

Изолецитальные яйца желтка содержат немного и он распределен равномерно по всей клетке. Такие яйца встречаются у иглокожих, низших хордовых, млекопитающих.

Телолецитальные яйца, характерные для моллюсков, земноводных, рептилий, птиц, содержат большое количество желтка, сосредоточенного на одном из полюсов — вегетативном. Противоположный полюс, содержащий цитоплазму без желтка и ядра, называется анимальным.

В центролецитальных яйцах желток находится в центре клетки, а цитоплазма расположена на периферии; таковы яйца насекомых.

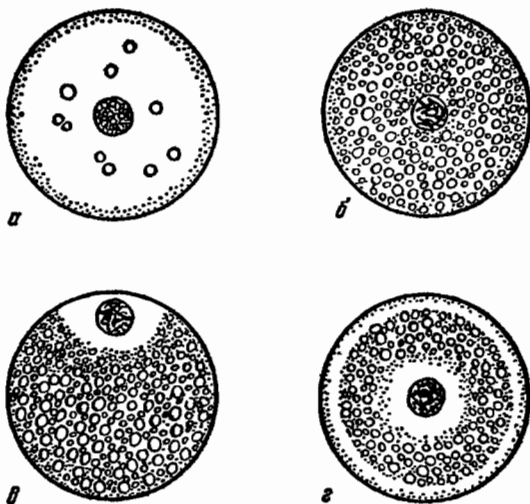


Рис. 67. Типы яйцевых клеток по количеству и расположению желтка.

а — алецитальное яйцо; б — голецитальное (изолецитальное); в — телолецитальное; г — центролецитальное.

Различное строение яиц связано с приспособлением к условиям развития и закрепилось в процессе эволюции.

У животных, которые в постэмбриональный период проходят стадию личинок (иглокожие, насекомые, амфибии), яйца содержат сравнительно немного желтка. Личинки покидают яйцевые оболочки до окончания развития и продолжают его вне яйца.

У многих животных с неличиночным типом онтогенеза яйца телолецитальные.

У животных с внутриутробным типом развития (млекопитающие) яйца бедны желтком и он распределен в них равномерно (олиголецитальные и изолецитальные).

В проэмбриональном периоде развития яйцеклетки, помимо накопления желтка, приобретают также ряд структур, о которых будет сказано ниже.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Эмбриональный период, или эмбриогенез (от греч. *embryon* — зародыш), начинается с момента проникновения сперматозоида в яйцеклетку, т. е. с образования зиготы. Время окончания этого периода при разных типах онтогенеза связано с различными моментами развития: при личиночном типе — с выходом из яйцевых оболочек, при неличиночном — с выходом из защитных оболочек, при внутриутробном — с моментом рождения.

В эмбриональном периоде различают следующие стадии: зиготы, дробления, гаструляции, образования зародышевых листков, гисто- и органогенеза. Зародыши млекопитающих и человека до образования зачатков органов принято называть эмбрионом, а в дальнейшем — плодом.

Зигота

Зигота, образующаяся в результате слияния женской и мужской гамет,— одноклеточная стадия развития нового организма. В главе VI уже говорилось, что во время внутренней фазы оплодотворения происходит слияние женского и мужского пронуклеусов. Одновременно сложные процессы идут в цитоплазме; их удалось проследить на яйцеклетках, оплодотворение которых протекает в воде.

В цитоплазме яйцеклеток находятся зерна желтка, митохондрии и ряд других структур, видимых под микроскопом на живых объектах. Их присутствие маркирует различные участки цитоплазмы, поэтому в оплодотворенной яйцеклетке удалось проследить значительные перемещения цитоплазмы, отражающиеся на всем дальнейшем развитии.

В неоплодотворенных яйцах морского ежа *Paracentrotus lividus* в корковой области равномерно расположены зерна красного пигмента. После оплодотворения они перемещаются и образуют красный пояс ниже экватора, в то время как анимальный и вегетативный полюса обесцвечиваются. Таким образом, создается три зоны цитоплазмы: в анимальной части яйца — непигментированная, ниже экватора — пигментированная и на вегетативном полюсе — бесцветная. В дальнейшем из цитоплазматического материала верхней бесцветной зоны формируется эктодерма, из пигментированной зоны — энтодерма и из нижней — элементы мезодермы.

В зиготах асцидий, земноводных и других животных также установлены значительные перемещения цитоплазмы, в результате чего определяются участки, из которых в дальнейшем развиваются те или иные органы и ткани. В это же время появляется ярко выраженная двусторонняя симметрия. Установлено, что и в зиготе млекопитающих и человека также до начала дробления происходит дифференциация цитоплазмы и появляется билатеральная симметрия яйца.

Дробление

Начальный этап развития оплодотворенного яйца (зиготы) носит название дробления. Характер дробления зиготы обусловлен типом яйцеклетки. В изолецитальном, бедном желтком оплодотворенном яйце лан-

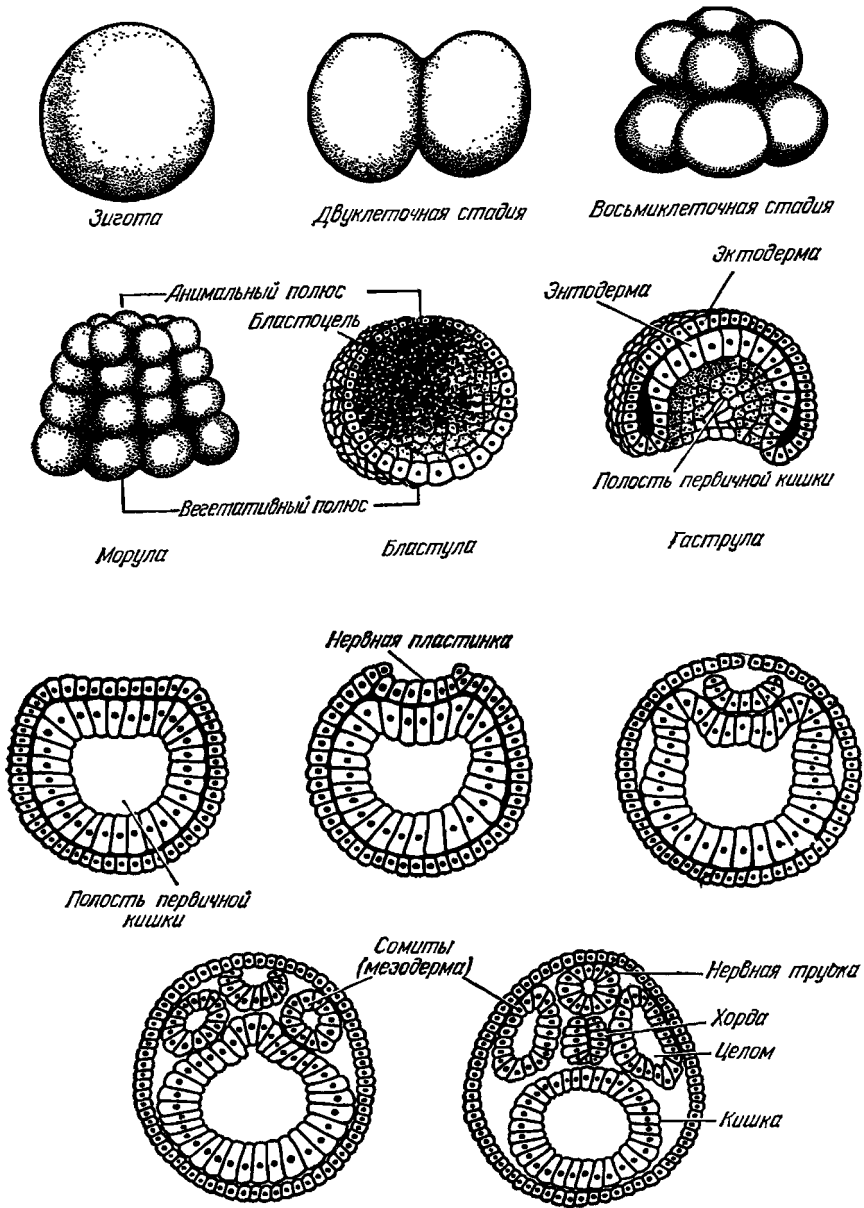


Рис. 68. Дробление и гастрюляция ланцетника.

цетника (рис. 68) первая борозда дробления в виде щели начинается на анимальном полюсе и постепенно распространяется в продольном меридиональном направлении к вегетативному, разделяя яйцо на две клетки — 2 бластомера. Вторая борозда проходит также продольно, но перпендикулярно первой — образуется 4 бластомера. Третья борозда проходит экваториально: образуется 8 бластомеров, затем 16, 32, 64 и т. д. При каждом последующем дроблении клетки становятся мельче,

так как бластомеры, не достигнув своих первоначальных размеров, вновь делятся. Однако клетки, расположенные на вегетативном полюсе, несколько крупнее, чем на анимальном.

В результате ряда последовательных дроблений формируется группа клеток, тесно прилегающих друг к другу. У некоторых животных такой зародыш напоминает ягоду шелковицы или малины. Он получил название **морулы** (от лат. *morula* — тутовая ягода).

В телолеситальных яйцах, перегруженных желтком, дробление может быть как полным (т. е. дробится все яйцо), но равномерным, так и неполным. Бластомеры вегетативного полюса из-за обилия инертного желтка всегда отстают в темпе дробления от бластомеров анимального полюса. Полное, но неравномерное дробление характерно для яиц амфибий. У рыб, птиц и некоторых других животных дробится лишь часть яйца, расположенная на анимальном полюсе; получается неполное, частичное или дискоидальное дробление. Часть желтка остается вне бластомеров; последние располагаются на желтке в виде диска.

У млекопитающих желтка в яйцах мало, поэтому дробление полное, но также неравномерное. В различных бластомерах оно идет с разным ритмом и можно наблюдать стадии 2, 3, 6, 7, 9, 10 и т. д. бластомеров. Одни из них — светлые — располагаются по периферии, другие — темные — находятся в центре. Из светлых клеток образуется окружающий зародыш **трофобласт**, клетки которого выполняют вспомогательную функцию и непосредственно в формировании тела зародыша не участвуют. Клетки трофобласта обладают способностью растворять ткани, благодаря чему зародыш внедряется в стенку матки. Далее клетки трофобласта отслаиваются от клеток зародыша, образуя полый пузырек. Полость трофобласта заполняется жидкостью, диффундирующей в нее из тканей матки. Зародыш в это время имеет вид узелка, расположенного на внутренней стенке трофобласта. В результате дальнейшего дробления зародыш принимает форму диска, распластанного на внутренней поверхности трофобласта.

В процессе дробления увеличивается число бластомеров, однако каждый бластомер не вырастает до размеров исходной клетки. К концу периода дробления весь зародыш лишь ненамного крупнее зиготы. Это объясняется тем, что митотические циклы дробящейся зиготы не имеют типичной интерфазы. Во время дробления митотические деления следуют быстро друг за другом. Полагают, что в периоде зиготы процессы редупликации ДНК обеспечивают необходимое ее количество на весь период дробления.

Дробление яйца заканчивается образованием **бластулы** (от греч. *blastos* — росток). С этого времени клетки зародыша принято называть не бластомерами, а **эмбриональными клетками**. У ланцетника бластула образуется по достижении зародышем 128 клеток. В силу накопления продуктов жизнедеятельности бластомеров между ними появляется полость (**бластоцель**). При полном равномерном дроблении (как у ланцетника) бластула имеет форму пузырька со стенкой в один слой клеток, который назван **бластодермой**. Стадию бластулы проходят зародыши всех типов животных.

Гастрюляция

У всех многоклеточных животных следующим за бластулой этапом развития является **гастрюляция** (от греч. *gastre* — чрево сосуда; *gaster* — желудок). Гастрюляция это сложный процесс перемещения эмбрионального материала с образованием двух или трех слоев тела зародыша, называемых зародышевыми листками. В процессе гастрюляции можно выделить два этапа: первый — образование — **экто- и энтодермы** (двуслойный зародыш) и второй — образование **мезодермы** (трехслойный

зародыш). У животных с изолецитальным типом яиц гастрюляция идет путем инвагинации, т. е. впячивания (рис. 69, а). Вегетативный полюс бластулы впячивается внутрь наподобие того, как можно ввернуть стенку продырявленного резинового мяча. Противоположные полюса бластодермы почти смыкаются, так что бластоцель либо исчезает полностью, либо от него остается незначительная полость, а из шара возникают полушария, но с двуслойной стенкой.

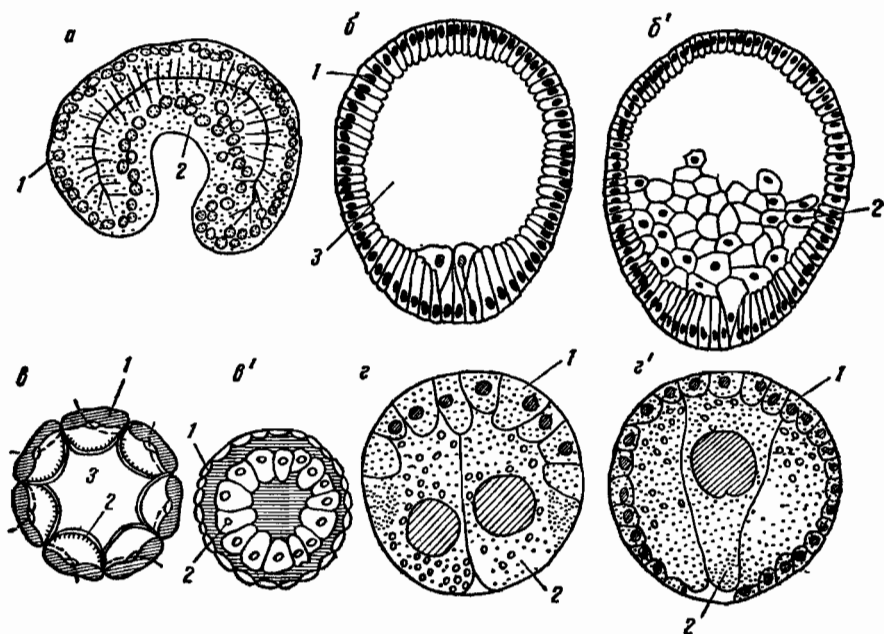


Рис. 69. Типы гаструл.

а — инвагинационная гастрюла; б, б' — две стадии развития иммиграционной гастрюлы; в, в' — две стадии развития деляминационной гастрюлы; г, г' — две стадии развития эпиморфической гастрюлы.

1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — бластоцель.

Внешний слой клеток носит название наружного листка, или эктодермы (от греч. *ectos* — снаружи, *derma* — кожа), внутренний слой — внутреннего листка, или энтодермы (от греч. *entos* — внутри). Полость называется гастродолем, или первичной кишкой, а вход в кишку получают наименование blastopora. Края его сближаются, образуя губы; различают верхнюю и нижнюю губы blastopora.

Гастрляция происходит не только путем инвагинации. Другими способами гастрляции являются деляминация (расслоение), эпиволия (обрастание) и иммиграция (проникновение внутрь) (рис. 69, б, в, г).

Образование гастролы путем иммиграции характерно для кишечнополостных. Этот способ заключается в массовом активном вселении клеток бластодермы в бластоцель. Такая гастрала образуется без бластопора. Эпигония встречается у животных, имеющих телолепитальные яйца. При этом способе гастральной мелкие клетки анимального полюса, размножаясь, обрастают и покрывают снаружи крупные, богатые желтком клетки вегетативного полюса, которые становятся внутренним слоем. При деляминации клетки зародыша делятся параллельно его поверхности, образуя наружный и внутренний зародышевые листки.

Чаше всего имеет место смешанный тип гастрюляции, когда одновременно происходит и впячивание, и обрастание, и миграция. Так протекает, например, гастрюляция у земноводных.

На стадии двух зародышевых листков заканчивается развитие губок и кишечнополостных. У всех организмов, относящихся к типам, стоящим на более высоких ступенях эволюции, развивается три зародышевых листка.

Третий, или средний, зародышевый листок называется мезодермой (от греч. *mesos* — средний), так как он образуется между наружным и внутренним листком.

Различают два основных способа образования мезодермы: телобластический и энтероцельный. Телобластический способ встречается у животных, относящихся ко многим типам беспозвоночных. заключается он в том, что вблизи blastopora с двух сторон первичной кишки во время гастрюляции образуется по крупной клетке — телобласту. В результате размножения телобластов, отделяющих от себя мелкие клетки, формируется мезодерма.

Энтероцельный способ характерен для хордовых. В этом случае с двух сторон от первичной кишки образуются выпячивания — карманы (целомические мешки). Внутри карманов находится полость, представляющая собой продолжение первичной кишки (гастропеля). Целомические мешки полностью отшнуровываются от первичной кишки и разрастаются между экто- и энтодермой. Клеточный материал этих участков дает начало среднему зародышевому листку — мезодерме. Дорсальный отдел мезодермы, лежащий по бокам от нервной трубки и хорды, расчленен на сегменты — сомиты. Вентральный отдел мезодермы образует сплошную боковую пластинку, находящуюся с боков кишечной трубки. Первыми сведениями о зародышевых листьях наука обязана русским академиком К. Ф. Вольфу (1759), Х. И. Пандеру (1817) и Е. Э. Бэру (1828). Многочисленные тщательные исследования по изучению ранних стадий развития животных, принадлежащих к различным типам, были выполнены в 70-х и 80-х годах прошлого века создателями эволюционной эмбриологии А. О. Ковалевским и И. И. Мечниковым. Они проследили образование зародышевых листков у беспозвоночных животных. В 1871 г. А. О. Ковалевский выдвинул теорию зародышевых листков, полагающую соответствие их у всех систематических групп животных. Так была установлена общность эмбриологического развития всего животного мира и родственные связи между беспозвоночными и позвоночными. Дифференцированный на три эмбриональных закладки зародышевый материал дает начало всем тканям и органам развивающегося зародыша. Положение главнейших из них, так называемых осевых органов, намечается уже в процессе самой гастрюляции. Это хорошо прослеживается на примере ланцетника и позвоночных. В теле зародыша, покрытого эктодермой (см. рис. 68), размещаются клеточные скопления, дающие начало формированию хорды, кишечной трубки, сомитам мезодермы. Участок эктодермы над хордой образует клеточный материал нервной пластинки. Такое расположение осевых органов в теле зародыша в результате гастрюляции характерно для всех хордовых животных и человека.

Гистогенез и органогенез

Дальнейшая дифференцировка эктодермы, энтодермы и мезодермы обеспечивает формирование различных тканей и систем органов. Так, из эктодермы развиваются ткани нервной системы (очень рано обособляющиеся в виде нервной пластинки в составе эктодермы), наружный покров кожи — эпидермис и его производные: ногти, волосы, сальные и потовые железы, эмаль зубов, воспринимающие клетки органов зрения, слуха, обоняния и т. п.

Как уже было сказано, нервная системы у хордовых закладывается дорсально, т. е. на спинной стороне зародыша. Нервная пластинка в со-

развития. Оказалось, что при пересадке ядер из клеток бластулы и ранней гаструлы в большинстве случаев было возможно нормальное развитие. При пересадке ядер клеток более поздних стадий, яйцеклетка нормально не развивалась. Было высказано предположение, что во время дробления и гаструляции в клетках зародыша происходит изменение потенциальных возможностей.

Уже в опытах Гертвига, упоминавшихся выше, было обнаружено, что при развитии одни части зародыша воздействуют на другие. Еще более убедительно это взаимовлияние частей развивающегося зародыша показано на примере формирования глаза.

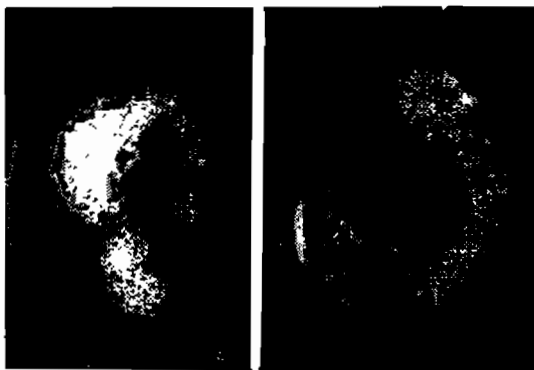
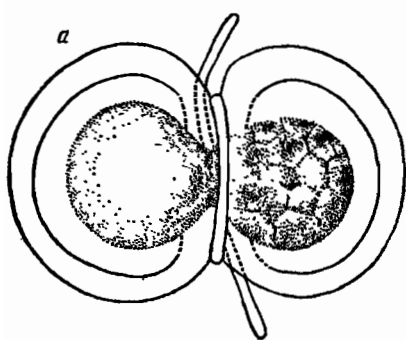


Рис. 71. Перешнуровка яйца тритона после оплодотворения.
а — схема перешнуровки; б, в — развивающийся зародыш.

Наиболее ранняя закладка глаза представляет собой вырост участка ткани промежуточного мозга — глазной пузырь, растущий по направлению к кожной эктодерме, где на месте их сближения образуется хрусталик в виде впячивания эктодермы (рис. 72). Если закладку глазного пузыря удалить на одной стороне зародыша, то на этой стороне хрусталик не сформируется. Наоборот, если закладку глазного пузыря пересадить под кожу в другом месте головы или туловища, то здесь на границе эктодермы возникает хрусталик. Выяснилось далее, что хрусталик в свою очередь оказывает влияние на формирование глазной чаши. Таким образом, развитие одного органа подготавливает формирование последующих.

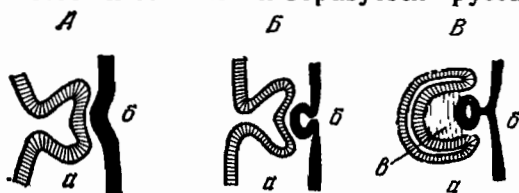


Рис. 72. Схема развития глаза позвоночных.
А, Б, В — последовательные стадии развития: а — глазной пузырь; б — зачаток хрусталика; в — стекловидное тело.

Дальнейшие исследования по взаимодействию между частями зародыша привели к открытию так называемых организаторов и организационных центров. Предпосылкой этого открытия, принадлежавшего Г. Шпеману (1869—1941), послужили следующие эксперименты. При нормальном развитии тритона спинная эктодерма гаструлы превращается в зачаток нервной трубки, но если ее пересадить, например, на брюшную сторону зародыша, то она разовьется в кожу живота. Если же на спинную сторону пересадить участок, который при нормальном развитии дает кожу брюшной стороны, то на новом месте он разовьется в нервную трубку (рис. 73). Следовательно, в стадии ранней гаструлы судьба зачатков еще не детерминирована, т. е. не определена.

Итак, эктодерма, находящаяся на спинной стороне зародыша, при обычном эмбриогенезе дает зачаток нервной системы. Но далее оказалось, что если в ранней стадии удалить участок верхней губы бластопора, прилежащий к эктодерме на спинной стороне зародыша, то образования нервной трубки не произойдет. Наоборот, если верхнюю губу бластопора пересадить на кожу в любой участок гастролы, то здесь из прилегающих клеток будет сформирована нервная трубка. Более того, если на спинную сторону нормальной гастролы подсадить дополнительную верхнюю губу бластопора из другого зародыша, то в этом участке образуется сначала

дополнительная нервная трубка, а затем весь комплекс осевых органов.

Так было выяснено, что в зародыше появляются участки, оказывающие определенное организующее влияние на окружающие их части и обуславливающие необходимую последовательность развития.

Шпеман пришел к выводу, что верхняя губа бластопора оказывает какое-то воздействие на клетки эктодермального слоя, направляя их развитие в сторону нервной пластинки. Эта область была названа организационным центром, а индуцирующее влияние — организатором (индуктором). В дальнейшем бы-

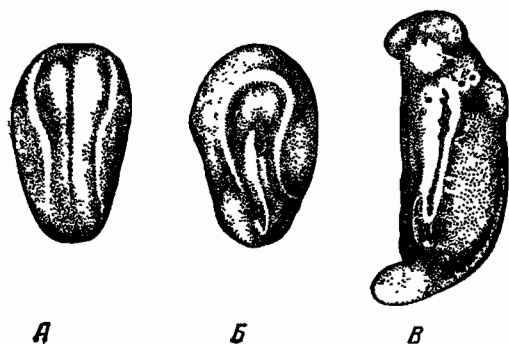


Рис. 73. Опыт Шпемана. Влияние организаторов у амфибий.

А — зародыш тритона в стадии образования нервной системы; Б — тот же зародыш со второй нервной пластинкой на брюшной стороне, образование которой вызвано пересадкой верхней губы бластопора, взятой от другого зародыша; В — зародыш, у которого на боку заметно развитие органов второго зародыша.

ли обнаружены организационные центры для развития и других органов.

Одно время предполагалось, что организационными центрами становятся те части эмбриона, которые в своем развитии опережают другие, т. е. являются наиболее дифференцированными. Но в дальнейшем оказалось, что это не всегда так. В ряде случаев организационными центрами оказываются менее дифференцированные участки зародыша.

Материальная природа организатора до настоящего времени неясна. Первым исследователям, работавшим в этой области, казалось, что организатор это какое-то одно определенное химическое вещество. При этом допускалось, что различные организационные центры отличаются друг от друга количеством этого вещества, чем и объясняется различная индукция разных органов. Далее было выяснено, что функцию организаторов (индукторов) в экспериментах могут выполнять самые различные живые и убитые органы и ткани. На смену количественной гипотезе природы организатора Ф. Леман и С. Тойвонен в 50-х годах выдвинули гипотезу качественной природы организатора. Предпосылкой создания этой гипотезы послужили эксперименты Тойвонена, проведенные в 1938 г. В этих экспериментах ткань печени рыб и морских свинок индуцировала почти исключительно передний мозг, а ткань почек — только туловище и хвостовые структуры. Было сделано предположение, что существует два качественно различных организатора (индуктора) и что они в разных количественных соотношениях могут индуцировать развитие органов. На ряде примеров высказанная гипотеза подтверждена экспериментально.

Следует указать, однако, что ни та, ни другая гипотезы не раскрывают химической природы организатора. Наряду с исследованиями, ставящими своей задачей поиски химической природы организаторов, по-

явились работы, посвященные изучению интенсивности метаболизма в различных частях зародыша.

Американский биолог Ч. Чайлд (1869—1954) в 30-х годах выдвинул представление о градиенте (от лат. *gradiens* — шагающий) физиологической активности организма зародыша. Было показано, что интенсивность окислительных процессов и других сторон метаболизма постепенно падает по направлению от головного отдела к хвостовому. Согласно Чайлду, развитие того или иного органа в той или иной части зародыша определяется интенсивностью метаболизма. Представления, высказанные Чайлдом, согласуются с данными школы Шпемана. Действительно, обнаружено, что в гастреле наиболее интенсивный обмен веществ происходит в области верхней губы бластопора, т. е. там, где нормально начинает развиваться нервная система.

В настоящее время принято считать установленным, что в основе формообразующего взаимодействия частей эмбриона лежат определенным образом координированные процессы обмена веществ. По-видимому, здесь имеют значение и определенные дозы веществ, продуцируемых различными частями зародыша, и интенсивность процессов метаболизма.

На процессы органогенеза оказывают влияние общие условия: уровень метаболизма, концентрация кислорода, а также механические факторы. Это очень демонстративно показано в экспериментах Г. В. Лопашова (1966), посвященных развитию структур глаза у амфибий. Оказалось, что сетчатка глаза и пигментный эпителий длительное время могут превращаться друг в друга. Направление развития их зависит от ряда внешних условий. При нормальном развитии глазного пузыря в наружной стенке, вплотную прилегающей к эктодерме покровов тела, происходит накопление продуктов жизнедеятельности и затруднено снабжение кислородом. Этим определяется направление развития глазного пузыря в сетчатку. Иные условия создаются в стенке пузыря, обращенной к мозгу. Здесь тонкий слой клеток омывается внешней средой, продукты жизнедеятельности удаляются, имеет место свободный доступ кислорода. Это способствует образованию пигментной оболочки.

Если в эксперименте ткань, которая должна дать сетчатку, поместить в условия хорошего снабжения кислородом, она дифференцируется в пигментную оболочку и, наоборот, ткань, которая должна дать пигментную оболочку, в условиях плохого снабжения кислородом дает сетчатку. Эксперименты по пересадке частей зародышей, находящихся в различных стадиях развития, показали важную роль взаимодействия его частей. Оказалось, что части зародыша, нормально дающие одни органы, будучи пересаженными на новое место, дают другие органы, т. е. те, которые должны образоваться в данном месте. Такое развитие получило название *зависимой дифференцировки*. Но в дальнейшем, когда дифференцировка уже началась, пересадка зачатков органа в другую область зародыша не меняет его развития, так как характер его уже определен. В таких случаях говорят о *независимой дифференцировке*. В развитии органов обычно имеет место переход от *зависимой дифференцировки* к *независимой*.

Экспериментально установлено, что отдельные части цитоплазмы яйца имеют различную морфологическую и химическую структуру, а следовательно, и разный характер метаболизма. Это тоже накладывает отпечаток на формирование частей зародыша.

Биохимическими и иммунологическими методами показано, что образованию органов предшествует появление определенных белков, характерных для этих морфологических структур. Следовательно, изменение обмена предшествует формообразованию и направляет его. Во всех случаях любой морфологически выявляемой дифференцировке в организме предшествует дифференцировка биохимическая, смена форм обмена.

Одной из основных закономерностей развития является гетерохронность, т. е. разновременность образования закладок органов и различная интенсивность их развития. Так, головной конец у всех хордовых развивается быстрее, чем органы, расположенные позади него, т. е. каудально (от лат. *cauda* — хвост). У человека зачаток верхней конечности развивается быстрее, чем зачаток нижней. Все структуры спинного и стволовой части головного мозга (нервные клетки и их связь с периферией) созревают быстрее, чем нейроны полушарий. Оказалось, что сроки закладки и быстрота развития органов зависят от времени начала функционирования этого органа; быстрее развиваются те органы и системы органов, которые раньше должны начать функционировать. Отсюда говорят о «созревании» органа или системы, т. е. готовности их вступить в функцию.

Экспериментальное изучение развития животных привело к представлению о так называемых критических периодах. Под этим термином понимаются периоды, когда зародыш наиболее чувствителен к повреждающему действию разнообразных факторов, могущих нарушить нормальное развитие. Иными словами, это периоды наименьшей резистентности (устойчивости) зародышей к факторам внешней среды.

Так, в развитии рыб А. Н. Трифонова (1934) и другие исследователи обнаружили три критических периода: первый — в начале или середине дробления, второй — в начале гастрюляции и третий, совпадающий с формированием осевых органов. Развивающиеся икринки в этих стадиях особенно чувствительны к недостатку кислорода, высокой или низкой температуре, механическим воздействиям (тряске) и т. д. Однако не следует думать, что в любые критические периоды зародыш одинаково чувствителен ко всем повреждающим факторам. Известный советский эмбриолог П. Г. Светлов считает, что в один критический период зародыш более чувствителен к температурным воздействиям, в другой — к химическим и т. д. В критические периоды у зародышей сильно изменяется метаболизм, резко усиливается дыхание, меняется содержание РНК, иммунологически выявляются новые, ранее отсутствовавшие, белки. Одновременно падает темп роста. При повреждении икринок в критические периоды «лечащими», т. е. восстанавливающими норму, факторами могут оказаться кислород и нуклеиновые кислоты. Различают критические периоды, общие для всего организма, и критические периоды в развитии отдельных органов.

Всестороннее изучение критических периодов показывает, что они совпадают с активной морфологической дифференцировкой, с переходом от одного периода развития к другому, с изменением условий существования зародыша. Так, переход зиготы к дроблению создает для зародыша иные условия взаимосвязи в организме как целостной системе. То же происходит и с наступлением гастрюляции. У млекопитающих имплантация бластоцисты в стенку матки является переломным моментом — критическим периодом, переходом к новым условиям питания и газообмена, требующим новых приспособлений. Развитие плаценты и переход к плацентарному питанию и газообмену представляют собой новый переломный этап в жизни зародыша и требуют новых приспособлений.

В отношении развития человека П. Г. Светлов в работах, опубликованных в 1959—1962 гг., подчеркивает большое значение следующих критических периодов: периода имплантации (6—7-е сутки после зачатия), периода плацентации (конец 2-й недели беременности) и перинатального периода (роды). С этим критическим периодом в организме новорожденного связаны резкое изменение условий существования и перестройка в деятельности всех систем организма. В этот крити-

ческий момент в организме изменяется характер кровообращения, газообмена, питания и т. д.

Кроме того, отмечены критические периоды развития отдельных органов, падающие на различные сроки жизни человеческого эмбриона.

Изучение критических периодов в эмбриогенезе указывает на необходимость охраны материнского организма от вредных факторов, особенно в самые первые недели беременности. Условия существования зародыша в это время отражаются на его эмбриональном развитии, а следовательно, и на всей дальнейшей жизни.

РЕАЛИЗАЦИЯ ДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Из зиготы развивается организм, все клетки которого имеют один и тот же генотип. Тем не менее различные органы, ткани и клетки в нем имеют неодинаковое строение и выполняют различные функции. В вопросе о том, как происходит реализация генотипа в онтогенезе, остается много неясного.

Еще К. А. Тимирязев обратил внимание, что белая и красная окраска лепестков примулы, как и окраска цветов других растений, зависит от окислительно-восстановительных ферментов и их ингибиторов (от лат. *inhihere* — удерживать), т. е. от веществ, тормозящих или прекращающих химические реакции, действие которых находится в тесной связи с условиями среды.

У микроскопического грибка — нейроспоры обнаружено несколько рас, каждая из которых способна обитать только на определенных питательных средах, потому что каждая раса обладает своим, отличным от других рас, качеством и количеством ферментов. Аналогичные факты известны относительно многих микроорганизмов.

Установлено, что в основе ряда наследственных аномалий и болезней человека лежит недостаточная активность некоторых ферментов.

Эти, как и многие другие факты, привели к убеждению, что гены действуют через кодируемые ими ферменты. Такая точка зрения, получившая широкое распространение, в сжатом виде сформулирована в теории: «один ген — один фермент — один признак». В настоящее время эта формулировка может быть несколько более детализирована: ген (ДНК) — и-РНК — белок (фермент) — признак.

Но, принимая эту схему, необходимо иметь в виду, что сам ген не производит определенного белка, а тем более и самого признака. Развитие признака связано со всем генотипом через многие последовательные процессы, в протекании которых большую роль играет и среда.

И все же, набор генов во всех клетках одинаков, а различные клетки имеют различное строение, входят в состав органов, отличающихся друг от друга и по морфологии и по функциям. Чем обусловлено это отличие?

Уже в яйцеклетке можно обнаружить неравномерное распределение компонентов цитоплазмы. При дроблении яйца различные участки цитоплазмы попадают в различные бластомеры. Это различие в характере цитоплазмы может служить регулятором считывания различных генов в различных бластомерах и таким образом влиять на ход дифференцировки. Благодаря нарастающим различиям в химизме, все больше изменяется и реализация генотипов в этих клетках.

Между отличающимися друг от друга клетками и их комплексами возникают взаимоотношения типа организаторов и градиента физиологической активности, также оказывающие влияние на неоднородную реализацию генотипа в различных частях зародыша.

При изучении гигантских хромосом в клетках насекомых удалось выяснить, что в отдельных местах хромосомы образуются вздутия (пuffed). Хромосомные нити в этих участках деспирализованы. По-видимому, эти участки хромосомы наиболее активно функционируют. Участки, в кото-

рых появляются «пуффы», меняются в зависимости от стадии развития. Отсюда можно сделать вывод, что в различные периоды развития организма, а также в различных частях его тела функционируют то одни, то другие гены.

Для того чтобы происходил синтез информационной РНК, молекула ДНК должна быть раскрученной. Это раскручивание может иметь характер волнообразно движущейся петли, последовательно включающей в активное состояние разные локусы ДНК, но не приводящей к раскручиванию всей молекулы. Возможно одновременное раскручивание в ре-

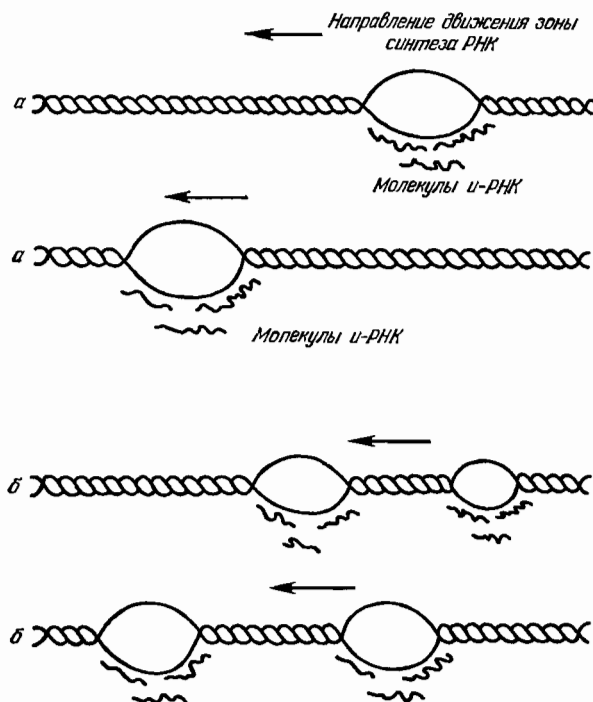


Рис 74. Возможные варианты волнообразного раскручивания двойной спирали ДНК.

а — в каждый данный момент активен только один ген, б — случай одновременной активности двух генов.

зультате возникновения нескольких последовательных волн, следующих друг за другом с определенным разрывом. Гипотетическая схема этого процесса изображена на рис. 74.

Интересные исследования А. А. Нейфаха (1959—1965) позволили выяснить время, совпадающее с началом вступления генотипа в активную регуляцию процесса онтогенеза. Объектом исследования А. А. Нейфаха были развивающиеся яйца рыбы выюна, которые облучались летальными дозами рентгеновых лучей. Несмотря на такое воздействие, зародыши, облученные на различных стадиях дробления, и бластулы продолжали развитие. Развитие останавливалось лишь перед началом гастрюляции, независимо от того, на какой стадии зародыши подвергались облучению. Загадочный факт нашел объяснение после детального исследования состава РНК в развивающихся зародышах. Оказалось, что еще при овогенезе в яйцеклетке накапливается запас информационной РНК, которая регулирует развитие зиготы до начала гастрюляции. С началом гастрюляции происходит накопление новой информационной РНК, нуклеотидный состав которой определяется ДНК самой зиготы.

Есть основания полагать, что различные гены начинают функционировать на различных стадиях онтогенеза, совпадающих с критическими периодами. Такой вывод напрашивается на основании того, что под влиянием повреждающих факторов физической и химической природы возникают нарушения нормального развития, напоминающие собой мутации. Так, советский исследователь И. А. Рапопорт действием солей серебра получил у дрозофилы высокий процент особей с желтым телом, таких же, как при соответствующей мутации. Фенотипические изменения, имитирующие мутации, получили название *фенокопий*. Не исключена вероятность, что фенокопии возникают в результате того, что повреждающие факторы препятствуют реализации соответствующего гена.

К регулированию деятельности генов имеют отношение белки и гистоны, входящие в состав хромосом наряду с ДНК. Эти белки, по-видимому, подавляют образование РНК. Такое предположение сделано на основании опыта, в котором после удаления из клеток значительной части гистонов, образование РНК в ядре возрастало в несколько раз. С другой стороны установлено, что гормоны усиливают функцию генов.

Таким образом, белки (ферменты) образуются в результате деятельности генов, но деятельность генов регулируется белками: гистонами и гормонами. Процесс онтогенеза представляет собой цепь реакций, регулирующихся по принципу обратной связи. В этой цепи накопление определенных веществ, образующихся в результате деятельности генов, может либо тормозить, либо стимулировать функцию генов.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ЖИЗНИ МАТЕРИ НА РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША И ПЛОДА

Влияние условий жизни матери на развитие зародыша и плода, сложные взаимоотношения между матерью и эмбрионом изучены еще очень слабо. Однако уже накопилось немало примеров, говорящих о том, что многие факторы, воздействию которых подвергалась мать (возможно, во время критических периодов развития зародыша), отражаются на эмбрионе.

А. П. Дыбан (1962) показал, что при неполноценной диете у крыс зародыши погибают во время первого критического периода. Но это происходит не потому, что бластоциста неспособна к имплантации, а потому, что эпителий матки не подготовлен к восприятию зародыша. К таким же последствиям, по его данным, приводят нарушение нормальной деятельности эндокринной системы матери.

Между матерью и плодом устанавливаются тесные гормональные связи. В случае недостаточной функции какой-либо железы внутренней секреции у матери происходит гипертрофия (чрезмерное увеличение) соответствующей железы у эмбриона. Однако, в таких случаях, в пост-эмбриональный период, дальнейшее развитие этой железы нарушается. О взаимосвязи между органами материнского и зародышевого организмов говорят также эксперименты по пересадке на эмбрион кусочков органов взрослых животных. Так, пересаженный кусочек селезенки стимулировал успешный рост того же органа у куриного зародыша (О. Е. Вязов).

В различные периоды развития эмбрион оказывается чувствительным к самым различным физическим и химическим воздействиям. Так, введение в матку и даже прием внутрь хинина, прием алкоголя, отравление токсическими веществами, недостаток кислорода и т. д. могут нарушить развитие различных органов, в первую очередь нервной системы эмбриона. Иногда после воздействия названными факторами рождаются микроцефалы (греч. *mikros* — малый, *kephale* — голова); иногда у зародыша полностью отсутствует головной мозг. Подобные уродства получены экспериментально на животных, подвергавшихся аналогичным воздействиям.

Причиной ряда уродств являются токсины паразитов. Отмечены разнообразные пороки развития при заболевании матери токсоплазмозом, возбудитель которого одноклеточный организм из типа простейших — токсоплазма (*Toxoplasma gondii*).

На развитии эмбриона и плода сказываются и другие заболевания, перенесенные матерью во время беременности или до нее. Установлено, что перенесенное в начале беременности вирусное заболевание — краснуха, не сказывающееся существенно на здоровье женщины может оказывать влияние на развитие эмбриона, а следовательно и на постэмбриональное развитие. У ребенка могут возникнуть пороки в строении сердца, органов зрения и слуха, пороки развития верхнечелюстных и небных костей, известные под названием «заячья губа» и «волчья пасть».

В западной Европе несколько лет назад родилось несколько сот уродов (рис. 75) у тех матерей, которые принимали как снотворное патентованное лекарственное средство — талидомид, выпускавшееся одной из крупных западногерманских фармацевтических фирм. Уродство заключалось в отсутствии или недоразвитии конечностей, нарушениях в строении скелета, лица и других органов.

В настоящее время установлено, что и ряд других фармакологических веществ в организме беременной женщины вызывает гибель плодов или уродства.

Поскольку тератогенным (греч. *teratos* — чудовище, урод; *genesis* — происхождение), т. е. вызывающим уродства, действием обладают не все лекарственные средства, необходимо для беременных подбирать соответствующие препараты. Обнаружено, что мощным повреждающим тератогенным фактором являются рентгеновы лучи, а также любое ионизирующее облучение. Эти факты говорят о необходимости соблюдать осторожность при назначении рентгеноскопических и флюорографических процедур беременным.



Рис. 75. Уродство как следствие влияния экзогенного фактора на беременную мать (употребление талидомида).

Как известно, гаметы до оплодотворения развиваются в организме будущих родителей (проэмбриональный период онтогенеза). Каковым будет это развитие — не безразлично для дальнейших этапов онтогенеза. В этой связи особый интерес представляют, например, опыты по облучению молодых самок крыс небольшой дозой рентгеновых лучей. В дальнейшем эмбриональная смертность в потомстве подопытных животных оказалась значительно выше, чем в контроле. Объясняется это тем, что рентгеновы лучи повреждали еще незрелые половые клетки. Все эти данные говорят о необходимости оберегать организм женщины не только во время беременности, но и на всех этапах онтогенеза.

НАРУШЕНИЕ НОРМАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ. АНОМАЛИИ, ПОРОКИ РАЗВИТИЯ И УРОДСТВА

Незначительные отклонения от нормы развития называют аномалиями. Резкие отклонения, нарушающие функцию органа и целого организма или делающие организм нежизнеспособным, носят название поро-

ков развития и уродств. К числу сравнительно частых отклонений от нормы относится рождение моноплодными организмами одновременно нескольких детенышей, т. е. близнецов.

Различают однойцевых и разнотцевых близнецов. Если полное раздвоение зародыша произошло на стадии двух бластомеров или на стадиях гастролы, то рождаются вполне нормальные однойцевые (точнее, однозиготные) близнецы. Поскольку они развились из одной зиготы, то обязательно имеют одинаковый генотип и пол и настолько сходны, что трудно отличимы друг от друга. Очень редко наблюдается расщепление зародыша не на две, а большее число частей (полиэмбриония). От однойцевых близнецов существенно отличаются разнотцевые (точнее разпозиготные) близнецы. Последние могут быть разных полов, быть похожи

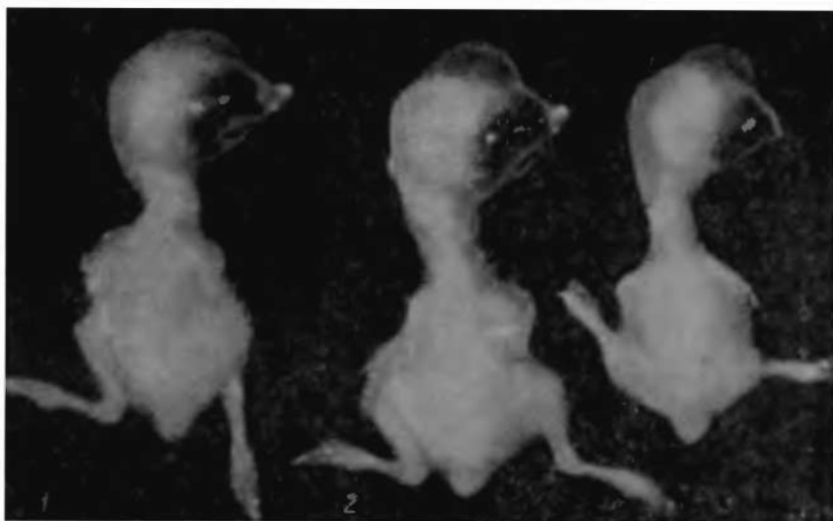


Рис. 76. Фенокопия наследственных пороков. Хондродисплазия конечностей, полученная экспериментально введением питулина в желточный мешок куриного эмбриона (по В. Н. Павловой и И. М. Прохоровой).

1, 2 — контрольные эмбрионы; 3 — подопытный эмбрион.

друг на друга не более, чем обычно дети в одной семье. Образуются они в результате одновременного созревания двух (или большего числа) яиц, например по одному в каждом из обоих яичников, и приблизительно одновременно оплодотворенных.

Один из известных пороков развития — это соединенные («сросшиеся») близнецы. Называют их иногда сямскими, по имени местности в юго-восточной Азии, где в начале прошлого века родилось два сросшихся брата. Они были соединены друг с другом в области груди и бедер. Известны другие случаи сросшихся близнецов — одно туловище с двумя головами и одна голова с двумя туловищами. Иногда один из близнецов является лишь придатком, «сателлитом» на другом.

Соединенные близнецы всегда однойцевые, но образование их может осуществляться двумя путями: путем неполного раздвоения зародыша и путем срастания двух однойцевых близнецов на ранних стадиях развития. В последнем случае расположение частей тела обоих близнецов может быть не вполне симметрично.

Расщепление отдельных эмбриональных зачатков приводит к появлению дополнительных элементов в органе, например к полидактилии (увеличению числа пальцев). Противоположный порок развития — слияние одноименных зачатков влечет за собой, например, синдактилию (срастание пальцев). При слиянии зачатков нижних конечностей рождаются

сиреновидные уроды, если сливаются зачатки глаз — то «циклопы» — одноглазые, и т. д.

К апомалиям развития, встречающимся у человека, относятся также атавизмы, т. е. проявление признаков далеких животных предков, таковы: остатки жаберных щелей на шее (свищи), чрезмерное оволосение, сохранение удлиненного копчика (хвоста) и т. п.

Ряд пороков развития у человека имеет наследственный характер, т. е. вызван изменением генотипа. Однако такие же пороки могут быть и фенотипическими наследственных изменений, возникших под влиянием повреждающих факторов (кислородного голодания, отравления, ионизирующей радиации и т. д.) без изменения генотипа. К их числу относятся упомянутые выше уродства, вызванные талидомидом. Такие пороки развития, как волчья пасть, заячья губа, близорукость, глухота и многие другие бывают как наследственными, так и врожденными.

В последнее время в ряде экспериментальных исследований на зародышах птиц и млекопитающих получены экспериментальные модели пороков развития скелета и внутренних органов (В. Ландауэр и др.). Изменяя различные стороны обмена путем введения тератогенных (т. е. вызывающих порок развития) веществ в организм беременных самок или желточный мешок зародыша, удается получить нарушение нормального развития эмбриона (эмбриопатию), фенотипически сходное с наследственным пороком, причиной которого было изменение генотипа (рис. 76). На тех же экспериментальных моделях была установлена принципиальная возможность вернуть развитие зародыша к норме своевременным введением витаминов (В. Н. Павлова, И. М. Прохорова). Возможность фенотипирования наследственных нарушений, моделирования в эксперименте на животных наследственных болезней открывает перспективы для изучения сущности и механизмов действия гена. Более далекая перспектива подобных исследований предполагает поиски таких средств и методов воздействия на развивающийся организм, которые могли бы предупредить развитие дефектов, как кодируемых отягченным генотипом, так и вызванных средовыми факторами, нарушающими нормальное развитие.

Глава IX. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Периодизация постэмбрионального развития

После рождения, или вылупления, начинается постэмбриональный, или постнатальный, этап онтогенеза, в течение которого происходит дальнейшее развитие организма.

У различных видов животных постнатальный этап жизни может продолжаться от нескольких дней до десятков и даже сотен лет (200—300 лет у черепах и крокодилов). Продолжительность индивидуальной жизни — видовой признак, не зависящий от высоты организации.

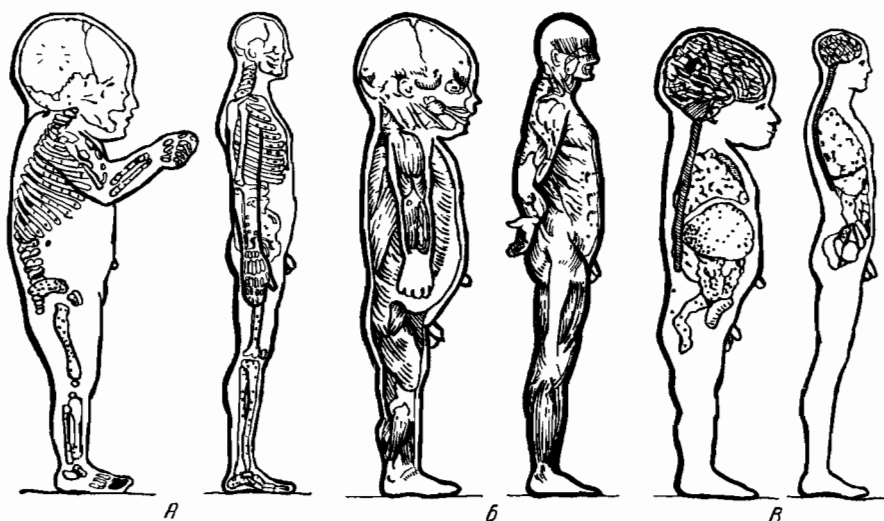


Рис. 77. Относительные размеры скелета (А), мышечной системы (Б), центральной нервной системы и внутренних органов (В) у новорожденного (слева) и взрослого человека (справа).

В постэмбриональном онтогенезе можно выделить следующие периоды: 1) ювенильный (до полового созревания); 2) зрелый, или пубертатный (взрослое половозрелое состояние); 3) период старости, заканчивающийся естественной смертью.

Ювенильный период (от лат. *juvenilis* — юный) протекает по-разному в зависимости от типа онтогенеза. В этом периоде различают прямое и не прямое развитие. Первое из них характерно для организмов с личиночным и внутриутробным типом развития, второе — для организмов с личиночным типом развития.

При прямом развитии выклюнувшиеся из яйцевых оболочек или новорожденные существа отличаются от взрослой формы преимущественно размерами, а также недоразвитием ряда органов и пропорциями тела. Сказанное относится не только к животным, но и человеку. Рис. 77 наглядно иллюстрирует относительные размеры скелета, мышц, центральной нервной системы и внутренних органов новорожденного и взрослого человека.

При непрямом развитии личинка претерпевает превращение, иначе называемое метаморфозом (от греч. *metamorphosis* — превращение). Личинка может резко отличаться от взрослой формы. В ней не только могут отсутствовать или быть неразвитыми органы, необходимые в половозрелом состоянии, но имеются многие временные провизорные органы. Однако у некоторых животных личинки весьма сходны со взрослыми организмами, например у насекомых, относящихся к отрядам прямокрылых, полужесткокрылых, вшей и др.

МЕТАМОРФОЗ

Метаморфоз широко распространен у представителей различных типов животных. Он встречается у кишечнополостных, плоских и круглых червей, моллюсков, членистоногих, а из хордовых у оболочников и земноводных.

Развитие с превращением появилось как одно из приспособлений к условиям обитания и нередко связано с переходом личиночных стадий из одной среды обитания в другую. В качестве примеров развития с превращением рассмотрим метаморфоз у насекомых и земноводных.

Метаморфоз у насекомых. По характеру развития все насекомые делятся на имеющих неполное превращение и имеющих полное превращение (рис. 78).

В первом случае из яйцевых оболочек выходит насекомое, близкое по строению ко взрослому, но гораздо меньших размеров. В результате интенсивного питания оно растет, но хитинизированный покров препятствует увеличению линейных размеров и объема. Это приводит к линьке, во время которой сбрасывается хитинизированный покров, ставший тесным. Под ним находится новая мягкая кутикула, лежащая складками. После сбрасывания старого покрова новая кутикула расправляется. Размеры животного увеличиваются. Прodeлав несколько линек, животное достигает зрелости, у него развиваются крылья, созревают половые железы, проявляются наружные половые придатки.

При полном метаморфозе от яйцевых оболочек освобождается личинка, резко отличающаяся от взрослой особи. У бабочек она называется гусеницей. И при этой форме метаморфоза личинка по мере роста несколько раз линяет. Но для превращения во взрослую форму (имаго) она должна пройти стадию куколки. У некоторых насекомых куколки подвижны, у других — неподвижны. В стадии куколки личиночные органы подвергаются растворению (гистолизу). Процессы гистолиза осуществляются фагоцитами. Сохраняются лишь нервная система, зачатки половых желез и особые закладки — имагинальные диски, за счет которых в это же время формируются органы взрослого насекомого, но остаются они в сжатом, свернутом состоянии. В то время, когда взрослая форма покидает покровы куколки, в сжатые имагинальные органы поступает кровь и они расправляются, после чего начинает откладываться хитин и покровы тела твердеют.

Метаморфоз у земноводных (рис. 79). Личинки земноводных — типичные обитатели воды. Метаморфоз земноводных связан с переходом от личиночного жаберного дыхания к легочному дыханию взрослых форм. Параллельно этому перестраиваются все системы органов: отрастают конечности, рассасываются жабры и хвост, укорачивается кишечник, меняется характер пищи и химизм пищеварения, изменяется строение челюстей и всего черепа, изменяются кожные покровы, глубокие преобразования происходят в системе органов кровообращения.

Провизорные органы личинок. О провизорных органах животных, которым свойствен неличиночный и внутриутробный типы развития, говорилось в предыдущей главе. Для личинок также характерно наличие провизорных органов, среди которых имеются как связанные с повторе-

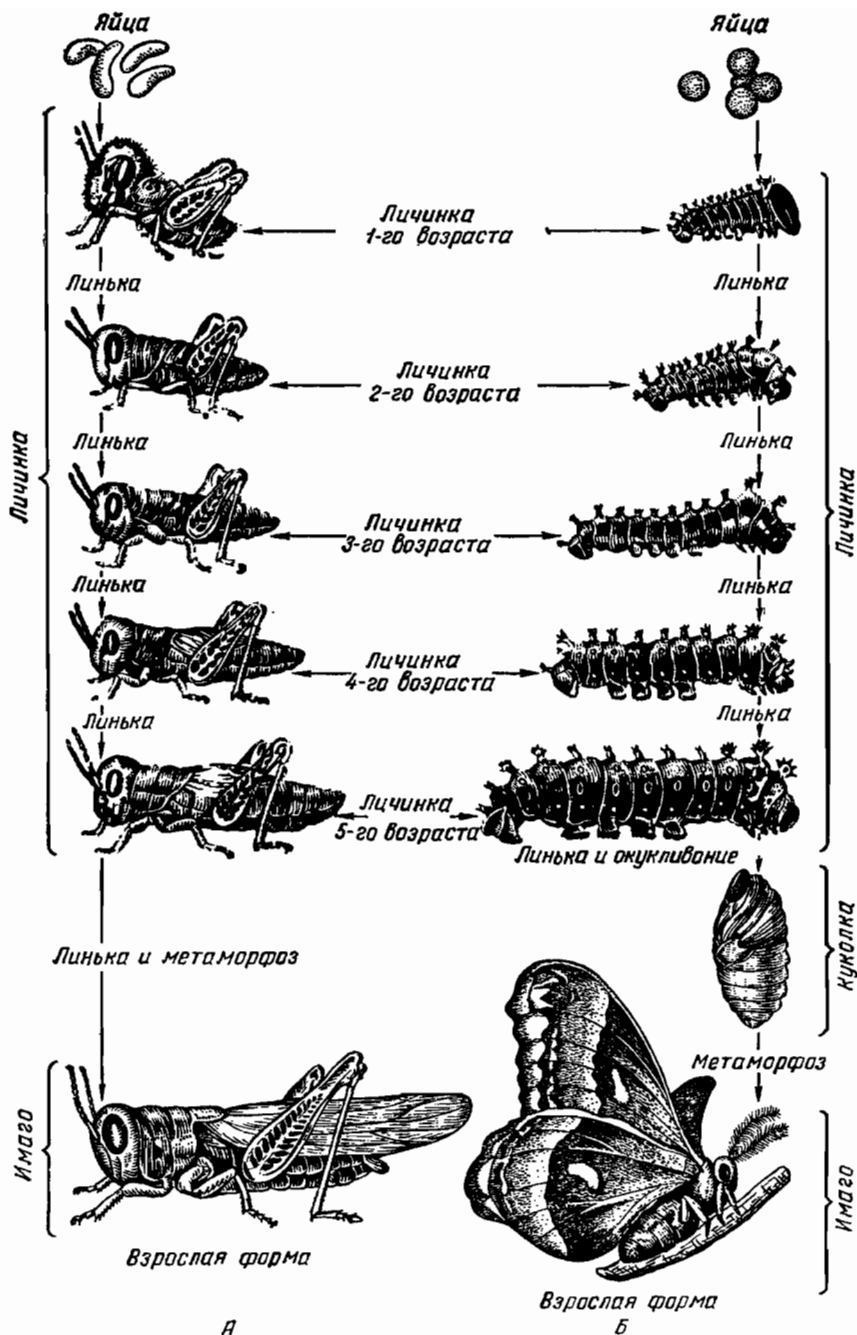


Рис. 78. Метаморфоз у насекомых.

А — неполный метаморфоз у кузнечика; Б — полный метаморфоз у бабочки.

нием признаков предков, так и являющиеся приспособительными к условиям существования.

Особенностями организации головастика, повторяющими признаки предков, следует признать рыбообразную форму с длинным хвостом на конце, отсутствие пятипалых конечностей, жаберное дыхание, один круг кровообращения.

К особенностям морфологии головастика, имеющим приспособительное значение в соответствии с условиями среды обитания, относятся спе-

циальный аппарат на нижней стороне головы, служащий для прикрепления к подводным предметам — присоска; более длинный, чем у взрослой лягушки, кишечник (по сравнению с размерами тела), что связано с питанием растительной, а не животной пищей, как это характерно для взрослой лягушки.

У личинок многих видов насекомых к числу особенностей, связанных с повторением признаков предков, следует отнести внешнюю форму (червеобразная форма тела гусениц бабочек, личинок жуков, двукрылых и многих других). Проявляются эти признаки и в строении ряда органов.

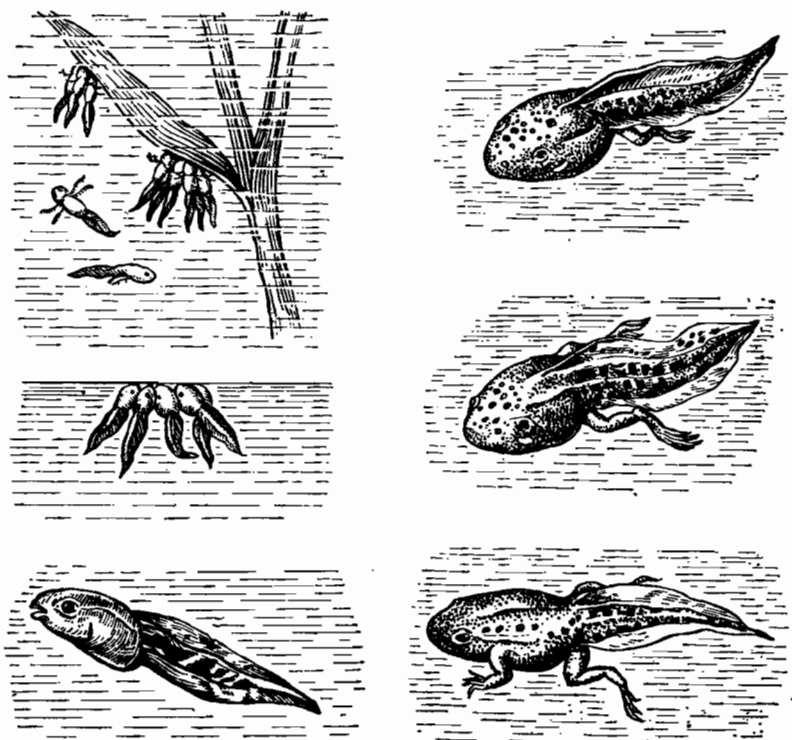


Рис. 79. Последовательные стадии развития головастика лягушки.

К числу приспособительных признаков относятся, например, особенности в строении яиц, личинок и куколок комаров, связанные с обитанием в воде. Яйца их снабжены плавательными камерами. Личинки имеют приспособления для плавания и прикрепления к подводным предметам. Пищеварительная система их приспособлена к питанию водорослями, бактериями и другими мелкими организмами, в то время как самки комаров в половозрелом состоянии питаются кровью.

У всех насекомых личиночная стадия имеет приспособительное значение еще и потому, что насекомые растут только в этот период онтогенеза. У многих видов насекомых продолжительность личиночных стадий значительно превышает срок существования взрослой особи. Личинки иногда накапливают резервные вещества для жизни взрослого насекомого, которое может совсем не питаться или поглощает очень мало питательных веществ.

На течение метаморфоза как беспозвоночных, так и позвоночных оказывают существенное влияние гормоны, секретируемые специальными железами (см. ниже).

Одной из наиболее характерных черт онтогенеза является увеличение размеров развивающегося организма, т. е. рост. Он связан с увеличением количества и размеров клеток и накоплением массы внеклеточных образований.

По характеру роста всех животных можно разделить на две группы с определенным и неопределенным ростом.

Неопределенный рост наблюдается у моллюсков, ракообразных, рыб, земноводных, рептилий и других животных, не прекращающих расти в течение всей жизни. Определенный рост свойствен тем организмам, которые к определенному возрасту прекращают расти, например насекомым, птицам, млекопитающим. Однако резкой грани между определенным и неопределенным ростом провести не удастся. Человек, млекопитающие, птицы после прекращения роста все же могут несколько увеличиваться в размерах.

Рост характеризуется рядом закономерностей. Изучению их много работ посвятил американский зоолог Майнот (1852—1914). Крупным исследователем этих закономерностей был отечественный ученый И. И. Шмальгаузен (1884—1963).

Наглядное представление о темпе роста можно получить при изображении его графически. Для этого на горизонтальной оси (абсциссе) следует отложить время в днях, месяцах или годах, а по вертикальной оси (ординате) — абсолютные размеры, т. е. рост или вес. Обычно в таких случаях кривая роста приобретает S-образную форму. Установлено, что интенсивность роста больше в начале онтогенеза, а затем постепенно снижается и что в разные периоды индивидуального развития она неодинакова. И. И. Шмальгаузен выяснил, что на протяжении определенных отрезков онтогенеза интенсивность роста характеризуется более или менее постоянной величиной, получившей название константы роста. Так, по данным этого автора, у человека на протяжении первого года жизни константа роста в среднем равна 1,3. Далее она падает до 0,7. В период полового созревания (от 12 до 19 лет) константа поднимается до 1,6, а затем до окончания роста находится на уровне 0,6.

Изучая эмбриогенез куриного зародыша, И. И. Шмальгаузен пришел к выводу, что в онтогенезе происходит чередование периодов роста и дифференцировки и что периоды депрессии роста характеризуются усиленной дифференцировкой и наоборот. Со сменой этих периодов и связаны изменения константы роста. Следует все же заметить, что оба процесса (рост и дифференцировка) всегда сопутствуют друг другу. Допустимо говорить лишь о преобладании то одного, то другого процесса. Кроме того, в то время как в одном органе преобладает рост, в другом могут преобладать процессы дифференцировки и наоборот. Дифференцировка приводит к определенным качественным изменениям клеток, обуславливающим снижение или полную потерю их способности к размножению. Так, высокодифференцированные нервные и мышечные клетки не размножаются. Поэтому единство двух процессов — роста и дифференцировки — в конце концов приводит к тому, что организм достигает зрелости и у него прекращается рост (как у животных с определенным ростом) или он в значительной мере замедляется (как у организмов с неопределенным ростом).

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ

Формирующими факторами в развитии растений являются свет, влажность, количество и качество минерального питания.

Животные для нормального роста и развития нуждаются в полиоценном (как по качеству, так и по количеству) питании. Пища должна вклю-

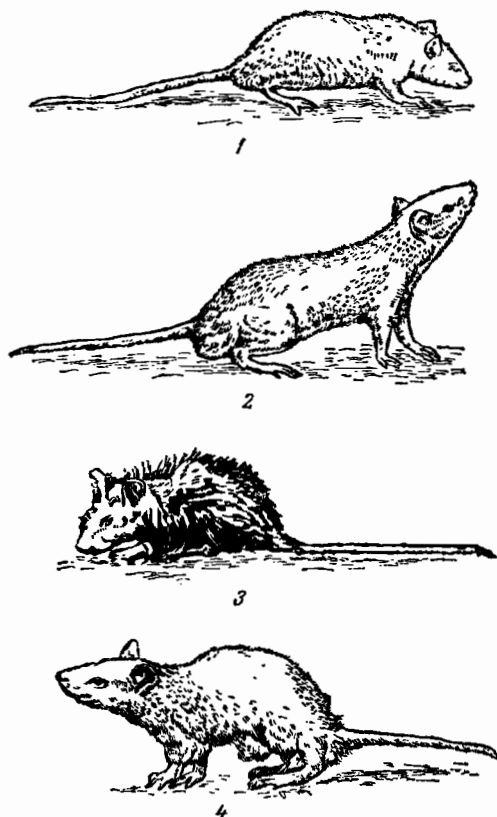


Рис. 80. Влияние питания неполноценными белками на рост крыс.

1 — крыса на диете без лизина; 2 — та же крыса после введения в рацион лизина; 3 — крыса на диете без валина; 4 — та же крыса спустя 25 дней после добавки в рацион валина.

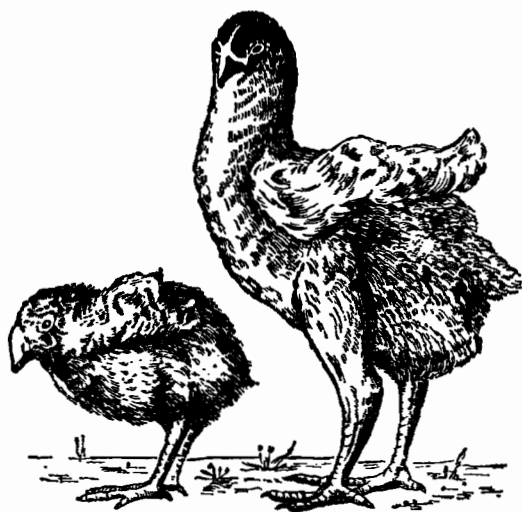


Рис. 81. Влияние освещения солнечными лучами на рост цыплят. Цыплята одного возраста получали одинаковую пищу, не содержащую витамина D. Один цыпленок (справа) подвергался получасовому ежедневному освещению солнцем.

чать все необходимые аминокислоты. Недостаток каких-либо незаменимых аминокислот влечет прекращение роста, нарушение развития и гибель (рис. 80).

Из витаминов наиболее важная роль принадлежит витаминам A, D, группы B. Для нормального роста необходимы минеральные соли и микроэлементы.

Существенное влияние на рост и развитие оказывают такие факторы среды, как кислород, температура, свет, химизм и т. п.

Роль света для растущих организмов сказывается прежде всего в том, что с ним связан синтез витамина D (рис. 81). Поэтому свет можно считать важным фактором роста и развития.

В качестве примера, показывающего влияние химизма среды на формирование, могут служить опыты, проведенные на рачке *Artemia salina*. Этот рачок обитает в пресных и солоноватых водах. При выращивании в пресной воде придатки в виде вилочки у него на брюшке на последнем сегменте принимают крупные размеры с большим числом щетинок. По мере повышения концентрации солей в воде конец брюшка изменяется: сначала щетинки, а затем придатки брюшка уменьшаются и, наконец, в наиболее соленой воде исчезают, а все брюшко становится удлинненным.

НЕЙРО-ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ

Существуют, как известно, гуморальные и нервные механизмы, регулирующие процессы жизнедеятельности.

Гормоноподобные активные вещества, существующие у растений, получили название фитогормонов. Они влияют на различные жизненные отправления растений.

У всех животных в процессе жизнедеятельности образуются химически активные вещества, оказывающие влияние на метаболизм и, следовательно, на все процессы жизнедеятельности. Нервные клетки как позвоночных, так и беспозвоночных животных вырабатывают гормоны, получившие название **нейросекретов**.

Нейросекреты беспозвоночных животных регулируют деятельность ряда эндокринных желез, имеющих непосредственное отношение к росту и развитию.

Влияние эндокринных желез и нейросекреции на процессы роста и развития установлено у членистоногих. Росту членистоногих сопутствует периодическая линька. Выяснено, что линьке предшествует выделение эпидермисом линичного секрета. Он растворяет белки внутренних слоев кутикулы, благодаря чему ее верхний слой сбрасывается (животное линяет). Затем эпидермис выделяет новый секрет, под действием которого кутикула вновь твердеет.

Как оказалось, процесс линьки ракообразных и насекомых, а также деятельность секреторных желез эпидермиса регулируются гормонами, образующимися и накапливающимися в мозгу. У ракообразных в нервных клетках образуется гормон, препятствующий линьке. Он накапливается в синусной железе, расположенной в глазном стебельке. Когда количество гормона падает ниже определенного уровня, наступает линька. Поэтому у животных с удаленной синусной железой происходят непрерывные линьки, без стадий покоя между ними.

В качестве одной из эндокринных желез насекомых описаны так называемые прилегающие тела, расположенные около «мозга». Удаление этих желез приводит к преждевременному завершению развития. Наоборот, пересадка этой железы от молодых личинок особям старших возрастов вызывает дополнительные линьки и рост до гигантских размеров.

Установлено, что в «мозгу» насекомых вырабатывается проторакотропный гормон (ПТТГ), который стимулирует эндокринную деятельность других эндокринных желез.

У взрослых насекомых установлена гормональная регуляция таких процессов, как созревание яиц и наступление диапаузы, т. е. временной, связанной с сезоном года, приостановки активной жизнедеятельности.

Взаимоотношения в деятельности эндокринных желез у насекомых весьма напоминают таковые у позвоночных.

К железам внутренней секреции у позвоночных относятся щитовидная, околотитовидная, поджелудочная, надпочечники, гипофиз, эпифиз и половые железы. Между всеми эндокринными железами существует тесная взаимосвязь, регулирующаяся по принципу обратных связей. Выяснено влияние гормонов гипофиза на половое созревание, на эндокринную функцию гонад, щитовидной железы и надпочечников.

Известно также, что на деятельность эндокринных желез оказывают воздействие факторы внешней среды. Так, свет через нервную систему оказывает влияние на гипофиз, вырабатывающий гонадотропный гормон, стимулирующий деятельность половых желез. Такое влияние света особенно четко проявляется у животных, которым свойственна сезонная цикличность размножения. Дополнительное освещение в осенне-зимний период вызывает у птиц усиление деятельности половых желез и развитие вторично-половых признаков.

В опытах на головастиках лягушки установлено влияние гормонов щитовидной железы на метаморфоз. Если у головастика удалить щитовидную железу, то рост будет длительно продолжаться, а метаморфоз не наступит. Наоборот, если ввести в корм головастика лягушки или личинок других земноводных препараты щитовидной железы или ее гормон, то метаморфоз значительно ускоряется. В результате маленькие

головастики начинают превращаться в лягушку. Можно получить лягушонка длиной всего в 1 см.

Удаление щитовидной железы у молодых млекопитающих влечет за собой задержку роста (рис. 82), недоразвитие половых органов и нарушения в поведении.

У человека при понижении функции щитовидной железы, наступившем в раннем детском возрасте, происходит нарушение процессов окостенения, задерживается рост. Человек остается карликом с нарушенной конфигурацией черепа и другими аномалиями в строении тела. У такого человека половое созревание не наступает, психическое развитие останавливается; это заболевание, называемое кретинизмом, сопровождается идиотией.

Подсадкой железы, а также продолжительным приемом гормональных препаратов щитовидной железы можно добиться нормализации развития.

В гипофизе различают переднюю, среднюю и заднюю доли, в которых вырабатываются различные гормоны. Один из них — соматотропный — образуется в передней доле.

У человека встречается как повышение, так и понижение функции этой доли гипофиза. При пониженной функции гипофиза в детском или юношеском возрасте развивается гипофизарная карликовость (нанизм). При нанизме рост замедляется, но органы тела сохраняют нормальные пропорции. Повышение функции передней доли гипофиза сопровождается увеличением роста скелета в длину, приводящим к гигантизму, но нормальные пропорции тела также сохраняются.

Прекращение секреции соматотропного гормона совпадает с половым созреванием. Если же этот гормон выделяется в зрелом возрасте, происходит патологический рост отдельных органов. Обычно при этом заболевании наблюдается разрастание костей кисти, стопы и лица.

Между гормонами гипофиза и функцией щитовидной железы установлена взаимозависимость. Если у головастиков лягушки удалить гипофиз, то метаморфоз не происходит, так как в отсутствие гипофиза щитовидная железа прекращает выделять свой гормон. Пересадка гипофиза такому головастiku восстанавливает функцию щитовидной железы и приводит к завершению метаморфоза.

Гипофиз образует также гонадотропный гормон, необходимый для полового созревания и поддержания нормального функционирования половых желез у зрелых животных. Подсадкой гипофиза можно влиять на половое созревание. Н. Л. Гербильским в 30-х годах был разработан способ ускорения созревания половых желез у рыб, что имеет большое практическое значение в искусственном рыборазведении. М. М. Завадовский (1891—1957) ввел в практику животноводства применение гонадотропного гормона для борьбы с бесплодием и повышения многоплодия овец.

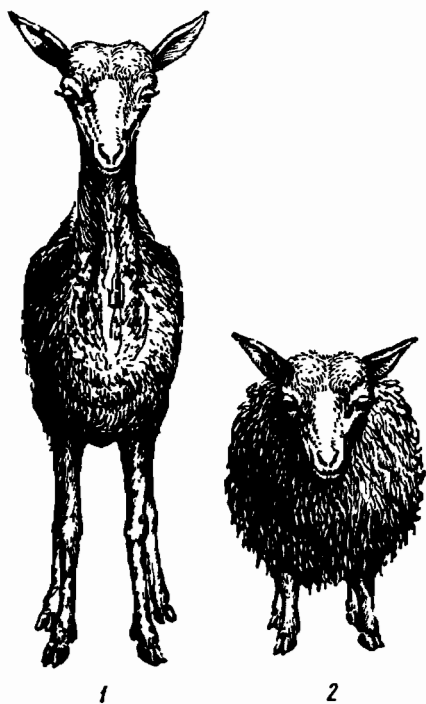


Рис. 82. Влияние гормонов щитовидной железы на рост коз.

1 — нормальное четырехмесячное животное;
2 — коза того же возраста, но с удаленной щитовидной железой.

Во время беременности увеличивается образование гонадотропного гормона, выделяемого в большом количестве с мочой. Это используется в клинической практике для ранней диагностики беременности. Гонадотропный гормон в моче беременных обнаруживают биологическим методом по появлению вторично-половых признаков у рыбки-горчака, ускорению полового созревания у неполовозрелых мышей, а также созревания сперматозоидов у лягушек.

Ко времени полового созревания гипофиз начинает выделять гонадотропный гормон, вызывающий рост семенников и яичников и соответственно усиливающий секрецию половых гормонов, в свою очередь стимулирующих развитие вторичных половых признаков.

Доказано, что вторично-половые признаки у многих животных, в том числе у всех позвоночных и человека, зависят от деятельности половых желез.

Паразитическое ракообразное саккулина, поселяясь в крабе, приводит своего хозяина в состояние, получившее название паразитической кастрации, при которой разрушается половая железа и изменяется внешность самца: он становится сходным с самкой (рис. 83). У самцов лягушек

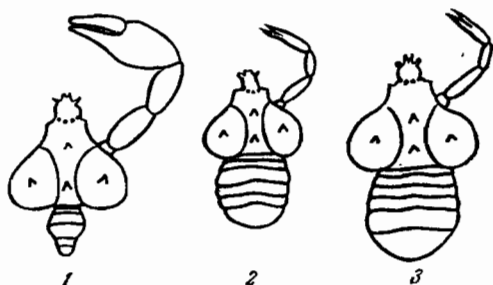


Рис. 83. Паразитическая кастрация у краба.
1 — самец; 2 — самка; 3 — самец с приобретенными признаками самки в результате паразитирования в его теле саккулины.

на большом пальце передних конечностей имеется утолщение — «брачная мозоль». Но у кастрированных особей это образование не развивается; если же кастрату пересадить семенник или только инъецировать мужской половой гормон — мозоль появляется.

М. М. Завадовский провел интересные опыты на курах (рис. 84). Из его опытов видно, что у кастрированных петухов гребень перестает расти, бледнеет и сморщивается, исчезают борожки, утрачивается способность петь, теряется мужской половой инстинкт, но сохраняется характерное для петухов яркое оперение. Кастрированная курица лишается полового инстинкта, а после линьки приобретает петушиное оперение. При пересадке кастрату (независимо от того, был ли он прежде самцом или самкой) семенника у него развиваются все признаки петуха, а если пересажен был яичник — то курицы.

Из этих демонстративных опытов видно, что не все вторично-половые признаки зависят от половых гормонов. Следует различать зависимые и независимые вторично-половые признаки. Зависимыми от мужского полового гормона у петуха оказались гребень, борожки, голос, поведение, независимым признаком — яркая окраска оперения.

У курицы ее скромное оперение и особенности поведения — зависимые от половых гормонов признаки.

О влиянии половых желез на развитие вторично-половых признаков у человека можно судить на основании многочисленных наблюдений.

Известно, что кастрированный (т. е. лишенный половых желез) мужчина приобретает внешнее сходство с женщиной. Это сказывается на характере оволосения, на отсутствии растительности на лице, отложении жира на груди и в области таза и т. д. Если операция произведена в раннем детстве, то изменение тембра голоса не наступает. Половое влечение у кастратов отсутствует.

Гормоны нашли широкое применение в клинике. В тех случаях, когда расстройства функции организма связаны с нарушением деятельности желез внутренней секреции, гормонотерапия в руках врача становится мощным лечебным средством.

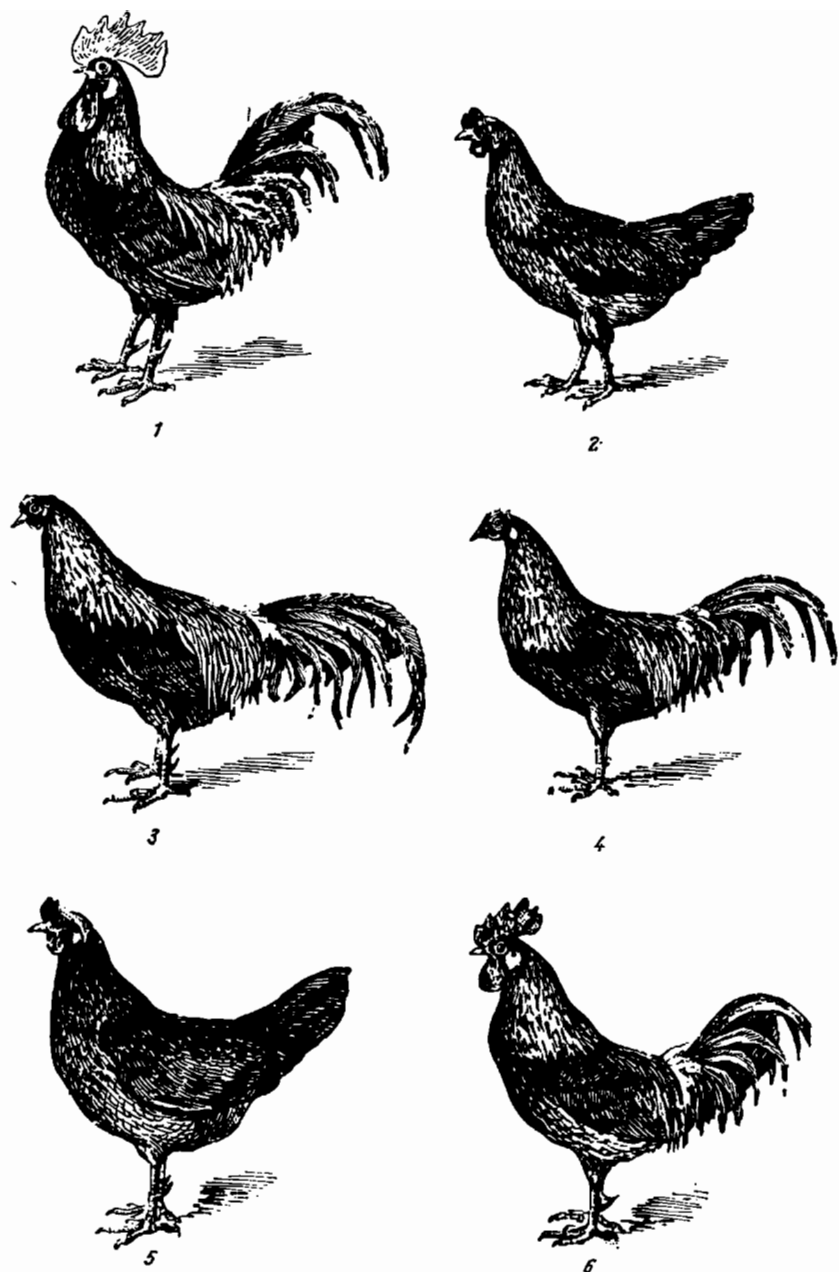


Рис. 84. Изменение признаков петуха и курицы под влиянием кастрации и пересадки половых желез. Левый ряд: нормальный петух (1), кастрированный петух (3), петух с пересаженным яичником (5); правый ряд: нормальная курица (2), кастрированная курица (4), курица с пересаженным семенником (6).

ЗЛОКАЧЕСТВЕННЫЙ РОСТ

Во взрослом организме продолжают процессы развития, связанные с делением и ростом клеток. Нарушение этих процессов влечет за собой образование злокачественных опухолей. К образованию опухоли, называемой иначе *б л а с т о м о й*, приводит избыточное, обычно не координированное со всем организмом, размножение (пролиферация) атипических клеток, в которых нарушены нормальные процессы жизнедеятель-

ности. Эти клетки не достигают развития, свойственного им в данной ткани, и начинают размножаться, не достигнув дифференцированного состояния.

Различают злокачественные и доброкачественные опухоли.

Для клеток злокачественной опухоли характерна способность к инвазивному росту, т. е. прорастанию в нормальные ткани, а также свойства метастазировать и выделять продукты распада. Под метастазированием понимается образование вторичных узлов опухолевого роста в органах, отдаленных от места возникновения первичной опухоли. Такие узлы (метастазы) развиваются в результате переноса и имплантации клеток исходного новообразования. Злокачественные новообразования, развивающиеся из эпителиальных тканей, называют раком (carcero), из тканей мезодермального происхождения — саркомой (sarcoma).

Рост доброкачественных опухолей не сопровождается прорастанием и разрушением окружающих тканей, но доброкачественные опухоли могут малигнизироваться, т. е. превращаться в злокачественные.

Злокачественные опухоли обнаружены у животных, относящихся к различным типам, и во всех классах позвоночных. Есть указание на существование опухолей у насекомых. Описан злокачественный рост у рыб, земноводных и пресмыкающихся. Подробно изучались злокачественные опухоли у птиц, например, — у кур.

Зарегистрированы случаи опухолей у всех видов млекопитающих, но частота их у различных видов неодинакова. Так, у морских свинок опухоли встречаются редко, а у белых крыс и мышей их находят довольно часто. Обнаружена строгая специфичность опухолей у животных, относящихся к различным видам, поэтому опухоли крысы не удастся привить мышам, морским свинкам, кроликам и наоборот. Лишь в исключительных случаях, когда иммунологические механизмы реципиента (т. е. животного, которому делается пересадка) были подавлены рентгеновским облучением или кортизоном, удавались подобные пересадки опухолей. Возможно, что человеку свойственна не только видовая, но и индивидуальная специфичность опухолей.

Выяснилось сходство в особенностях многих опухолей животных и человека. Это послужило основанием для экспериментального изучения опухолевого роста на животных. Первые исследования в этой области были выполнены русским ученым М. А. Новинским в 70-х годах прошлого века.

Изучение причин возникновения опухолей давно привело к представлениям о существовании бластомогенных факторов. Эти представления прежде всего возникли из наблюдений, что люди некоторых профессий чаще других заболевают определенными формами злокачественных опухолей. Так, еще в XVIII веке в Англии был описан рак трубчатистов. Далее у рабочих химических предприятий была обнаружена повышенная заболеваемость раком ряда органов. Это навело на мысль о существовании профессиональных вредностей, обуславливающих возникновение опухолей. Поиски привели к открытию ряда веществ, воздействие которых вызывало у животных злокачественный рост. Впервые в 1915 г. удалось вызвать опухоль на ухе кролика в результате систематического смазывания его каменноугольной смолой. Выяснилось, что бластомогенные свойства проявляют вещества различной химической природы; их известно очень много.

Обнаружено, что в процессе обмена веществ в самом организме могут возникать продукты, обладающие бластомогенными свойствами. По химической структуре это могут быть стероиды, продукты распада аминокислот. В настоящее время доказано, что избыток собственных гормонов гипофиза может приводить к развитию опухолей яичников, семенников, надпочечников. Таким образом, нарушение гормонального равновесия

может привести к развитию опухолевых процессов. Причина их кроется в потере координационных связей между нервной системой и железами внутренней секреции, а также между самими железами.

Канцерогенным свойством обладает ионизирующее излучение, в том числе рентгеновы и радиоактивные лучи, а также длительное солнечное облучение.

Таким образом, бластомогенными свойствами могут обладать различные химические и физические факторы, исходящие не только из внешней, но и из внутренней среды организма.

Параллельно теории, объясняющей опухолевый рост действием бластомогенных факторов, возникла теория вирусной этиологии злокачественного роста. Установлено вирусное происхождение лейкозов кур, мышей, крыс, крупного рогатого скота, бородавок у человека.

В последние десятилетия получила развитие генетическая или мутационная теория злокачественного роста. Эта теория отрицает наследование опухоли из поколения в поколение через половые клетки, а полагает возможным изменение наследственных свойств соматических клеток (соматические мутации). Клетки образуют клоны (последовательные генерации), обладающие новыми наследственными свойствами, повышенной способностью к размножению. Предполагается, что превращение их в клетки злокачественной опухоли может происходить в результате нескольких последовательных мутаций.

Казалось, что вирусная теория злокачественного роста находится в противоречии с генетической теорией. Однако и вирусы вызывают злокачественный рост лишь путем малигнизации клеток, т. е. изменяя их генетическую конституцию. Последнее может быть достигнуто включением наследственной информации вирусов в ядра соматических клеток. Можно допустить изменение наследственных свойств соматических клеток в результате внесения вирусом чужеродной ДНК, как при трансдукции у микроорганизмов.

Итак, концепция об изменении наследственных свойств клеток при бластомогенезе смогла дать единое объяснение, казалось бы, разным причинам злокачественных новообразований. Возможно, что победе над раком будет способствовать изучение генетики соматических клеток.

Глава X. ПРОЦЕССЫ СТАРЕНИЯ И ПРОБЛЕМЫ ГЕРОНТОЛОГИИ

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ

Продолжительность жизни растений и животных

Продолжительность жизни одноклеточных растений и животных часто равняется всего нескольким часам. У этих организмов при размножении делением прекращение существования материнской особи совпадает с размножением.

Большинство травянистых растений живет лишь один сезон и, образовав семена, погибает. Даже многолетние монокарпические растения (от греч. *monos* — один и *karpos* — плод, т. е. плодоносящие один раз в жизни) погибают вслед за образованием плодов. Здесь четко видна зависимость продолжительности жизни от размножения. Однако поликарпические (от греч. *poly* — много) растения плодоносят многократно и обнаруживают большую долговечность. Вишня живет до 100 лет, белая акация — до 200, ясень — до 250, тополь — до 300, роза — до 400, сосна — до 600, ель — до 1000, дубы и тисы — до 2000, а секвойи — до нескольких тысяч лет.

Среди животных таких долгожителей нет, но у некоторых видов продолжительность жизни также связана с размножением. Самцы пчел (трутни) погибают через несколько секунд после оплодотворения, а оплодотворенные самки (матки) живут до 6—7 лет. У поденок личиночная стадия продолжается около 3 лет, а взрослые насекомые живут всего несколько часов, до совершения акта размножения. Многие рыбы размножаются один раз в жизни и вскоре после этого погибают (бычки, угри, лососевые и др.), однако у большинства многоклеточных животных какой-либо связи продолжительности жизни с размножением подметить не удастся; нет связи и с систематическим положением животных. Для животных, относящихся к родственным группам, характерен резко различный срок жизни. Так, среди кишечнополостных актиния живет более 50 лет, а гидра — не больше 1—2 лет. Из кольчатых червей пиявка живет 25—30 лет, а дождевой червь — в 3 раза меньше.

Отмечено, что более крупные животные в общем живут дольше мелких, но и здесь полного совпадения нет. Некоторые моллюски живут до 100 лет и более, лягушки — 16 лет, жабы — 35—40 лет, голуби — 40—50 лет, гуси — 80—100 лет, орлы, попугаи — 100 лет, соколы — 150—160 лет, мыши — 5 лет, зайцы — 10 лет, крысы — 2—3 года, кроты — 40—50 лет, лошади — 30 лет, коровы — 20—35 лет, медведи — 50 лет, львы — 35 лет, слон — около 100 лет и т. д.

Несмотря на то что в отношении продолжительности жизни различных организмов трудно подметить какие-либо общие закономерности, они все же, по-видимому, существуют. Во всяком случае, отбор должен был закрепить такую хотя бы минимальную продолжительность жизни, которая обеспечивала достижение полового созревания и оставляла численность потомков, необходимую для поддержания существования вида, а для этого иногда требуется многократное повторение акта воспроизведения. Наконец, у высших животных необходим отрезок времени, в течение которого потомки еще нуждаются в «уходе» за ними со стороны родителей.

Ряд исследователей для установления возможной максимальной продолжительности жизни избрали другие критерии.

В начале прошлого века французский натуралист Ж. Бюффон подсчитал, что продолжительность жизни превышает период роста в 5—7 раз. Хотя этот коэффициент и не может считаться универсальным, все же во многих случаях такое совпадение имеется, что видно из следующих примеров: собака растет 2 года, живет 10—15 лет; кошка растет 1½ года, живет 8—10 лет; у крупного рогатого скота рост продолжается 4 года, а срок жизни — 20 лет; то же у лошади: 5 и 20—30 лет, у верблюда: 8 и 40 лет и т. д. Исходя из этих расчетов и ряда дополнительных данных, А. А. Богомолец, И. И. Шмальгаузен и другие исследователи пришли к заключению, что естественная продолжительность человеческой жизни может достигать 120—150 лет.

Продолжительность жизни человека

Средняя продолжительность жизни человека представляет собой величину непостоянную. Это объясняется тем, что она зависит не столько от биологических, сколько от социальных факторов. В Европе XVI века средняя продолжительность жизни человека равнялась 21 году, в XVII веке — 26 годам, в XVIII веке — 34 годам, а в начале XX века достигла 50 лет.

Среднюю продолжительность жизни населения Земли определяют многие факторы: инфекционные болезни и особенно детская смертность, войны, тяжелые условия жизни большинства людей в обществе с антагонистическими классами и т. д.

Влияние социальных условий на продолжительность жизни ярко видно из примеров, приводимых Марксом в «Капитале». В первой половине прошлого века в Манчестере средняя продолжительность жизни для людей состоятельного класса составляла 38 лет, а для рабочего класса — всего 17 лет; в Ливерпуле — 35 лет для представителей буржуазии и 15 — для пролетариата.

О влиянии социальных факторов на продолжительность жизни можно судить и по тому, что в царской России в начале XX века средняя продолжительность жизни была 34 года, а в СССР в настоящее время — 69 лет.

Можно полагать, что у людей, как правило, жизнь обрывается преждевременно в результате болезней и других причин. О том, что по своим биологическим данным человек может жить значительно дольше, можно судить на основании ряда примеров. В 1912 г. на праздновании столетия Бородинского сражения присутствовал ее участник Антон Винюков, которому в то время было 128 лет. Василий Тишкин умер в 1951 г. в возрасте 145 лет. Махмуд Эйвазов в 1960 г. скончался в возрасте 152 лет. Несколькими годами ранее в Пакистане умер в возрасте 180 лет вождь племени Махммад Афзал, а отец его прожил более 200 лет. Документально засвидетельствована продолжительность жизни в 207 лет англичанина Томаса Корне, родившегося в 1588 г. и умершего в 1795 г.

СТАРОСТЬ КАК ЭТАП ОНТОГЕНЕЗА

Морфофизиологическая характеристика процессов старения

Старение — общебиологическая закономерность, свойственная всем живым организмам.

Наука о старости — геронтология (от греч. *geron* — старец, *logos* — наука) выясняет основные биологические и социальные закономерности старения и дает рекомендации продления жизни. Геронтология (от греч. *geron* — старец, *iatros* — врач) — учение о нормализации

физиологических процессов в старости и о лечении заболеваний, появляющихся преимущественно в старческом возрасте.

Старость характеризуется рядом внешних и внутренних признаков. Возникновение их связано не только с календарным возрастом, но и с рядом других причин, из которых для человека наибольшее значение имеют социальные факторы и болезни. Поэтому следует различать физиологическую и преждевременную старость.

У стариков осанка становится согбенной, появляются седина и облысение, кожа истончается, теряет эластичность и покрывается морщинами, выпадают зубы, гаснет блеск глаз, притупляется острота органов чувств, постепенно снижается половая активность. Движения стариков теряют плавность, становятся медленными и неуверенными, снижается работоспособность, слабеет память. Однако у многих людей до глубокой старости сохраняется высокий уровень интеллектуальной деятельности, способность к обобщениям, к концентрации внимания в работе.

Если в молодом организме органы растут, то в старости они подвергаются обратному развитию — инволюции (от лат. *involutio* — изгиб). Уменьшаются размеры печени, почек, снижаются функциональные способности всех систем. Кровеносные сосуды теряют эластичность, становятся ломкими. В костях уменьшается содержание оссеина, накапливаются неорганические соли, хрящи обызвествляются (рис. 85). Снижается невосприимчивость к инфекционным болезням, падает способность к регенерации (срастанию сломанных костей, заживлению ран) и теплообразованию. Содержание воды в протоплазме уменьшается, что влечет за собой изменение ее коллоидных свойств. Отмечено снижение активности ферментов, в первую очередь вызванное изменением состава белков, а именно уменьшается количество протеинов и протеидов, с которыми связаны процессы интенсивного обмена веществ. Вместо них преобладают альбуминоиды и протеиноиды, характеризующиеся низким уровнем метаболизма. В связи с этим ассимиляция уже полностью не восполняет потерь, связанных с диссимиляцией.

В связи с большой биологической ролью нуклеиновых кислот в последние годы проведено изучение изменения их свойств в зависимости от возраста организма и митотической активности клеток. Высказаны мнения, что в митотически неактивных клетках происходит инактивация ДНК и РНК. В свою очередь это может вызвать нарушение репродуктивных свойств старых клеток и синтеза белка. Но было бы ошибочно в перечисленных признаках, сопутствующих старости, видеть ее причину.

Основные теории старения

О причинах наступления как физиологической, так и преждевременной, патологической, старости было создано много теорий.

Ряд исследователей пытались найти объяснение причин наступления старости в угасании деятельности желез внутренней секреции (эндокринная теория). Французский физиолог Ш. Броун-Секар (1818—1894) еще

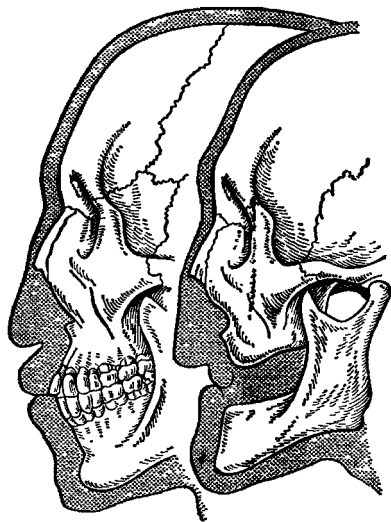


Рис. 85. Возрастные изменения костей лицевого черепа и мягких тканей лица.

А — человек среднего возраста; Б — старик.

в конце прошлого века развил учение о том, что главенствующая роль в процессе старения принадлежит половым железам. К такому выводу он пришел на основании опытов, показавших, что после инъекции вытяжек из семенников повышается жизненный тонус у стареющих организмов.

Сторонники эндокринной теории в 20-х годах XX столетия проводили даже специальные операции «омоложения». Австрийский ученый Г. Штейнах перевязывал у стареющих животных и у мужчин семенные канатики, чем прекращалась внешняя секреция половых желез. Работавший в Париже врач С. А. Воронов пересаживал семенники от молодых животных старым; человеку он пересаживал семенники от обезьян. Воронов полагал, что трансплантаты должны прижиться: фактически же они рассасывались и гормоны их поступали в кровь. Подобные операции

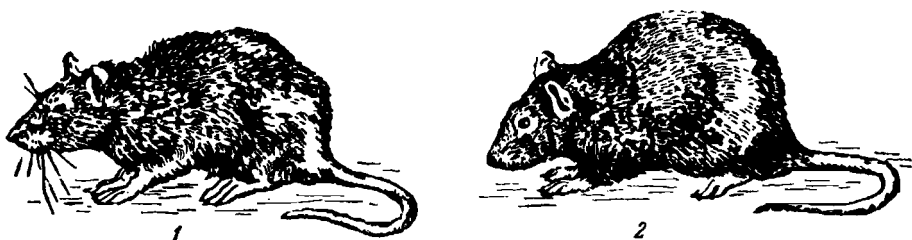


Рис. 86. Результат операции омоложения по методу Штейнаха.
1 — старый самец крысы до операции; 2 — то же животное после операции.

временно стимулировали жизнедеятельность организма, внешне создавалось впечатление омоложения (рис. 86). Однако старческие признаки быстро возвращались. Такой результат вполне понятен: старость — процесс необратимый, а половые гормоны, стимулируя процессы жизнедеятельности в постаревшем организме, нарушали его физиологические функции, заставляли выполнять непосильную нагрузку, чем подтачивалось существование организма и ускорялось наступление смерти.

Современный румынский ученый К. И. Пархон видит причину старости в расстройстве тканевой корреляции, связанной с гормональными нарушениями, и любую старость считает болезнью, которую можно лечить. Следует однако сказать, что концепция Пархона ошибочна: старость не болезнь, а неизбежный результат индивидуального развития. Задача науки не в том, чтобы повернуть вспять течение биологических процессов — это невозможно. Задача геронтологии состоит в том, чтобы, изучив закономерности физиологической и патологической старости, научиться предотвращать преждевременное постарение, дать человеку возможность дожить до физиологической старости и смерти, сделать человека в старости трудоспособным, общественно полезным членом коллектива. Разумеется, эти задачи в наиболее полной мере могут быть осуществлены лишь в социалистическом обществе.

И. И. Мечников одним из первых подошел к решению вопроса с учетом биологической и социальной сторон проблемы. Он различал старость физиологическую и патологическую и пришел к заключению, что старость у людей обычно наступает преждевременно, т. е. является патологической. По представлениям И. И. Мечникова, в организме прежде всего страдают нервные клетки, под влиянием интоксикации (отравления). Главным источником интоксикации он считал толстый кишечник, в котором развиваются гнилостные процессы. Более поздними исследованиями было подтверждено, что систематическая интоксикация нервных клеток исходит не только из кишечника, но вызывается также и продуктами азотистого обмена самого организма.

Свое учение о нормальной жизни И. И. Мечников назвал ортобиозом (от греч. *orthos* — правильный, *bios* — жизнь). В основе ортобиоза

лежит соблюдение правил гигиены, трудолюбивой, умеренной жизни, чуждой всякой роскоши и излишеств. Для прекращения гнилостных процессов в кишечнике Мечников предлагал использовать антагонизм бактерий. Он установил, что употребление в пищу кислого молока создает неблагоприятную среду для гнилостных бактерий и они заменяются полезной для организма бактериальной флорой кишечника. Несмотря на ряд положительных сторон, теория Мечникова не раскрывает сущности всего явления старения, а ограничивается лишь выяснением некоторых причин преждевременной старости.

Для понимания причин наступления старческих изменений имеет значение также учение И. П. Павлова о регулирующей и интегрирующей роли центральной нервной системы в жизнедеятельности организма. М. К. Петрова (1874—1948) — сотрудница И. П. Павлова — в экспериментах на животных показала, что нервные потрясения и продолжительное нервное перенапряжение вызывают преждевременное старение. Ни хорошее питание, ни другие благоприятные условия существования при чрезмерной нервной нагрузке не предотвращали преждевременного наступления старческих изменений.

Следовательно, состояние нервной системы имеет значение в профилактике преждевременной старости. И. П. Павлов установил, что нервная ткань восстанавливает свои свойства ритмичным чередованием периодов активности и торможения. Учение И. П. Павлова об «охранительном торможении» — нормальном физиологическом сне — имеет непосредственное отношение к проблеме старения и долголетия.

Известно, что ряд медикаментозных средств может нормализовать работу нервной системы. С этих позиций представляют несомненный интерес и могут оказаться перспективными исследования А. В. Анучина (1958), продлившего жизнь белых крыс путем периодического введения бромидов.

А. А. Богомолец придавал особенно важное значение в процессах старения элементам соединительной ткани, считая ее одной из основных тканей, обеспечивающих физиологическую активность организма. Возрастные изменения соединительной ткани приводят к нарушению питания, голоданию, изменению клеточных коллоидов, уменьшению их дисперсности, обеднению водой, потере тургора и т. д.

В 20-х годах настоящего века интересные соображения были высказаны румынским исследователем Г. Маринеску, чешским биологом В. Ружичка и рядом других авторов, считавших причиной старения организма изменение коллоидных свойств протоплазмы, в силу чего она хуже удерживает воду: ее коллоиды из гидрофильных переходят в гидрофобные, коллоидные частицы укрупняются и меняют свои биологические свойства.

В последние годы предпринимались попытки создать теорию старения организма, исходя из генетической неустойчивости соматических клеток. Согласно этой теории, в течение всего онтогенеза происходит мутирование соматических клеток. Накопление популяций мутировавших клеток нарушает сбалансированную, гармоничную деятельность всех частей организма. Однако эта теория опровергается фактами. В экспериментах на животных ни физические, ни химические мутагенные факторы не ускоряли наступления старческих изменений. Несомненно, что в течение индивидуальной жизни накопление соматических мутаций происходит, но, по-видимому, не в них основная причина старения.

Единой теории старения не создано, но несомненно, что причины ее связаны с возрастными изменениями, происходящими в течение всей жизни на всех уровнях организации: молекулярном, клеточном, тканевом и на уровне целостного организма. Интенсивность процессов старения обусловлена многими биологическими факторами, а для человека необходимо учитывать также роль социальной среды.

Из предыдущих разделов видно, что по своей биологической конституции человек может жить значительно дольше, чем это обычно бывает. Неблагоприятные условия человеческого существования в классовом антагонистическом обществе сокращают срок жизни. В ряде слаборазвитых стран еще очень высока смертность от инфекционных болезней, голода и т. д.

Страх потерять работу и безработица, голод и недоедание, тяжелые бытовые условия и непосильный труд, нередко недоступность медицинской помощи на протяжении всей жизни сопутствуют трудящемуся в капиталистическом обществе. Отметим также разобщение умственного и физического труда и одностороннее участие лишь отдельных мышц в процессе физического труда, тяжелый труд в раннем возрасте, нарушающий нормальное развитие,— вот те факторы, которые преждевременно старят и сводят в могилу основную массу населения в капиталистических странах.

В нашей стране создаются условия, необходимые для нормального долголетия человека. Один из разделов Программы КПСС, успешно претворяющейся в жизнь, озаглавлен: «Забота о здоровье и увеличении продолжительности жизни». Предпосылкой достижения нормального долголетия в нашей стране являются все улучшающиеся условия труда и быта, систематическое повышение материального благосостояния и медицинского обслуживания. Конституция СССР гарантирует право на труд, отдых, обеспечение в старости, бесплатную медицинскую помощь.

В увеличении продолжительности жизни большая роль принадлежит профилактической медицине. В нашей стране многие инфекционные болезни полностью ликвидированы, другие — сведены к минимуму. Диспансеризация и профилактические осмотры населения способствуют раннему выявлению заболеваний и своевременному их лечению. Особое внимание уделяется массовому развитию физкультуры и спорта. В результате социальных преобразований и профилактического направления медицины в нашей стране средняя продолжительность жизни в СССР неизменно растет. По числу лиц пожилого возраста наша страна стоит на первом месте в мире. На миллион жителей в Японии приходится 1 человек в возрасте старше 90 лет, в Англии — 6, во Франции — 7, в США — 15, в СССР — 104 человека.

Гарантированное получение работы, уверенность в завтрашнем дне, внимательное, доброжелательное отношение членов социалистического общества друг к другу, творческий труд, которому с увлечением предается советский человек, обеспечивают нормальную уравновешенную деятельность нервной системы. Поэтому в условиях нашего общества продолжительность жизни и профилактика преждевременной старости в большой мере зависят от выполнения правил личной гигиены, соблюдения гигиенически обоснованного режима труда и быта.

Отмечено, что врагами долголетия являются злоупотребление алкоголем и переедание. Пища должна быть простой, достаточно калорийной, содержащей витамины и разнообразной. Несомненно, очень вреден никотин. Целесообразно создание неблагоприятной для гнилостных бактерий кислой среды в толстом кишечнике. Для этого достаточно ежедневно употреблять около стакана молочнокислых продуктов.

Занятия физическим и умственным трудом должны чередоваться. Одностороннему развитию отдельных мышц в труде должна противопоставляться гимнастика. Она необходима не только в молодом, но и в зрелом и пожилом возрасте. Следует предпочитать активный отдых: прогулки, туризм, спорт. Большое значение имеет нормальный сон.

Безделье также вредно, как и систематическое переутомление. Правильное сочетание труда и отдыха необходимо для долголетия. Еще в

конце XVIII века врач Гуфеланд (1762—1836) писал: «Нет ни одного примера, чтобы какой-нибудь лентяй дожид до преклонных лет». Наоборот, о всех долгожителях известно, что они вели трудовую жизнь. В труде — залог долголетия.

СМЕРТЬ

Смерть как этап индивидуального развития

Смерть — завершающая фаза индивидуального существования каждого организма. Неизбежность смерти вытекает из противоречивой сущности жизни.

По выражению Энгельса «Жить значит умирать»¹.

Жизнь и смерть в живом организме представляют диалектическое единство. Этот вывод имеет большое мировоззренческое и атеистическое значение. Энгельс писал: «Уже и теперь не считают научной ту физиологию, которая не рассматривает смерть как существенный момент жизни... ..которая не понимает, что *отрицание* жизни по существу содержится в самой жизни, так что жизнь всегда мыслится в соотношении со своим необходимым результатом, заключающимся в ней постоянно в зародыше, — смертью. Диалектическое понимание жизни именно к этому и сводится. Но кто однажды понял это, для того покончены всякие разговоры о бессмертии души»².

В процессе жизнедеятельности организма непрерывно происходит отмирание клеток, также непрерывно осуществляется восстановление отмирающих структур, жизнь организма продолжается. При нарушении согласованных процессов обмена в организме и между организмом как целым и средой наступает смерть. Причиной смерти могут быть все нарастающие старческие изменения, патологический процесс или воздействия из внешней среды, насильственно обрывающие жизнь. Таким образом, смерть является завершающим этапом индивидуального развития.

Однако у одноклеточных организмов развитие может завершаться двумя путями. Во-первых, воздействия из внешней среды могут вызвать смерть особи, ее гибель. Во-вторых, в результате завершения индивидуального развития, у одноклеточных наступает деление с образованием новых дочерних особей. В последнем случае завершение индивидуальной жизни особи совпадает по времени с началом существования особей последующего поколения.

Для настоящего периода развития жизни на Земле характерным является существование ее в виде отдельных, дискретных единиц — особей. Недолговечность каждой из них компенсируется таким важным свойством жизни, как размножение, что обеспечивает продолжение жизни вида. Жизнь продолжается.

Клиническая и биологическая смерть

Смерть у высших многоклеточных организмов — не одномоментное событие. Оно состоит из двух этапов: клинической и биологической смерти. Признаками клинической смерти служит прекращение важнейших жизненных функций: потеря сознания, прекращение сердцебиения и дыхания. Однако в это время большинство клеток и органов еще остаются живыми, в них еще совершаются процессы самообновления, их метаболизм еще упорядочен. Лишь постепенно в труп развивается биологическая смерть, связанная с прекращением самообновле-

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Диалектика природы. Сочинения. Т. 20, М., 1961, стр. 611.

² К. Маркс и Ф. Энгельс. Диалектика природы. Сочинения. Т. 20, М., 1961, стр. 610.

ния, химические процессы становятся неупорядоченными, в клетках наступает автолиз (самопереваривание) и разложение. Эти процессы развиваются в одних органах вслед за другими. Первой погибает кора головного мозга. В ней наступают необратимые процессы уже через 5—8 минут после прекращения кровоснабжения. Далее погибают клетки в эпителии кишечника, легких, печени, затем в сердечной мышце и т. д. Этот процесс растягивается на много часов и дней. Если человек накануне смерти был побрит, то через несколько дней после смерти можно заметить отросшую бороду; растут некоторое время у трупа волосы и ногти, происходит перистальтика кишечника и т. д.

Благодаря тому, что биологическая смерть — длительный процесс, возможно отчленение органов от трупа и поддержание их жизнедеятельности вне организма (см. главу XI), а из состояния клинической смерти возможно «возвращение» к жизни, т. е. реанимация.

Оживление организма (реанимация) и ее практическое медицинское значение

Таким образом изучение процесса умирания организма привело к заключению, что между жизнью и смертью существует переходное состояние — клиническая смерть, когда признаков жизни уже не видно, но ткани еще живы. Следовательно, в это время еще есть возможность вернуть организм к жизни.

В результате кропотливых исследований удалось вернуть к жизни убитых собак через 5—8 и даже 10—15 минут после наступления клинической смерти. Удачные опыты на животных позволили испытать метод оживления на людях.

Еще в годы Великой Отечественной войны бригада физиологов, руководимая В. А. Неговским, во многих случаях добилась успеха, а в настоящее время метод реанимации (от лат. *re* — вновь, *animatio* — оживление), т. е. возвращение к жизни из состояния клинической смерти, нашел широкое распространение во многих лечебных учреждениях Советского Союза.

Разумеется, вернуть к жизни из состояния клинической смерти можно лишь в том случае, когда остались неповрежденными жизненно важные органы. Оживление возможно при смерти от кровопотери, поражения электрическим током, утопления и других причин, не связанных с повреждением жизненно важных органов. В случае смерти от рака, от далеко зашедшего туберкулеза, повреждений сердца и т. д. период клинической смерти также имеется, поэтому теоретически оживление возможно и здесь, но организм уже настолько разрушен заболеванием, что даже после оживления он не будет жизнеспособным и больной неминуемо снова умрет. Как показывают работы по оживлению, оно возможно у человека лишь в тех случаях, когда с момента начала клинической смерти прошло не более 6—7 минут. Дальше начинаются уже необратимые процессы в коре головного мозга.

Успехи хирургии, особенно грудной и, в частности, операций на сердце, связаны в большой мере с широким внедрением принципов реанимации в клинику. Операции, на которые до середины XX века редко решался хирург в силу частой смерти больных, нашли сейчас широкое распространение. Методы реанимации применяются не только в хирургической практике, но и при различных угрожающих состояниях в любой области практической медицины.

Глава XI. РЕГЕНЕРАЦИЯ, ТРАНСПЛАНТАЦИЯ И ЭКСПЛАНТАЦИЯ

Во взрослом организме продолжают процессы развития, связанные с делением и ростом клеток. Эти процессы могут быть как нормальными, физиологическими, так и направленными на восстановление организма как целого в случае нарушения его целостности. К таким явлениям относится регенерация. Близкие к регенерации явления наблюдаются при трансплантации, т. е. пересадке органов и тканей.

РЕГЕНЕРАЦИЯ

Под регенерацией (от греч. *regeneratio* — восстановление) понимается восстановление организмом утраченных частей. Проблема регенерации представляет первостепенный интерес для медицины, особенно для восстановительной хирургии.

Различают физиологическую и репаративную регенерацию.

В процессе жизнедеятельности происходит утрата клеток и их комплексов. Восстановление их получило название физиологической регенерации. В тех случаях, когда восстанавливаются части тела, отторгнутые насильственным путем, говорят о репаративной регенерации (от греч. *geratio* — возмещение). Многие биологи к этой форме регенерации относят также случаи восстановления целого организма из части. Однако их правильнее, как это сделал Б. П. Токин (1958), выделить в особую группу явлений — соматического эмбриогенеза.

Соматический эмбриогенез, т. е. развитие нового организма из отдельных соматических клеток или комплексов их, близко соприкасается с вегетативным размножением. Еще Дарвин говорил о большом сходстве этих явлений. Оба они подчиняются одной закономерности: чем проще организация тех или иных организмов, тем чаще у них встречается бесполое размножение и тем легче у них получить экспериментально соматический эмбриогенез.

Организация растений проще, чем животных, поэтому как вегетативное размножение, так и соматический эмбриогенез у них более широко распространены. При вспашке поля корни осота и других сорняков оказываются разорванными, но каждый отрезок корня способен дать целое растение. Ветка ивы, посаженная во влажную почву, вырастает в новое дерево. Этой особенностью растений широко пользуются в садоводстве, лесоводстве, декоративном разведении деревьев и т. д.

У бегонии полноценное растение может развиваться из отдельного листа. У животных, стоящих на низшей ступени организации, соматический эмбриогенез — явление нередкое. Пресноводная губка бадяга и некоторые виды морских губок способны после протирания через сито образовывать новые целые особи из отдельных комочков клеток. У гидры восстанавливается целый организм из $1/200$ ее части. Над планариями проводили опыты, при которых исходное животное было разрезано на 10 частей; каждая часть вскоре восстановила целое животное, но меньших размеров. Восстановившихся особей снова разрезали каждую на 10 частей и т. д. до тех пор, пока не получили крохотных ресничных червей, за-

ключающих в себе лишь $1/4500$ исходной особи. Кольчатого червя *Lumbriculus variegatus* можно разрезать на несколько частей, и каждая из них восстановит недостающие ей органы и образует целый организм. У морской звезды восстанавливаются не только отломанные лучи, но и целый организм из одного луча. В таких случаях образуется «кометная форма», состоящая из большого старого луча и четырех маленьких, вновь образованных (рис. 87).

Подводя итог рассматриваемому явлению, отметим, что соматический эмбриогенез характерен только для организмов, обладающих способ-

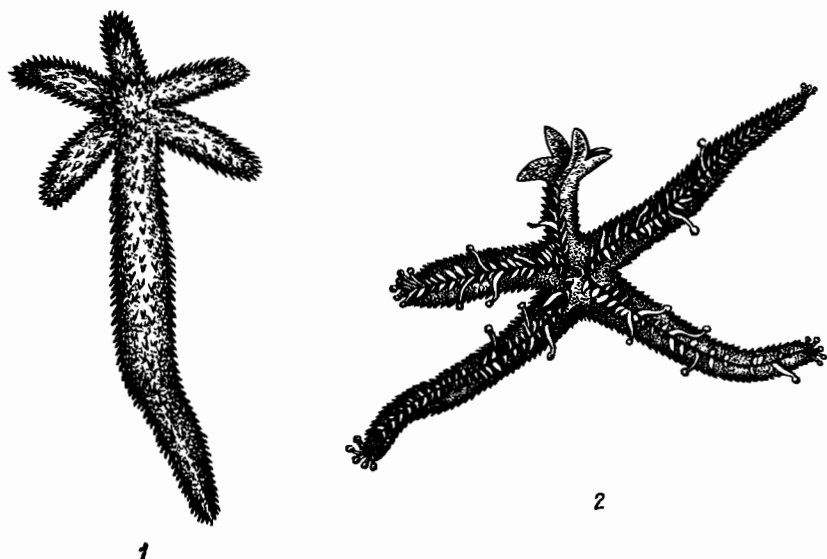


Рис. 87. Регенерация у морской звезды.

1 — кометовидная форма (результат регенерации целой особи из одного луча); 2 — один из лучей, наружная часть которого была повреждена, «восстановил» четыре «недостающих» луча.

ностью к бесполому размножению. У таких организмов, по-видимому, отдельные части тела и их клетки более равноценны, чем у размножающихся исключительно половым путем. Соматическому эмбриогенезу обязательно предшествует выключение клеточных систем из обычных коррелятивных связей с остальными органами и целым организмом. Б. П. Токин считает, что такие клетки дедифференцируются и могут стать аналогами половых клеток.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ

Физиологическая регенерация свойственна всем организмам. Процесс жизнедеятельности обязательно включает два момента: утрату (деструкцию) и восстановление морфологических структур на клеточном, тканевом, органном уровнях.

У членистоногих физиологическая регенерация связана с ростом. Например, у ракообразных и личинок насекомых сбрасывается хитинизированный покров, становящийся тесным и тем самым препятствующий увеличению тела. Бурная смена покровов, также называемая линькой, наблюдается у змей, когда животное одновременно освобождается от старого ороговевшего кожного эпителия, у птиц и млекопитающих при сезонной смене перьев и шерсти. У млекопитающих и человека систематически слущивается кожный эпителий, целиком обновляющийся практически в течение нескольких дней, а клетки слизистых оболочек кишеч-

ника заменяются почти ежедневно. Сравнительно быстро происходит смена эритроцитов, средняя продолжительность жизни которых около 125 дней. Это значит, что в теле человека каждую секунду гибнет около 4 млн. эритроцитов и одновременно в костном мозге образуется столько же новых красных кровяных телец.

Судьба клеток, погибших в процессе жизнедеятельности, неодинакова. Клетки наружных покровов после гибели слущиваются и попадают во внешнюю среду. Клетки внутренних органов претерпевают дальнейшие изменения и могут играть важную роль в процессе жизнедеятельности. Так, клетки слизистой оболочки кишечника богаты ферментами и после слущивания, входя в состав кишечного сока, принимают участие в пищеварении.

Погибшие клетки заменяются новыми, образующимися в результате деления. На течение физиологической регенерации влияют внешние и внутренние факторы. Так, понижение атмосферного давления вызывает увеличение количества эритроцитов, поэтому у людей, постоянно живущих в горах, содержание эритроцитов в крови больше, чем у живущих в долинах; такие же изменения происходят у путешественников при подъеме в горы. На число эритроцитов оказывают влияние физическая нагрузка, прием пищи, световые ванны.

О влиянии внутренних факторов на физиологическую регенерацию можно судить по следующим примерам. Денервация конечностей изменяет функцию костного мозга, что сказывается на снижении числа эритроцитов. Денервация желудка и кишечника ведет к замедлению и нарушению физиологической регенерации в слизистой этих органов.

Б. М. Завадовский, скармливая птицам препараты щитовидной железы, вызывал преждевременную бурную линьку. Циклическое обновление слизистой оболочки матки находится в связи с женскими половыми гормонами и т. д. Следовательно, воздействие желез внутренней секреции на физиологическую регенерацию несомненно. С другой стороны, деятельность желез обусловлена функцией нервной системы и факторами внешней среды, например полноценным питанием, светом, микроэлементами, поступающими с пищей, и т. д.

РЕПАРАТИВНАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ

Одним из первых исследователей репаративной регенерации был швейцарский натуралист XVIII века А. Трамбле (1710—1784), обнаруживший это явление у пресноводного полипа гидры. Репаративная регенерация широко распространена, но способность к ней выражена неодинаково у различных животных. У одних организмов регенерационные способности настолько велики, что из части тела или даже из отдельных клеток развивается целый организм (т. е. имеет место соматический эмбриогенез). У других регенерационные потенции несколько ниже, но восстанавливаются наружные органы. У третьих регенерируют внутренние органы. Наконец, регенерационные способности могут сводиться лишь к рубцеванию ран.

Хорошо выражена репаративная регенерация у некоторых кишечнополостных и ресничных червей, в связи с чем гидры и планарии стали классическими объектами для изучения этого явления. Ракообразные восстанавливают утраченные конечности, антенны, глаза. Хвостатые амфибии и личинки бесхвостых восстанавливают конечности, хвост и некоторые другие органы. У млекопитающих и человека регенерация различных тканей выражена в неодинаковой степени. Эпителиальная ткань в покровах кожи, слизистых оболочек, серозных покровов обладает высокой способностью к репаративной регенерации. Хорошими регенерационными свойствами обладает соединительная, мышечная и костная ткань. Хрящевая ткань регенерирует слабо.

Восстановление органа происходит только тогда, когда сохраняется хотя бы остаток этого органа и не потеряны коррелятивные связи со всем организмом. Конечности аксолотля и тритона способны к регенерации при ампутации на любом уровне. Но если удален и пояс конечностей, регенерации не происходит. Ампутированная мышца у птиц и грызунов способна к восстановлению, если осталась хотя бы небольшая культия.

Для регенерации наружных органов необходима открытая раневая поверхность. В опытах на хвостатых амфибиях, когда рану закрывали кожным лоскутом, отрастания ампутированных органов не происходило.

Было принято считать, что способность к регенерации падает по мере эволюции животных, в связи с повышением организации, а также уменьшается с возрастом организма. Действительно, нельзя отрицать, что очень часто у низкоорганизованных животных способность к регенерации выражена сильнее, чем у стоящих на более высоких ступенях эволюции. Точно так же у молодых особей нередко утраченные органы восстанавливаются энергичнее и полнее, чем у старых. Однако эти правила имеют очень много исключений. Среди близких в систематическом отношении форм есть как обладающие хорошо выраженной способностью к регенерации, так и не способные к ней. Например, из кишечнополостных гидры обладают большой регенерационной потенцией, а у медуз она почти полностью отсутствует. Хорошо регенерируют много- и малощетинковые кольчатые черви, а пиявки — нет. Взрослые лягушки плохо регенерируют, а у тритонов восстанавливаются не только ноги, но и глаза и многие другие органы.

У низших хордовых — асцидий — регенерационные способности взрослых особей несравненно выше, чем личинок.

Как показал советский исследователь А. Н. Студитский, интенсивность регенерационного процесса у наиболее высокоорганизованных животных — птиц и млекопитающих — может быть даже больше, чем у земноводных. Следовательно, в процессе эволюции регенерационные способности не снижаются, а принимают различные формы.

Параллельно утрате способности к бесполому размножению теряется и способность к соматическому эмбриогенезу, но сохраняется регенерация отдельных органов.

Есть все основания считать, что способность к регенерации носит приспособительный характер. Она лучше выражена в тех органах, которые чаще подвергаются утрате, и у тех животных, которые в природных условиях теряют органы.

Нередко способность к регенерации появлялась параллельно аутоотомии (самокалечению). Животное из типа иглокожих — голотурия — при преследовании ее врагом выбрасывает кишечник и другие внутренние органы, а через несколько дней потерянные органы восстанавливаются. У ящерицы строение позвонков в хвосте таково, что они переламываются в тех случаях, когда хвост оказывается сильно сжат зубами и когтями хищника. Как известно, у ящерицы потерянный хвост отрастает.

Регенерация у млекопитающих, приводящая чаще всего к заживлению ран, также имеет приспособительное значение. Быстрое закрытие раны кровяным сгустком, а затем рубцом из соединительной ткани препятствует проникновению в организм болезнетворных микроорганизмов, к которым млекопитающие очень чувствительны.

Формы и способы репаративной регенерации

Различают регенерацию типичную, или гомоморфоз, и атипичную, или гетероморфоз. При гомоморфозе восстанавливается такой же орган, как и утраченный. При гетероморфозе восстановленные органы отличаются от типичных.

В ряде случаев при гетероморфозе вместо прежнего органа развивается совершенно иной. Например, у рака иногда на месте удаленного глаза вырастает видоизмененная антенна (рис. 88). При гетероморфозе отмечено развитие атавистических органов. Так, на регенерирующем хвосте ящерицы появляются чешуи более древнего типа.

Иногда восстанавливается большее число органов, чем их бывает в норме: у планарии может образоваться несколько головных концов, у амфибии — лишние конечности и т. д.

Изучение гетероморфозов важно для выяснения факторов, влияющих на регенерацию, что необходимо для управления процессом восстановления утраченных органов.

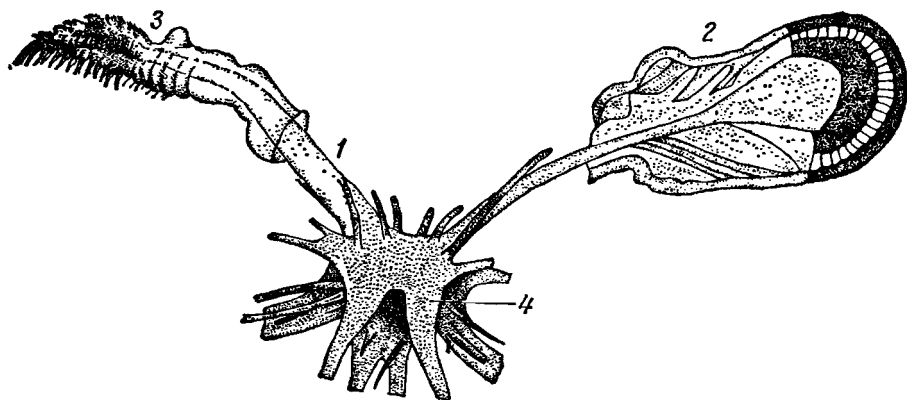


Рис. 88. Гетероморфоз. Развитие антенны (3) на месте удаленного глаза (1); нормальный глаз (2); нервные ганглии (4).

Восстановление утраченных органов осуществляется путем эпиморфоза, морфаллаксиса и эндоморфоза.

Эпиморфоз — отрастание утраченного органа от раневой поверхности. Процесс регенерации при этом начинается с рассасывания тканей, прилегающих к ране, и интенсивного размножения клеток, из которых образуется регенерационный зачаток. Дальнейшее размножение клеток приводит к увеличению зачатка, а дифференцировка клеток — к формированию органа. К эпиморфозу примыкает рубцевание, при котором происходит закрытие раны, но без восстановления утраченного органа.

Морфаллаксис влечет за собой перегруппировку оставшейся части организма. Эта форма регенерации нередко связана с дальнейшим значительным разрушением оставшейся части и завершается формированием из этого материала целого организма или органа. Величина новой особи или восстановленного органа оказывается сначала меньше исходной, равной лишь взятому фрагменту, но в дальнейшем увеличивается.

Обычно эпиморфоз и морфаллаксис сопутствуют друг другу, но в одних случаях преобладает первая форма, а в других — вторая. Так, при отрастании хвоста у ящерицы или ноги у тритона имеет место преимущественно эпиморфоз, а при регенерации планарий, гидры, ноги таракана преобладает морфаллаксис.

Атипичная, неполная регенерация, характерная для большинства внутренних органов млекопитающих, получила название эндоморфоза, или регенерационной гипертрофии.

При эндоморфозе восстанавливается не форма, а масса органа. Этот способ регенерации характерен для органов с относительно однородной структурой, у которых форма не имеет существенного значения для нормального функционирования. Регенерация по типу эндоморфоза начинается с заживления раны, а затем происходит увеличение оставшейся

части органа за счет размножения клеток и их гипертрофии. Отрастания от раневой поверхности не происходит, поэтому восстановившийся в своих размерах орган сохраняет форму культи. Так протекает, например, регенерация печени (рис. 89).

Регенерация органов у млекопитающих

У млекопитающих хорошо срастаются переломы костей. За счет надкостницы восстанавливаются даже вылущенные кости. Не только у животных, но и у человека удалось достигнуть восстановления значительных участков кости путем постепенного раздвигания ее отломков. Сквозные ранения черепа у собак обычно не зарастают, но если отверстие в кости заполнить из-



Рис. 89. Восстановление печени у крысы путем регенерационной гипертрофии (по Л. Д. Люознеру).

1 — печень до операции; 2 — печень после удаления левой и центральной долей (пунктиром обозначена удаленная часть органа); 3 — регенерировавшая печень.

мельченной костной массой, то регенерация идет успешно. Восстановление сухожилий было известно еще Н. И. Пирогову (1810—1881). Установлено, что у птиц и млекопитающих перерезанные мышцы могут не только срастаться, но и регенерировать в тех случаях, когда мышца удалена не полностью.

Могут регенерировать периферические нервы путем отрастания нервных волокон от центрального конца. Регенера-

ции способствует сшивание периферического и центрального отрезков нерва или, если дефект велик, вшивание кусочка нерва от трупа. Тогда по периферическому участку нерв растет, как по проводнику, и восстановление идет быстрее.

Из наружных частей тела регенерируют соски у крыс, кроликов и обезьян. Удаленный кончик уха у кролика не регенерирует, но сквозное отверстие, даже большой величины, зарастает.

Изучение регенерации внутренних органов было начато в 80-х годах XIX столетия В. В. Подвысоцким. Большой вклад в изучение регенерации внутренних органов сделан М. А. Воронцовой и ее учениками.

М. А. Воронцова (1953) установила, что наиболее часто регенерация внутренних органов млекопитающих: печени, селезенки, поджелудочной железы, идет по типу эндоморфоза. Особенно быстро регенерирует печень. Например, у крысы уже через 2 недели после удаления $\frac{2}{3}$ этого органа он достигает нормальных размеров.

Получены данные, что эндоморфоз может быть использован для нормализации функций патологически измененных органов. Например, после удаления патологически измененной части печени оставшаяся часть берет на себя функцию целого органа.

На парных органах, таких, как почки, легкие, яичники и т. д., при утрате одного из них или его части происходит компенсаторная (викарная) гипертрофия неповрежденного органа.

Компенсаторной (или викарной) гипертрофией называется увеличение органа или ткани, возникающее в результате повышенной физиологической нагрузки. Так, при удалении одной из почек вторая увеличивается в размерах и испытывает повышенную нагрузку. При сужении привратника гипертрофируется мускулатура желудка и т. д. Точно так же в парных органах, если сохраняется только один из них (например, одна почка) и он подвергается частичной ампутации, наблюдается, как и в непарных органах, регенерационная гипертрофия.

Ряд внутренних органов восстанавливается путем эпиморфоза, т. е. отращиванием от раневой поверхности; таковы стенки сосудов и мочевыводящих путей.

При наличии специальных искусственно созданных протезов хорошо регенерируют различные полые органы. В ряде случаев в качестве протезов используются части соответствующих органов, взятых от трупа. Они постепенно замещаются живой тканью, образующейся на месте протеза. В других случаях применяют постоянные и временные протезы, изготовленные из различных материалов: стекла, металлов, но преимущественно из пластмассы. В этих случаях регенерация идет по каркасу, ткани обрастают его. Если каркас снабжен порами, то ткани врастают в них. Так достигается восстановление проходимости пищевода, желудка, трахеи, кровеносных сосудов, мочеточников, мочевого пузыря.

Из приведенных примеров видно, что прежние представления о слабой регенерационной способности млекопитающих в известной мере были ошибочными. Несомненно, что дальнейшие исследования обнаружат способности, расширяющие регенерационные потенции млекопитающих и человека. В этом отношении перспективно изучение влияния различных факторов на регенерацию.

Условия, благоприятствующие течению восстановительных процессов, и стимуляция регенерации

Регенерат характеризуется иным обменом веществ, чем старые ткани. Показателями его служат повышение содержания воды в регенерирующей ткани, усиленное выделение конечных продуктов распада — азотистых веществ, накопление нуклеиновых кислот, интенсивное деление клеток.

Процессы, происходящие в регенерате, регулируются нервной системой и гуморальными факторами.

Накоплено много доказательств того, что типичная регенерация зависит от деятельности нервной системы. Выше был приведен пример гетероморфоза у речного рака, возникшего как следствие нарушения иннервации. Денервация органов у различных животных влечет прекращение регенерации и, наоборот, сохранение иннервации стимулирует регенерацию. Так, у аксолота или тритона при нанесении раны на боковой поверхности тела и отведении туда седалищного нерва удается вызвать образование ноги на несоответствующем месте.

Стимулирующее влияние на регенерационный процесс оказывает функциональное состояние органа. И. П. Павлов обратил внимание на то, что регенерация поджелудочной железы осуществляется только после образования ее протока, т. е. после возобновления функции. Процесс восстановления мышц протекает интенсивнее при их упражнении.

Головастики лягушки в поздней стадии развития теряют способность к восстановлению конечностей, но утраченная способность восстанавливается при систематической травматизации культи. Ряду исследователей удалось путем различных воздействий вызвать регенерацию лапы у взрослой лягушки.

Имеет значение влияние желез внутренней секреции. В частности, показано, что гормоны щитовидной железы и гипофиза ускоряют регенерацию мышечной ткани. Влияние физиологического состояния организма и роль гуморальных факторов проявляются в том, что восстановление удаленных сосков молочных желез лучше всего идет у беременных животных.

Влияние гуморальных факторов на регенерацию сказывается также и в том, что ее ускоряют различные метаболиты, продукты распада тканей и нуклеиновые кислоты. Полноценное витаминное питание способствует регенерации.

ТРАНСПЛАНТАЦИЯ

Ауто-, гомо- и гетеротрансплантация

Трансплантацией (от лат. *transplantatio* — пересадка) называется пересадка или приживление органов и тканей. Пересаживаемый участок органа называется трансплантатом. Организм, дающий ткань для пересадки, является донором. Организм, которому пересаживают трансплантат, называют реципиентом.

Различают ауто трансплантацию, когда пересадка осуществляется на другую часть тела того же организма, гомо трансплантацию, когда производят пересадку от одной особи другой, принадлежащей к тому же виду, и гетеротрансплантацию, когда донор и реципиент относятся к разным видам.

Огромный экспериментальный и клинический материал показал, что успех трансплантации зависит от иммунологических реакций организма.

Ауто трансплантации происходят наиболее успешно, так как белки (антигены) трансплантата не отличаются от белков реципиента. Иммунологическая реакция не возникает и возможно истинное приживление.

При гомо трансплантациях донор и реципиент, как правило, отличаются по своим антигенам. В опытах на гидрах и червях гомо трансплантации удаются, так как иммунологические реакции у них выражены слабо. Но у высших животных и человека гомо трансплантаты длительного приживания не дают. Исключение составляют однойцевые близнецы, генотип которых, а следовательно и белковый состав одинаков.

Гетеротрансплантация удается у некоторых беспозвоночных, но у высших животных трансплантаты от особей других видов рассасываются.

Трансплантация в медицинской практике

В тех случаях, когда не удается вылечить орган, когда он не может регенерировать, но необходим, остается один метод — заменить его таким же естественным или искусственным органом.

При пластических операциях, проводимых с целью восстановления формы и функции какого-либо органа или деформированной поверхности тела, распространена пересадка кожи, хряща, мышц, сухожилий, кровеносных сосудов, нервов, сальника.

Значительную часть пластических операций составляют косметические операции, направленные на восстановление деформированных частей лица. Первые попытки восстановления носа путем пересадки тканей делались в Индии еще за 1000 лет до нашей эры. У индийцев эти методы были заимствованы итальянцами в XV веке, откуда распространились по всей Европе.

Пластическими операциями устраняются уродства лица, например заячья губа, волчья пасть. Операции по восстановлению гортани, пищевода, половых органов, дефектов в брюшной и грудной стенках, в черепе и др. также являются пластическими.

При пластических операциях пользуются преимущественно ауто трансплантацией. Чтобы трансплантат прижился, необходимо обеспечить его питанием на новом месте. С этой целью для пересадки кожи В. П. Филатов (1875—1956) разработал метод круглого стебля, обеспечивающий питание кожного лоскута на старом месте, где он полностью не отделяется от тканей, до его приживления на новом месте.

Обнаружив, что метаболиты трансплантата стимулируют регенерационный процесс, В. П. Филатов предложил также метод пересадки роговицы, взятой от трупа. Предварительно роговицу специальным спо-

собом консервируют. Благодаря операциям, проведенным по этому методу, возвращено зрение многим тысячам людей.

Одной из форм трансплантации является переливание крови (трансфузия); при этом обязательно учитывается совместимость групп крови. Переливание крови — одно из наиболее эффективных лечебных средств, применяемых при больших кровопотерях, лечении ожогов и в других случаях.

В медицине широко применяется консервирование тканей и органов, взятых от трупов. Заготавливают кости, кожу, фасции, хрящи, сосуды, нервы, твердую мозговую оболочку, кровь, роговицу и др. Консервирование производится методом лиофилизации. Под лиофилизацией понимается высушивание предварительно замороженной (при температуре от -40° до -196°) ткани в разреженном пространстве. Лيوфилизация сохраняет в тканях ряд важных свойств: белковые молекулы не разрушаются, а после впитывания влаги восстанавливается коллоидное состояние, эластичность и цвет. Кроме того, указанный метод, по-видимому, в какой-то мере освобождает консервированные ткани от иммунологической специфики, препятствующей приживлению. И все же пересаженные ткани в большинстве случаев лишь временно выполняют соответствующие функции организма. В дальнейшем эти ткани заменяются тканями хозяина, но их присутствие благодаря выполнению функции протезов и образуемым ими метаболитам способствует восстановлению утраченных органов.

Проблема тканевой несовместимости

Современная хирургическая техника позволяет осуществить пересадку почти любого органа: сердца, легкого, печени, кишечника, конечности. В ряде стран произведены операции по пересадке сердца человеку, но все оперированные неизбежно рано или поздно умирали. Во всех случаях гомотрансплантаций после непродолжительного периода приживления трансплантат отторгается. Как уже сказано, объясняется это тем, что организм реципиента отвечает на трансплантат иммунологической реакцией. Эта реакция направлена на сохранение гомеостаза организма, на защиту от биологически инородных тел. Именно поэтому против любых чужеродных белков, в том числе против белков трансплантата, образуются антитела. Различия в химизме тканей донора и реципиента, влекущие иммунные реакции, приводят к тканевой несовместимости. Поиски путей преодоления тканевой несовместимости ведутся в трех направлениях: 1) воздействие на трансплантат; 2) воздействие на реципиента; 3) иммунологическое сближение донора и реципиента.

В качестве воздействия на трансплантат применяются лиофилизация, обработка рентгеновыми лучами и другие способы. Но они, как правило, не дают желаемого результата. Трансплантат рассасывается или в лучшем случае замещается собственными тканями реципиента.

Воздействие на реципиента могут оказывать факторы, которые способны подавлять его иммунологические защитные механизмы. Обнаружено, что этим свойством обладают большие дозы рентгеновых лучей, один из гормонов надпочечников — кортизон, а также химическое соединение 6-меркаптопурин и др. Действие этих веществ само по себе не безвредно для организма. Кроме того, организм с подавленными защитными свойствами легко уязвим для болезнетворных микроорганизмов. В связи с этим во время лечения больной должен находиться в строго стерильных условиях, что трудно осуществимо. Наконец, иммунологические свойства организма через некоторое время восстанавливаются и трансплантат может подвергнуться рассасыванию либо быть отторгнутым.

В настоящее время ведутся интенсивные исследования путей иммунологического сближения.

Большой интерес представляет сделанное английским исследователем П. Медавара и чешским биологом М. Гашеком в 1953 г. открытие явления иммунологической толерантности (от лат. *tolerantia* — терпимость), т. е. иммунологической терпимости к чужеродным белкам. Эти авторы установили, что если ввести в тело эмбриона какие-либо антигены, то позже в течение всей жизни у организмов, развившихся из таких эмбрионов, не образуются антитела на вводимые антигены. Животные воспринимают их как свои собственные белки. Оказалось также, что в первые дни жизни после рождения, когда иммунологические механизмы еще не начали функционировать, введение антигенов дает тот же эффект. Подготовленным таким методом реципиентам можно с успехом пересаживать органы от тех доноров, чьи антигены вводили им в эмбриональном состоянии или в первые дни жизни.

М. Гашек с сотрудниками установил далее, что, применяя смесь клеток селезенки и костного мозга от большого числа животных (20—60), можно у реципиентов вызвать полиантигенное иммунологическое сближение. У животных, подготовленных таким методом, успешно приживались гомотрансплантаты, взятые от любых доноров.

В настоящее время, разумеется, трудно сказать, сможет ли данный метод найти применение в медицине. Но важно то, что он демонстрирует возможность преодоления иммунологической несовместимости, а это открывает новые возможности для медицинской практики.

Трансплантация у растений

У растений трансплантации (прививки) удаются между представителями различных видов, родов и даже семейств. В садоводстве практически все культурные сорта плодовых растений представляют собой резу-

льтат прививки вегетативных частей растения на корни «дичка», выращиваемые из семян. Часть растения, к которой делается прививка, называется подвоем, а прививаемая — привоем (рис. 90).

Между подвоем и привоем возникают сложные взаимоотношения. Используя эти взаимоотношения, И. В. Мичурин создал метод ментора, заключающийся в том, что в результате вегетативного сближения растение одного сорта (или вида) изменяет качество другого. Так, методом ментора Мичурину удалось придать одному из сортов яблоны (ранет бергамотный) форму и отчасти вкус груши. В последующих плодоношениях, однако, плоды изменились и постепенно приблизились к обыч-

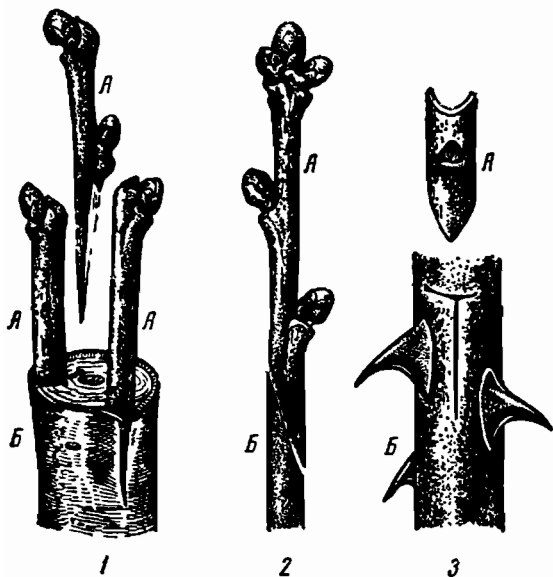


Рис. 90. Различные способы прививки у растений. 1 — прививка собственно; 2 — копулировка; 3 — окулировка. А — привой; Б — подвой.

ной форме и вкусу яблок. Вегетативное сближение, достигаемое трансплантацией, позволило Мичурину в некоторых случаях преодолеть не-

скрещиваемость ряда отдаленных в систематическом отношении растений (например, груши и рябины).

Новые качества у подвоя или привоя приобретаются благодаря передвижению продуктов метаболизма из одного партнера в другой.

ЭКСПЛАНТАЦИЯ

Эксплантация (от лат. *ex* — вне и *plantare* — сажать) — культивированные изолированных органов и тканей.

Культивирование изолированных органов вне организма

Культивирование изолированных органов базируется на том, что в органах, отделенных от целого организма, при определенных условиях могут осуществляться процессы жизнедеятельности. Более того, органы, изъятые от трупа до наступления в них биологической смерти, удается «оживить» и заставить функционировать в специальных камерах. Изолированное сердце лягушки способно продолжать пульсировать 7—8 дней. А. А. Кулябко (1866—1930) в 1902 г. удалось «оживить» сердце ребенка, умершего от инфекционного заболевания. В 1928 г. С. М. Четунин и С. С. Брюхоненко «оживили» голову собаки; изолированная голова лежала на блюде, выделяла слюну на жидкости, вливаемые в рот, языком облизывала губы, моргала, настораживала уши при громких звуках. Голова прожила несколько часов.

Н. П. Кравков (1866—1924) в первом десятилетии XX века ввел в науку ряд методов, основанных на использовании изолированных органов для изучения вопросов физиологии и фармакологии. Этими методами изучалась деятельность желез внутренней секреции, действие ядовитых и лекарственных веществ и др. В настоящее время методы, предложенные Н. П. Кравковым, распространены в лабораториях всего мира.

Изолированные органы (пальцы, уши, железы и т. д.) месяцами живут в искусственно созданных условиях. Для питания их используются специальные физиологические растворы, насыщаемые кислородом и поступающие в кровеносные сосуды изолированных органов.

Культура тканей вне организма

Культурой тканей называется метод, дающий возможность выращивать вне организма кусочки тканей и даже отдельные клетки. На теоретическую возможность такого метода указал А. Е. Голубев еще в 1874 г., а применил его впервые И. П. Скворцов в 1885 г. Методы культуры тканей в дальнейшем были усовершенствованы американскими биологами Г. Гаррисоном в 1907 г. и Д. Каррелем в 1910 г. и нашли широкое распространение во всем мире.

Для культуры тканей небольшие кусочки органов в строго стерильных условиях выделяют из организма, помещают в стеклянные камеры на специально приготовленные питательные среды и создают необходимый температурный режим. После некоторого периода покоя клетки в культуре начинают интенсивно размножаться. Питательный материал для роста тканей получает из среды; в нее же поступают продукты жизнедеятельности. Накопление их приводит культуру к старению. Образующиеся клетки становятся мельче. Если своевременно не сделать пересев (пассаж) в свежую среду, ткань погибает.

Интенсивность роста клеток в культуре тканей непомерно велика. Если обеспечить культуре необходимые условия, то комочек ткани в 1 мм^3 за

несколько лет мог бы разрастись на площади, превышающей поверхность земного шара.

При благоприятных условиях содержания культуры тканей удается поддерживать на протяжении многих лет: при помощи пересевов ткань из сердца куриного эмбриона сохранялась живой в течение 25 лет, несмотря на то, что средняя продолжительность жизни курицы намного короче. С 1951 г. в лабораториях культивируется штамм HeLa — ткань раковой опухоли матки¹. Женщина, от которой ткань была получена, давно умерла, а ткань живет. Говоря о большой продолжительности жизни тканевых культур не следует забывать, что это жизнь не организма, а последовательных генераций клеток.

Культуры тканей используются в научных исследованиях для выяснения многих вопросов теоретической и практической биологии и медицины. Так, с помощью культуры тканей были детально изучены все стадии митоза. Этот метод был использован также для изучения дифференцировки клеток во время эмбрионального развития органов млекопитающих и птиц. Культуры тканей используются для решения многих вопросов цитологии, гистологии, эмбриологии, физиологии, онкологии. В тех случаях, когда у человека подозревается болезнь, связанная с нарушением числа хромосом, с диагностической целью культивируют клетки крови и в них подсчитывают число хромосом. Для решения проблем мутагенеза соматических клеток также используются тканевые культуры.

¹ Штамм назван по инициалам больной, от которой была взята опухоль.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА (ФИЛОГЕНЕЗ)

Глава XII. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

ИДЕАЛИСТИЧЕСКИЕ И МЕТАФИЗИЧЕСКИЕ ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЖИЗНИ

Проблема возникновения живого, т. е. происхождения жизни, являлась основной, центральной для естествознания на всех этапах его развития. В решении этой проблемы особенно четко размежевывались идеалистические и материалистические воззрения.

На протяжении нескольких столетий господствующие идеалистические мировоззрения определяли как признание возникновения жизни в результате акта творения, так и теории вечности жизни, согласно которым она не возникала на Земле. В то же время еще в древнем мире и в средние века высказывались предположения о возможности возникновения живых существ, даже весьма высокоорганизованных, непосредственно и сразу из неживого.

Учение о самозарождении живого

В средние века существовало убеждение, что мыши, лягушки, рыбы, насекомые могут возникать из ила. Рассказывались легенды о зарождении гусей и уток из морских раковин, а рыб и птиц — из плодов деревьев.

В XVI—XVII веках в полном соответствии с господствовавшими представлениями давались рецепты искусственного получения мышей из слежавшихся зерен и грязного белья и признавалось возможным получение искусственного человека (гомункулюса) из спермы и крови, помещенных в тыкву.

В XVII столетии итальянский естествоиспытатель врач Франческо Реди простым и остроумным способом впервые доказал, что животные, не только позвоночные, но и беспозвоночные, например мухи, могут происходить лишь от себе подобных. Однако после открытия микроскопических организмов теория самопроизвольного зарождения была снова извлечена из-под спуда. Стали утверждать, что микроорганизмы, например бактерии, могут зарождаться в питательных средах.

Лишь в 1861 г. французский ученый Луи Пастер (1822—1895) доказал невозможность самопроизвольного зарождения живого. Им было показано, что не гниение и брожение жидкостей порождают микроскопические существа, а, наоборот, гниение и брожение начинаются лишь там, куда проникли микроорганизмы, вызывающие эти процессы. Он выяснил, что споры и цисты бактерий и простейших весьма многочисленны в окружающем воздухе, откуда они и попадают на питательные среды. Если в питательном бульоне кипячением убить зародышей, а воздух в сосуд пропускать через раскаленную металлическую трубку, то бульон не гнивает. Тот же результат достигается в тех случаях, когда воздух, проникающий в сосуд, фильтруют через ватный тампон или вводят

через горлышко, изогнутое в виде лебединой шеи. На стенках горлышка оседают микроорганизмы и их споры, а жидкость остается стерильной.

Открытие Пастера нашло прямое практическое применение и способствовало развитию консервной промышленности. В промышленности и медицине сразу после исследований Пастера стали применять стерилизацию, под которой понимаются различные физические и химические методы уничтожения микроорганизмов. Исследования Пастера сыграли решающую роль во всем дальнейшем развитии медицины, в частности легли в основу асептики и антисептики в хирургии. Работы Пастера убедительно показывали невозможность зарождения существующих форм жизни из неживого. Однако идеалисты сделали из опытов этого ученого вывод, которого сам Пастер не делал. Невозможность самопроизвольного зарождения истолковывалась ими так, что живое вообще никогда не могло возникнуть из неживого. Утверждалось, что жизнь существует вечно.

Теория вечности жизни

Появление жизни на Земле объяснялось заносом ее зародышей (спор бактерий) из других миров. Такие теории получили название панспермии (от греч. *pan* — все и *sperma* — семя), т. е. «всюду жизнь». Первоначально предполагалось, что жизнь могла быть занесена метеоритами, но когда было доказано, что метеориты, пролетая через земную атмосферу, сильно раскаляются и все зародыши жизни на них неминуемо погибают, теория панспермии приняла иную форму. С. Аррениус предполагал, что споры могли быть занесены на Землю под действием светового давления. Однако дальнейшее изучение спор показало, что представление об их устойчивости к низким температурам, особенно к действию ультрафиолета и жестким излучениям, преувеличено.

ДИАЛЕКТИКО-МАТЕРИАЛИСТИЧЕСКОЕ РЕШЕНИЕ ВОПРОСА О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Итак, самопроизвольное зарождение жизни невозможно. Занос ее из мирового пространства также не может быть осуществлен. Как же появилась жизнь на Земле?

Принципиальное диалектико-материалистическое решение этого вопроса было дано Энгельсом, который характеризовал жизнь как одну из форм движения материи, а именно биологическую форму, высшую по сравнению с более простыми формами — механической, физической и химической. Утверждая взаимосвязь и преемственность форм движения материи, Энгельс показал, что развитие живого из неживого является естественной закономерностью. Жизнь возникла из неживого в процессе эволюции нашей планеты на определенном этапе ее существования. Основным субстратом живого на Земле является белок. Современные научные теории происхождения жизни исходят из признания и развития этих основных положений.

Дискуссии по вопросу о происхождении жизни на Земле идут в настоящее время в направлении теоретического обоснования и экспериментальных доказательств возможности абиогенного происхождения органических веществ, в направлении определения этапов эволюции и усложнения организации первичных белковых тел, в результате которых возникли такие кардинальные свойства жизни, как способность к самообновлению, репликации и передаче информации.

Значительным вкладом в решение проблемы происхождения жизни являются труды советского биолога А. И. Опарина.

Основные положения этой теории с учетом изменений последних лет в соответствии с новейшими данными изложены ниже.

В становлении жизни на Земле можно различить четыре этапа.

Первый этап заключался в образовании из неорганических веществ, т. е. абиогенно, и накоплении простейших органических соединений, главным образом углеводов. Еще в 1922 г. А. И. Опариным была высказана мысль, что все изложенные выше трудности и противоречия в вопросе о возможности появления органических веществ только в результате деятельности организмов являются несостоятельными.

Спектроскопическое изучение звездных атмосфер показало присутствие в так называемых холодных звездах, к которым относится и Солнце, значительной части углерода, связанного с водородом, с образованием простейшего углеводорода — метана (CH_4). Не исключено, что наряду с метаном в этих звездах присутствуют и более сложные углеводородные соединения. Между тем не вызывает сомнений, что эти соединения образуются абиогенно, т. е. не за счет деятельности живых организмов.

Широкое распространение углеводородов обнаружено и в тех местах Вселенной, где температура близка к абсолютному нулю. Несомненно присутствие метана в атмосфере Юпитера, Сатурна, Урана, Нептуна и других планет, причем в больших количествах.

Наличие довольно сложных углеводородов обнаружено и в ряде метеоритов, в которых не удалось установить никаких следов пребывания живых существ.

Наконец, синтез углеводородов может быть осуществлен в эксперименте при наличии комплекса определенных физических и химических условий (температура, давление, электрическое поле и др.).

Таким образом, абиогенное образование органических соединений, углеводородов не только возможно, но и широко распространено во Вселенной. Поэтому вполне логично предположить, что Земля уже на самых начальных этапах своего существования обладала определенным количеством углеводородов. Кроме того, есть все основания думать, что в состав земной атмосферы в то время входили аммиак и циан, каждый из которых содержит азот, необходимый для образования важнейших биологических веществ. В состав циана входит также углерод.

Второй этап состоял в дальнейших превращениях органических веществ, в образовании абиогенным путем более сложных и разнообразных органических соединений. Эти превращения происходили в среде, содержавшей очень мало кислорода. В атмосфере преобладали водород, метан, аммиак и пары воды. Со временем состав газов, окружавших Землю, менялся. Под влиянием солнечного света, главным образом его ультрафиолетового спектра, вода разлагалась на кислород и водород. Последний из-за своего малого веса слабо удерживался Землей и улетал в мировое пространство. Кислород окислял аммиак до молекулярного азота, а углеводы — до спиртов, альдегидов, кетонов и органических кислот. В земной атмосфере очень долго преобладали, по-видимому, восстановительные процессы, так как кислород быстро вступал во взаимодействия с разными веществами, особенно с металлами, и потому не накапливался в свободном состоянии.

Очевидно, различные химические превращения были возможны не только благодаря энергии ультрафиолетового излучения. В этих процессах использовались тепловая энергия, возникавшая в центре Земли в результате огромного давления вышележащих слоев, энергия электрических разрядов, радиоактивного распада.

Образующиеся соединения не разрушались вследствие их летучести. Покидая верхние слои земной коры, они попадали во влажную холодную атмосферу, что предохраняло их от разрушения. В дальнейшем эти ве-

щества вместе с дождями выпадали в моря, океаны и другие водные бассейны. Накапливаясь здесь, они вновь вступали в реакции, в результате чего возникали более сложные вещества. Для того чтобы те или иные растворенные вещества вступали между собой в реакции, нужна достаточная концентрация их в растворе. По современным данным, на тех этапах эволюции нашей планеты в водных бассейнах было собрано примерно в 10 раз меньше воды, чем теперь. Отсюда, по расчетам американского исследователя Юри, «если только половина существующего сейчас на поверхности Земли углерода находилась в виде растворимых органических веществ, то и тогда первичный океан представлял собой десятипроцентный раствор этих веществ. В отдельных же местах концентрация должна была возрасти в результате испарения воды»¹.

Важное значение имела, по-видимому, адсорбция веществ на поверхности глин и других неорганических осадков в качестве фактора, повышающего концентрацию реагирующих веществ в той части раствора, которая не находится в непосредственной близости от адсорбирующей поверхности.

В результате описанных процессов в водах первородного океана постепенно накапливались все более сложные органические вещества, все больше их строение приближалось к строению соединений, входящих в состав живых организмов. Так возникали полимерные соединения, подобные углеводам, жирам, белкам, нуклеиновым кислотам и АТФ. Правомочность подобных представлений основана на многочисленных современных экспериментальных данных. Так, С. Миллер (1953, 1957), пропуская электрические разряды через смесь аммиака, метана, водорода и паров воды, получил ряд аминокислот, альдегидов, молочную, уксусную и другие кислоты.

Индийскому исследователю К. Бахадуру (1954) удалось на прямом солнечном свете из параформальдегида и азотнокислого калия в присутствии хлорного железа синтезировать различные аминокислоты.

Одновременно в 50-х годах XX века в ряде лабораторий был осуществлен искусственный синтез органических соединений. В различных лабораториях абиогенным путем синтезированы аденин, гуанин, пиримидин, рибоза и дезоксирибоза, аденозиндифосфат и аденозинтрифосфат. Из смеси пуринов, пиримидинов, простых сахаров и неорганических фосфорсодержащих соединений, подвергнутых воздействию температуры в 55—60°, давлению и электрическим разрядам, т. е. имитации тех условий, которые, по-видимому, существовали на заре возникновения жизни, удалось получить полисахариды и полинуклеотиды.

Есть все основания считать, что на определенном этапе развития Земли океан представлял собой своего рода «питательный бульон». В таком «бульоне» и возникли первые живые организмы, питающиеся гетеротрофно готовыми органическими веществами.

Третий этап, по мнению А. И. Опарина, характеризовался выделением в первичном «питательном бульоне» особых коацерватных капель, представляющих собой группы полимерных соединений. Явление коацервации само по себе известно широко и может происходить при низких концентрациях растворенного вещества. Примеры коацерватов — раствор желатины в воде, смесь растворов желатины и гуммиарабика и др.

Коацерватные капли обладают некоторыми свойствами, характерными и для живой протоплазмы: можно говорить о наличии некоторой упорядоченности коллоидных частиц в такой капле, особенно при различии их электрических зарядов, о способности коацерватов избирательно адсорбировать вещества из окружающего раствора и за счет этого «расти», увеличивать свои размеры.

¹ Цит. по книге А. И. Опарина «Происхождение жизни на Земле».

По мнению А. И. Опарина, в первичном океане миллиарды лет назад шло формирование, коацервация полимерных соединений в группы, капли, шло обособление их в растворе в самостоятельные системы, осуществляющие обмен с окружающими их растворенными в воде веществами.

Благодаря тому что концентрация веществ в коацерватных каплях была в десятки раз больше, чем в окружающем растворе, возможность взаимодействия между отдельными молекулами значительно возрастала. Известно, что молекулы многих веществ, в частности полипептидов и жиров, состоят из частей, обладающих разным сродством к воде. Более «водолюбимые», так называемые гидрофильные, части молекул, расположенные на границе между коацерватами и раствором, поворачиваются в сторону раствора, где содержание воды больше. Водоотталкивающие, так называемые 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. Такая избирательная способность является характерным признаком любой живой клетки.

Благодаря этому свойству концентрация некоторых веществ внутри коацерватов еще более возрастает, концентрация других соединений уменьшается и реакции между компонентами коацерватов приобретают определенную направленность.

Таким образом, все перечисленные особенности коацерватов обеспечивали возможность осуществления в них разнообразных и быстро протекающих (по сравнению со скоростью, имевшей место в растворе) реакций. Коацерватные капли становились системами, обособленными от среды, обладавшими полимолекулярными индивидуальными свойствами. Одни из них оказывались более устойчивыми, другие — менее резистентными в отношении воздействия окружающих условий. Одни из них гибли, исчезали, другие сохранялись дольше. Даже в этой стадии становления живого проявлялась общая закономерность — естественный отбор, т. е. сохранение одних форм и элиминация других.

Так изменения в структуре коацерватов закреплялись благодаря отбору.

Важным шагом в развитии многомолекулярных систем явилось возникновение упорядоченности, определенной последовательности реакций, в них протекавших. Возникла сетка реакций, определенная организация во времени и пространстве, характерная для каждой индивидуальной системы. При дроблении коацерватов эти характерные особенности наследовались.

Параллельно усовершенствованию характера метаболизма происходило упорядочение структуры: образовалась мембрана. Это послужило предпосылкой образования линейных нитчатых структур, способных к самовоспроизведению, репликации, изменчивости. Этим характеризовался, по-видимому, четвертый этап становления жизни.

Ни один из этапов развития неживой материи в живую не был отделен резкой границей от предыдущего или последующего этапа. Каждый шаг в этом развитии осуществлялся постепенно, через множество как отвергнутых «неудачных» комбинаций, так и наследственно закрепленных, соответствующих условиям жизни.

Естественно, что первые живые организмы обладали чрезвычайно примитивной организацией.

Одним из проявлений развивающейся упорядоченности, согласованности в реакциях явилось, по-видимому, постепенное возникновение той корреляции между структурой нуклеиновых кислот и белков, которую мы видим в современной клетке. В результате возник современный механизм синтеза белка и передачи наследственной информации.

Первые обитатели нашей планеты были гетеротрофами и питались за счет органических веществ, растворенных в первородном океане.

Прогрессивное развитие первичных живых организмов обеспечило в дальнейшем такой огромный скачок в развитии жизни, как возникновение аутотрофов, использующих солнечную энергию для синтеза органических соединений из простейших неорганических. Разумеется, не сразу возникло такое сложное соединение, как хлорофилл.

Со временем в первородном океане стали иссякать органические вещества, накопившиеся в нем абиогенным путем. Появление аутотрофных организмов, в первую очередь зеленых растений, обеспечило дальнейший непрерывный синтез органических веществ, а следовательно, существование и дальнейшее развитие жизни.

Такова в общих чертах история становления жизни.

ЖИЗНЬ КАК КОСМИЧЕСКОЕ ЯВЛЕНИЕ.

Можно полагать, что жизнь возникает во Вселенной всегда, когда планеты достигают определенного развития и на них создаются условия для перехода химической формы движения в биологическую. Поиски живой материи в космическом пространстве и изучение ее особенностей составляют задачу одного из наиболее молодых разделов биологии — экзобиологии.

Поиски жизни вне Земли в первую очередь опираются на знания условий, необходимых для земной жизни. Они впервые наиболее полно исследованы В. И. Вернадским в его учении о биосфере (1926). Есть все основания считать, что жизнь организмов, построенных из соединений, в основе которых находится углерод, возможна при колебаниях температуры в пределах от $+80^{\circ}$ до -70° . Это дает основание предполагать в нашей Солнечной системе существование жизни на Марсе. Сезонные изменения окраски на Марсе некоторые астрономы упорно связывают с наличием растительных форм жизни. Разумеется, окончательно этот вопрос может быть решен только после проникновения специальной космической аппаратуры на исследуемую планету.

А. И. Опарин и В. Г. Фесенко (1956) в книге «Жизнь во Вселенной» обсуждают вопрос о том, каким условиям должно отвечать небесное тело для того, чтобы на нем могла возникнуть жизнь. Они указывают, что таким телом может быть только планета, которая должна: 1) получать от своей звезды некоторое постоянное количество радиации, что может быть только у планеты, имеющей орбиту, близкую к кривой; 2) находиться на таком расстоянии от звезды, которое обеспечивает на ее поверхности нужную для жизни температуру; 3) иметь определенные размеры, нужные для удержания атмосферы такого химического состава, который необходим для поддержания жизни; 4) иметь возраст, достаточно большой для того, чтобы в коре планеты произошла необходимая миграция зольных элементов и образовались сложные органические вещества.

Исходя из тех требований, которые предъявляются к обитаемой планете, авторы заключают, «что вероятность наличия жизни в окрестностях какой-либо звезды, взятой наугад в нашей Галактике, составит примерно около одной стотысячной или даже одной миллионной. Следовательно, только в одном случае из миллиона пересмотренных наугад звезд можно рассчитывать обнаружить планету, где жизнь находится на той или иной ступени своего развития».

Таким образом, в противоположность идеализму, декларирующему примат духа над материей, утверждающему, что цель мироздания это создание мыслящих существ, мы приходим к выводу, что материя в своем развитии идет многообразными путями, и далеко не всегда и не везде в результате этого развития должна возникать жизнь, как одна из возможных сложных и совершенных форм движения материи. Напро-

тив, на бесчисленном множестве небесных тел нет жизни, многие из этих тел никогда и не будут ею обладать в течение всего своего развития, так как оно здесь идет совершенно иными путями, чем на нашей планете.

Но из этого совершенно не следует, что только Земля является единственным обиталищем жизни. В нашей метagalacticкой системе имеются сотни миллионов галактик, и каждая отдельная галактика может состоять из миллиардов и сотен миллиардов звезд. Даже в нашей Галактике, включающей примерно 150 миллиардов звезд, могут быть сотни тысяч планет, на которых возможно возникновение и развитие жизни. Во всей бесконечной Вселенной должно существовать также и бесконечное множество обитаемых планет».

Те же расчеты допускают возможность существования на некоторых из них разумной жизни.

Глава XIII. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

Идея развития является одним из важнейших элементов современного научного диалектико-материалистического подхода к изучению окружающего нас мира.

В области биологических наук идея развития нашла наиболее полное воплощение в эволюционной теории Чарлза Дарвина. Однако теория Дарвина, представившая убедительные доказательства исторического развития живых организмов и впервые объяснившая движущие силы и пути эволюции, явилась завершением длительного процесса становления эволюционных воззрений, истоки которого восходят к древним культурам Запада и Востока.

На всех этапах своей истории биология, как и другие области человеческих знаний, являлась ареной борьбы материализма и идеализма, диалектики и метафизики.

Идеям об изменяемости живых существ, о развитии живого противостояло господствовавшее много веков и всегда поддерживаемое церковью представление о возникновении живого в результате акта творения, о постоянстве и неизменности всего существующего. Эта концепция вошла в историю под названием *креационизма* (от лат. creatio — создаю, творю).

В борьбе с креационизмом идеи развития прошли долгий и трудный путь от первоначального признания самой возможности изменений, превращений (трансформации) до полного отрицания теорий творения и неизменности живого, до понимания развития как исторического процесса.

Наиболее ранние воззрения, допускающие изменяемость живого, получили название *трансформизма* (от лат. transformatio — изменяю, преобразовываю). Трансформизм еще не связывал наблюдаемые в органическом мире изменения с поступательным характером развития и происхождением высших, более сложно организованных форм от низших, более примитивных. Для эволюционных теорий, эволюционизма (от лат. evolutio — развертываю) характерно признание исторического развития живого.

Первая эволюционная теория была создана Ламарком в 1809 г. Однако для полного торжества эволюционных идей потребовалось еще 50 лет накопления научных фактов и идеологической подготовки общества.

Учение Дарвина, основные положения которого были опубликованы в 1859 г., положило предел господству метафизических и креационистских взглядов в биологии. Их сменили материалистические эволюционные представления, успешно развивающиеся в настоящее время. Этот раздел биологии, изучающий общие закономерности развития органического мира, получил название *дарвинизма*.

В последнее столетие учение Дарвина успешно пропагандировалось и развивалось прогрессивными учеными Запада и России. Благодаря трудам Т. Гексли, Ф. Мюллера, Э. Геккеля, А. О. и В. О. Ковалевских, И. И. Мечникова, К. А. Тимирязева, А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена эволюционная теория обогащалась новыми фактическими данными и обобщениями. В свою очередь исторический метод, отражающий многие черты диалектического понимания мира, прочно вошел в биологические науки.

Первые представления о развитии живого можно найти в трудах античных авторов. Так, Фалес (624—578 гг. до н. э.) считал, что весь мир развился из воды. Ученик Фалеса Аниксимандр (610—546 гг. до н. э.) полагал, что человек, подобно живым существам, произошел от рыб. Эмпедокл (483—423 гг. до н. э.) высказал идею о закономерном развитии живой природы, о выживании тех, кто наиболее целесообразно устроен. Эти взгляды на живую природу разделял и Гераклит (544—483 гг. до н. э.).

Вершину философской мысли античного мира отражают сочинения Аристотеля (384—322 гг. до н. э.). В его учении природа рассматривалась как гармонично связанное единое целое, представляющее собой различные градации (ступени) совершенства. Минералы гармонично связаны с растениями, растения — с зоофитами (животнорастениями), зоофиты — с низшими животными. Далее в системе Аристотеля расположены все более совершенные животные, затем человек, за ним — небесные тела. В этих представлениях нет указаний на развитие высших форм от низших, но имеется в виду последовательное развертывание возможностей, заложенных изначально в телах природы.

Знаменитый древнеримский философ и поэт Лукреций Кар (99—55 гг. до н. э.) в поэме «О природе вещей» так рисует картину развития жизни из неживой природы:

«...Земля поначалу кусты возростила и травы,
А уж затем разным способом и по разным причинам
Создала множество смертных существ всевозможной природы
(Ведь не могли же созданыя живые ни с неба свалиться,
Ни земноводные твари — из моря соленого выйти).
А потому справедливо земля имя матери носит.
В силу того, что создания все из земли сотворились.
Множество всяких животных и ныне в земле возникает
Вследствие влаги дождливой и зноя лучистого солнца...».

Естественно, что высказывания античных мыслителей о развитии в природе носили характер догадок, так как не опирались на систематические знания. «Для греческих философов мир был по существу чем-то возникшим из хаоса, чем-то развившимся, чем-то ставшим»¹.

ПЕРИОД НАКОПЛЕНИЯ ФАКТИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ. КРЕАЦИОНИЗМ

Средневековье не внесло новых идей в представления о развитии органического мира. Даже эпоха Возрождения, способствовавшая развитию естествознания, накоплению знаний о новых видах растений и животных, еще характеризуется метафизическими воззрениями. В XV—XVII веках продолжало господствовать убеждение, что весь мир, растения, животные и человек созданы творцом и сохранились без изменений поныне. «В природе отрицали всякое изменение, всякое развитие». «Виды растений и животных были установлены раз навсегда при своем возникновении, одинаковое всегда порождало одинаковое...»¹ «Высшая обобщающая мысль, до которой поднялось естествознание рассматриваемого периода, это — мысль о целесообразности установленных в природе порядков... согласно которой кошки были созданы для того, чтобы пожирать мышей, мыши, чтобы быть пожираемыми кошками, а вся природа, чтобы доказывать мудрость творца»².

¹ Ф. Энгельс. Дialectика природы. Сочинения. Т. 20, М., 1961, стр. 349.

² Там же, стр. 350.

Действительно существующая целесообразность в строении и функциях живых организмов находила себе телеологическое (от греч. *teleos* — стремящийся к цели) объяснение в изначальной целесообразности всего созданного высшим существом.

Таким образом, в объяснении как происхождения многообразия живых организмов, так и целесообразности в природе официальная наука не расходилась с религией. В биологии укреплялись креационистские предствления. Новым научным фактам пытались находить толкования, не противоречащие библии. Естествознание сближалось таким образом с теологией (от греч. *teos* — бог, *logos* — наука), т. е. с богословием.

Большие социально-экономические сдвиги, происшедшие в странах Западной Европы в XV—XVII столетиях, — зарождение капитализма в недрах феодального строя, развитие товарного производства, возникновение крупных монархий и начало развития буржуазного общества — обусловили новые условия для развития наук, в том числе и естествознания. В физике, химии, геологии, биологии начался период бурного накопления знаний. Развитие торговли и открытие новых земель способствовали быстрому увеличению сведений о растениях, животных, ископаемых остатках прежней жизни. Потребность в упорядоченности, систематизация знаний привели к созданию в XVIII столетии ряда искусственных систем — первых попыток разобраться в многообразии живых существ, населяющих Землю. Искусственность и надуманность ряда предложенных классификаций отражали общую теоретическую ограниченность науки того времени.

Наиболее ярким выразителем мировоззрения естествоиспытателей периода накопления фактических знаний и господства креационизма был шведский натуралист XVIII века Карл Линней (1707—1778) — создатель классических трудов по систематике органического мира. Он был убежденным креационистом, сторонником признания постоянства видов. Ему принадлежат слова: «Виды в высшей степени постоянны... Видов столько, сколько разных форм в начале произвело бесконечное существо». И в то же время, будучи тонким и вдумчивым наблюдателем, Линней должен был признать существование разновидностей, формирующихся под воздействием факторов среды, а в более поздних работах — также и возможность образования новых видов. Линней считал, что искусственные системы имеют лишь ограниченное значение. Он сделал много для создания новой естественной системы растений, однако не допускал и мысли о возможности естественного происхождения живых существ и их родстве. «Каждый вид, — говорил он, — это потомство одной пары, созданной богом при сотворении мира».

Заслуживающим внимание обобщением, до которого могло подняться естествознание в период господства метафизических креационистских представлений, является лестница тел природы. Автором одной из наиболее популярных в свое время «лестниц» был швейцарский натуралист Ш. Боннэ (1720—1793). Вершину «лестницы» Боннэ отвел богу, верхние ступеньки — ангельским чинам, расположенные ниже — человеку, еще ниже — животным, растениям и, наконец, минералам и другим телам неживой природы.

Боннэ предполагал даже существование родства между телами, расположенными на соседних ступеньках.

Один из французских философов того времени Ж. Робине (1735—1820) писал: «Должно было быть время, когда не было ни одного существа, устроенного так, как те, которых мы видим...». По его представлениям развитие шло от минералов к растениям и далее — к животным и человеку. Эти прогрессивные для того времени взгляды благодаря господству метафизики и креационизма не нашли еще почвы для дальнейшего развития. Все же идея «лестницы существ», широко распространенная в XVIII веке, сыграла прогрессивную роль, так как представления

о непрерывном ряде организмов, расположенных на ступеньках лестницы, способствовали появлению и развитию более поздних трансформистских взглядов.

БОРЬБА ТРАНСФОРМИЗМА С КРЕАЦИОНИЗМОМ В XVIII ВЕКЕ

Вторая половина XVIII века явилась в естествознании временем острой борьбы между идеализмом и материализмом. Идеологи революционной буржуазии французские материалисты Ламетри, Дидро и Гельвеций отвергали идею божества, находили материалистическое объяснение законам природы. В эту эпоху в естествознании начали развиваться идеи трансформизма.

Одним из крупных трансформистов XVIII века был французский натуралист Бюффон (1707—1788). По его гипотезе, высказанной в 1749 г., Земля образовалась в результате космической катастрофы: она в виде осколка оторвалась от Солнца после столкновения с кометой. Далее Земля, по мнению Бюффона, развивалась и продолжает развиваться самостоятельно. Горные породы образуются постоянно в виде осадков на дне океанов. Геологическую историю Бюффон разделил на семь периодов. Каждый из них заканчивался вымиранием прежних существ и появлением новых, но не в результате акта творения, а естественным путем. Из мельчайших крупинок «живого вещества» под влиянием тепла зарождались первые немногие виды, а остальные появились в результате их видоизменения под действием факторов среды. Бюффон обращает внимание на сходство в строении всех млекопитающих и даже предполагает общность происхождения человека и обезьяны. Такое «богохульство» не могло пройти безнаказанно. Против Бюффона ополчилась реакция. Французская академия наук вынесла решение сжечь сочинения Бюффона, а от автора потребовала публичного отказа от своих взглядов и заявления, что он верит в библию и сотворение мира.

Идеи, близкие к взглядам Бюффона, изложил стихами в поэме «Храм природы» дед Чарлза Дарвина Эразм Дарвин (1731—1803).

В развитии трансформизма и первых эволюционных представлений известный вклад внесли работы русских ученых М. В. Ломоносова, А. Н. Радищева, К. Ф. Вольфа и А. А. Каверзнева.

М. В. Ломоносов (1711—1765) первым в истории науки высказал эволюционные взгляды в области геологии, опубликовав в 1757 г. работу «О слоях земных». Он считал, что чередование пластов в недрах Земли объясняется тем, что пласты образовались в разные эпохи жизни нашей планеты. Вопреки господствовавшим метафизическим представлениям, Ломоносов утверждал возможность развития нашей планеты.

Правильное решение дал Ломоносов вопросу о происхождении торфа и каменного угля из растительных остатков, а янтаря — из смолы древних хвойных деревьев. В те времена считалось, что окаменевшие раковины морских моллюсков, встречавшиеся в горах, оказались там благодаря библейскому всемирному потопу. Но Ломоносов и эту загадку объяснил поднятием осадочных пород в процессе горообразования. Гор «сначала не было», писал он; они образовались «возвышением от внутренней подземной силы». Причину перемещения морей он видел в поднятии и опускании земной поверхности. По представлению Ломоносова «свет имеет великую древность», поверхность Земли, растения и животные постоянно изменялись.

А. Н. Радищев (1749—1808), исходя из материалистических философских представлений, строит свою «лестницу веществ» — от минералов до человека. «От самого неодушевленного, — писал Радищев, — даже до человека образы организации возрастают». В отличие от Бонне Радищев включает в свою «лестницу» только материальные тела и не находит на ней места для всевозможных вымышленных «небожителей».

Уже в третьей четверти XVIII века А. А. Каверзнев высказывал взгляды, очень близкие к признанию эволюции живого. В 1775 г. он опубликовал диссертацию «О перерождении животных», выводы которой явно противоречили библейской легенде о сотворении мира. Каверзнев считал, что домашние животные произошли от диких предков. «Тщательно изучив и приметив части тела всех животных и сравнив их друг с другом,— писал он,— надо будет само собой признать, что все животные происходят от одного ствола». Объясняя факторы изменчивости животных, Каверзнев большое значение придавал прямому влиянию климата, пищи, температуры. Каверзнев умер в неизвестности, а труд его был незаслуженно забыт вплоть до 40-х годов XX века.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ И ЗНАЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ ЛАМАРКА

Заслуга создания первой цельной и аргументированной эволюционной теории принадлежит Жану Батисту Ламарку (1744—1829). Автор этой теории был сторонником французской революции, отражал взгляды прогрессивной французской буржуазии, боровшейся против феодального строя и его идеологии. В своих философских убеждениях Ламарк, однако, не был последовательным материалистом,— он разделял позиции деизма (от лат. *deus* — бог). Деисты признавали, что природа и порядок в ней созданы творцом, однако бог дает лишь первый толчок раз-

витию природы и в дальнейшем не вмешивается в протекающие в ней процессы. Для своего времени философия деизма была прогрессивной: нередко под философией деизма скрывались материалистические, атеистические взгляды.

Основной труд Ламарка «Философия зоологии» вышел в свет в 1809 г. В нем Ламарк постулировал основные положения об изменчивости видов. По мнению Ламарка, эволюция животных и растений протекает настолько медленно, что человек не замечает происходящих изменений. Для объяснения этой мысли Ламарк приводил такой пример: «Допустим, что человеческая жизнь длится не более одной секунды; в этом случае ни один индивидум нашего вида, занявшийся созерцанием часовой стрелки на урегулированных и приведенных в движение часах, не увидит, как эта стрелка выходит из сво-



Ж. Ламарк (1744—1829).

его положения... Даже наблюдения тридцати поколений не скажут ничего положительного насчет перемещения стрелки, так как расстояние, проходимое последней в тридцать секунд, слишком незначительно, чтобы его можно было уловить».

К убеждению об изменчивости видов Ламарк пришел на основании длительных исследований флоры и фауны. Он столкнулся с большими трудностями в установлении границы между многими близкими видами.

Оказалось, что некоторые растения представляют собой серию форм, рассматриваемых одними ботаниками как разновидности, а другими — как самостоятельные виды. В существовании таких форм Ламарк правильно увидел веское доказательство изменяемости видов. Сравнивая растения из различных районов Франции, Ламарк обнаружил, что виды, характерные для севера страны, «через ряд нечувствительных переходов» преобразуются в виды, произрастающие на юге. Так, Ламарк обнаружил переходные формы, связывающие родственные виды. И в этом Ламарк увидел доказательство несостоятельности теории постоянства видов.

Убеждение в изменяемости организмов привело Ламарка к выводу, что вся природа состоит из непрерывного ряда особей. Он полагал, что человеку еще не известны все особи в этом непрерывном ряду, и поэтому существуют временные «перерывы», как бы разбивающие непрерывный ряд на отдельные группы, называемые видами. С точки зрения Ламарка, систематические категории — классы, отряды, роды и даже виды — реально не существуют, а выделяются человеком лишь для удобства распознавания и изучения. Этот вывод Ламарка был ошибочным. Виды существуют реально, хотя и изменяются. Поставив перед собой правильную задачу показать несостоятельность метафизического креационистского представления о неизменяемости видов, Ламарк не смог найти верного решения. Он полагал, что новые виды возникают в результате плавного преобразования старых форм, соответственно (адекватно) изменениям среды, что существует лишь непрерывный постепенный процесс эволюции. Эта концепция привела Ламарка к положению об отсутствии реальных границ между видами. Ламарк не смог обнаружить диалектического процесса — перерывов постепенности, связанного с естественным вымиранием видов и разновидностей, благодаря чему возникают реальные границы между видами. Эту задачу лишь через полвека смог решить Дарвин.

Принцип градации. Изучение многообразия животных и растений привело Ламарка к представлению о градации (от лат. *gradus* — ступень), о возможности расположить живые тела по ступеням в зависимости от степени сложности их организации. В отличие от «лестницы» Бонне принцип градации Ламарка имел принципиально новое, эволюционное содержание: ряды, ступени он рассматривал как результат прогрессивной эволюции, усложнения форм жизни. Это представление — одна из сильных сторон учения Ламарка.

Факторы эволюции. Отвечая на вопрос, каковы же факторы эволюции живых тел, каковы причины, приводящие к усложнению организации, выраженному в градации, Ламарк называл два основных момента: первый из них — активное влияние внешней среды, второй — тенденция организмов к совершенствованию.

Ламарк полагал, что под непосредственным влиянием внешней среды изменяются растительные организмы. Измененные условия среды при длительном действии могут настолько изменить растительный организм, что он может быть причислен к новому виду. Изменение условий среды является, таким образом, непосредственным фактором видообразования.

Для животных организмов действие среды опосредовано нервной системой. Изменившаяся среда изменяет в первую очередь потребности животного, затем его поведение, привычки, обеспечивающие удовлетворение потребностей. В силу этого одни органы, наиболее функционально нагруженные, постоянно упражняются, а другие теряют свое значение. Упражняемые органы прогрессивно развиваются, увеличиваются в размерах, а неупражняемые, наоборот, уменьшаются, регрессируют. Таким образом организмы приобретают новые признаки.

Логическое развитие идеи о роли среды в процессе формирования видов привело Ламарка к признанию возможности передачи по наследству признаков, приобретенных под прямым влиянием среды. Это нашло от-

ражение в двух законах, которые кратко могут быть сформулированы следующим образом.

Первый закон: у всякого животного более частое и более длительное употребление органов приводит к их увеличению и, наоборот, неупотребление — к уменьшению или исчезновению.

Второй закон: все, что приобретено организмами под влияниями внешних условий, в результате упражнения или утрачено из-за неупотребления, наследуется потомками.

Для доказательства правильности выведенных им законов Ламарк ссылался на многочисленные примеры. Наличие плавательных перепонок на ногах водоплавающих птиц он объяснял тем, что при плавании птицы стремятся растягивать пальцы: в силу этого кожная складка растягивается, а приобретенный признак передается по наследству. Более того, в каждом новом поколении этот признак благодаря упражнению усиливается и снова, уже в увеличенном виде, наследуется потомками. Точно так же длинные ноги и длинная шея береговых птиц, по Ламарку, обусловлены тем, что птицы их вытягивают, стремясь не замочить тело при ходьбе по болоту и добывании пищи со дна. Длинная шея и ноги у жирафа — результат вытягивания их при доставании листьев с высоких деревьев.

Гипотеза наследования приобретенных признаков, впервые сформулированная Ламарком, в течение целого столетия являлась предметом острых дискуссий. Данные современной генетики, как об этом уже упоминалось в главе VII, подтвердили ее полную научную несостоятельность.

Как известно, упражнениями можно достичь в ряде случаев увеличения или уменьшения размеров некоторых органов, но эти изменения не сопровождаются адекватными изменениями половых клеток. Для появления новых признаков, передающихся по наследству, необходимо возникновение мутаций, т. е. изменений генетической информации.

Да и не во всех случаях концепция Ламарка дает объяснение приспособленности организмов к среде обитания. Исходя из представлений Ламарка, невозможно понять появление таких признаков, как покровительственная окраска и мимикрия (например, сходство гусеницы с формой и окраской сучка). Естественно, что животные не могут «упражнять» окраску или форму тела. Тем более не выдерживает критики положение Ламарка о присущей якобы организмам тенденции к совершенствованию, обуславливающей их прогрессивное развитие. Эта часть учения Ламарка отражает его идеалистические философские взгляды.

Значение эволюционной теории Ламарка

Научный подвиг Ламарка огромен. В период господства метафизических креационистских представлений он создал первую эволюционную теорию, провозгласив принцип изменяемости видов. Дарвин упоминал Ламарка в числе своих предшественников. К. А. Тимирязев видел основную заслугу Ламарка в том, что он первым обратил внимание на фактор времени, необходимый для эволюции. Ламарк одним из первых отметил роль среды в изменчивости организмов.

С позиций науки сегодняшнего дня в учении Ламарка можно отметить много ошибочных положений. «Но мы не должны упускать из виду, — писал Ф. Энгельс, — что во времена Ламарка наука далеко еще не располагала достаточным материалом для того, чтобы ответить на вопрос о происхождении видов иначе, как предвосхищая будущее, — так сказать, в порядке пророчества»¹.

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Анти-Дюринг. Сочинения. Т. 20, М., 1961, стр. 74.

Создав теорию эволюции, в основе своей материалистическую, Ламарк во многом делал уступки господствовавшему идеалистическому мировоззрению. Непоследовательность его философии сказалась в представлениях о тенденции организмов к совершенствованию и неумении дать материалистическое объяснение градации. Ошибочным было отрицание реальности существования видов.

Ламарк ошибочно полагал, что для эволюции достаточно одного прямого влияния среды или упражнения и неупражнения органов, всегда приводящих якобы к адекватной изменчивости. Ламарк не дал последовательно материалистического объяснения ни многообразию форм, ни существующей в живой природе целесообразности.

Современники не приняли эволюционного учения Ламарка. Французская буржуазия ко времени выхода в свет «Философии зоологии» утратила уже свою революционность и ее идеологи стали отходить от философии материалистов XVIII века. Научная мысль начала XIX века не была еще подготовлена к восприятию теории эволюции. Имела значение и неубедительность ламарковской аргументации, обусловленная недостаточностью фактического материала, говорившего в пользу эволюции. Сыграло роль и то, что теория Ламарка была в известной мере умозрительной, не опиралась на практику и не находила в ней применения. Тем не менее теория Ламарка оставила значительный след в науке, способствовала накоплению научных фактов и, в конце концов, торжеству эволюционной идеи.

БОРЬБА ЭВОЛЮЦИОНИЗМА И КРЕАЦИОНИЗМА В ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЕ XIX ВЕКА

Развитие эволюционных представлений в первой половине XIX века связано с накоплением материала, показывающего единство и общность организмов, составляющих столь многообразные царства животных и растений. Идея о родстве организмов между собой, о единстве их происхождения успешно развивалась благодаря все более широкому распространению в биологии сравнительного метода исследования. Огромное значение имела также сформулированная в 30-х годах XIX века Теодором Шванном клеточная теория, утверждавшая единство микроскопического строения животных и растений.

Французский ученый Жорж Кювье (1769—1832) одним из первых применил сравнительно морфологический метод исследования к изучению строения тела животных. Пользуясь этим методом, он установил принцип корреляции органов, согласно которому ни одна часть тела не может изменяться без изменения в строении других органов. Это значит, что каждая часть тела, взятая отдельно, отражает особенности строения всего организма. Например, если у млекопитающего имеются копыта, то вся его организация в той или иной степени отвечает травоядному образу жизни: зубы приспособлены к перетиранию растительной пищи, имеется длинный кишечник для переваривания грубой пищи и т. д. Если же у животного кишечник служит для переваривания мяса, то и все остальные органы приспособлены к плотоядному образу жизни: челюсти — для захвата и удержания добычи, когти — для схватывания, зубы — для разрывания ее.

Базируясь на сравнительноанатомическом материале, Кювье создал учение о типах. Для каждого типа характерен свой план строения, наиболее выраженный в нервной системе. Кювье установил четыре плана строения нервной системы:

1) нервная система состоит из головного и спинного мозга и отходящих от них нервов (позвоночные);

2) нервная система построена из разбросанных нервных узлов и отходящих от них нервов (мягкотелые);

3) нервная система состоит из двойной нервной цепочки, расположенной на брюшной стороне тела (членистые);

4) нервная система построена из нервов, расходящихся по радиусам в теле животного (лучистые).

В соответствии с четырьмя планами строения нервной системы Кювье установил четыре типа животных: позвоночные, мягкотелые, членистые и лучистые.

Введение в науку понятия о типах имело прогрессивное значение и способствовало развитию зоологии.

Пользуясь сравнительноанатомическим методом, Кювье успешно изучал кости вымерших животных и восстанавливал их облик и образ жизни. На основании палеонтологических исследований Кювье убедился в существовании на Земле смены органических форм. Так, в типе позвоночных сначала появились рыбы, потом земноводные, далее наземные пресмыкающиеся, птицы, древние формы млекопитающих и, наконец, современные млекопитающие. Таким образом, Кювье удалось получить богатейший фактический материал, свидетельствующий в пользу эволюции.

Жоффруа Сент-Илер (1772—1844) — французский зоолог, современник Кювье, явился одним из основоположников сравнительной анатомии. Он создал учение о едином плане строения животных. При изучении анатомии передних конечностей позвоночных животных Сент-Илер установил «принцип аналогов», согласно которому существуют органы, различные по функции, но сходные по строению. В современной терминологии такие органы принято называть гомологичными. Принцип гомологии способствовал развитию сравнительной анатомии и позволил, в частности, отождествить парные плавники рыбы с парными конечностями наземных позвоночных. Сент-Илер воспользовался им для сравнения частей тела не только взрослых животных, но и их зародышей. Так, у птиц в черепе отсутствуют швы, поэтому его трудно сравнивать с черепами животных других классов. Но у зародышей птиц, где кости черепа еще не срослись, они оказались такими же, как и в черепе эмбрионов рептилий. Сравнивая зародышей из различных классов Сент-Илер установил единый план строения позвоночных. Далее он пришел к убеждению о едином плане строения всех животных, однако ошибочно утверждал, что животные, относящиеся к любым типам, построены по единому плану — тому же, что и позвоночные. Так, по мнению Сент-Илера, членистоногие отличаются от позвоночных тем, что они как бы перевернуты спинной стороной вниз, а брюшной — вверх, поэтому нервная система у них находится на брюшной стороне.

Принцип гомологии органов привел Сент-Илера к установлению другой закономерности — «принципа равновесия». По мнению Сент-Илера, у животных имеются зачатки всех органов, но степень их развития может быть очень разнообразной. Несмотря на единый план строения, у разных животных одни и те же органы могут быть, в зависимости от влияния среды, как хорошо развитыми, так и в рудиментарном, неразвитом состоянии. Открытие рудиментарных органов и объяснение, данное их существованию, привели Сент-Илера к мысли, что изменение органов у животных происходит не только в индивидуальном развитии но и в процессе эволюции вида. В силу «принципа равновесия» увеличение одних органов может повлечь за собой уменьшение других. В этом плане, с точки зрения Сент-Илера, нет принципиальной разницы между нормой и уродством. Превращение одного класса в другой может произойти в результате резкого отклонения в строении «уродливой» формы. Так, по мнению Сент-Илера, птицы могли произойти от рептилий. «Принципом равновесия» он объяснял многообразие видов при наличии единого плана строения всех животных. Сент-Илер был убежден, что единство плана

строения — следствие общности происхождения, результат превращения первичной основной формы. Он считал возможным на основании изучения скелетов современных и вымерших животных показать их родственную связь и постепенный переход от одних форм к другим. Фактором превращений, по мнению Сент-Илера, было воздействие внешней среды, непосредственно влияющей на организм.

Таким образом, в первой трети XIX века крупнейшие представители биологии в Западной Европе, располагавшие огромным фактическим материалом по изучению животных и растительных организмов, вплотную подошли к познанию закономерностей, лежащих в основе существования живого. Однако ни Сент-Илер, ни тем более Кювье не смогли подняться в отношении больших теоретических обобщений выше уровня своих предшественников.

Метафизическое, креационистское мировоззрение Кювье не позволяло ему признать изменяемость видов, историческое развитие органического мира.

Обнаружив противоречие с полученными им самим фактами при изучении ископаемых остатков животных, Кювье выдвинул теорию катастроф. Согласно этой теории, ископаемые остатки действительно принадлежат вымершим животным, но эти животные не являются предками современных. Причиной вымирания явились крупные, периодически происходящие геологические катастрофы, уничтожавшие на больших территориях всех животных и растительность. Постепенно эти территории населялись видами, проникшими из соседних областей. Признавая значительный творческий акт, в результате которого на Земле появилась жизнь, сам Кювье не считал, что за каждой катастрофой следуют новые акты творения. Однако его ученики и последователи Л. Агассис (1807—1873) и А. Орбиньи (1802—1857), развивая учение о катастрофах, утверждали, что они охватывали весь земной шар, поэтому после каждой катастрофы был необходим новый акт творения. На основании палеонтологических остатков, обнаруженных в земных слоях, Орбиньи исчислил, что на Земле должно было произойти не менее 27 таких тотальных катастроф. «Теория Кювье о претерпеваемых Землей революциях», — писал Ф. Энгельс, — была революционна на словах и реакционна на деле. На место одного акта божественного творения она ставила целый ряд повторных актов творения и делала из чуда существенный рычаг природы»¹.

Теория «катастроф» была принята большинством современников Кювье и имела широкое распространение вплоть до появления учения Дарвина.

Анализируя в целом роль Кювье в истории биологии, необходимо отметить большое значение его фактических сравнительно-морфологических и палеонтологических исследований, которые, несомненно, явились большим вкладом в науку и способствовали подготовке научной мысли к восприятию эволюционной теории. Вместе с тем на примере Кювье особенно убедительно можно показать, какую роль может играть реакционное мировоззрение в судьбе научных исследований.

В противоположность Кювье Сент-Илер был сторонником более прогрессивных для того времени воззрений, уже далеких от креационизма. Развивая учение о единстве органического мира, Жоффруа Сент-Илер исходил из материалистических по существу положений о выражении этого единства в анатомическом и функциональном сходстве организмов. Жоффруа Сент-Илер пошел дальше трансформистской концепции о превращении видов и в своих более поздних произведениях подошел по существу к пониманию развития организмов как исторического процесса, т. е. к эволюционизму. Это относится в первую очередь к его палеонтоло-

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Дialeктика природы. Сочинения. Т. 20, М., 1961, стр. 352.

гическим работам, которые явились логическим продолжением сравнительно-анатомических исследований.

Заслуживают особого внимания настойчивые и глубоко обоснованные высказывания Сент-Илера о роли теории, о значении для науки теоретического обобщения фактов. «Факты, — писал он, — переходят к потомству только в сопровождении идей, под их, так сказать, покровительством». Наука, не опирающаяся на теоретические обобщения, является, по Сент-Илеру, не наукой, а лишь грудой фактов.

Широко известен в истории биологии знаменитый спор Кювье и Сент-Илера, происходивший в 1830 г. в стенах Французской академии наук. Поводом для диспута был вопрос о наличии общего плана строения головоногих моллюсков на примере позвоночных.

Интерпретация фактов у Сент-Илера была ошибочной: естественно, невозможно свести особенности строения всех животных к одному надуманному плану. Сент-Илер не сумел защитить свою точку зрения. Кювье, утверждавший, что единый план строения существует лишь в пределах типа, фактически был прав. В споре с Сент-Илером победа оказалась за Кювье. Однако в то время этот спор вышел по своему значению и полученному резонансу далеко за пределы дискуссии по частному вопросу сравнительной анатомии. Он отразил в себе борьбу идей, борьбу трансформизма и креационизма. Вот почему победа Кювье была расценена большинством ученых того времени как торжество незыблемых догм креационизма и сыграла роль временного тормоза для развития прогрессивных теорий трансформизма и эволюционизма.

РУССКИЕ ЭВОЛЮЦИОНИСТЫ ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЫ XIX ВЕКА

В первой половине XIX века интересные исследования и теоретические обобщения принадлежат русским ученым. Некоторые из них являются по существу первыми эволюционистами, прямыми предшественниками Дарвина, хотя по числу и убедительности аргументации, конечно, не могли с ним сравниться.

Профессор Московского университета, врач по образованию, И. Е. Дядьковский (1784—1841) в своих лекциях и исследованиях высказывал мысль о постоянном развитии природы, появлении жизни из органической материи. По мнению этого исследователя, живая природа находится в постоянном развитии, одни виды дают начало другим.

Академик К. М. Бэр (1792—1876), применив сравнительный метод к изучению эмбрионального развития животных, обнаружил, что зародыши различных классов в пределах типа обладают большим сходством. Он показал, что наибольшее сходство обнаруживается в самых ранних стадиях развития: прежде всего у зародышей появляются признаки, характерные для типа, затем уже признаки класса, рода и, наконец, признаки, специфичные для животных данного вида. Эту закономерность Бэр называл «законом зародышевого сходства». Опираясь на него, он высказал утверждение о сходстве индивидуального развития организмов с происходившим на Земле последовательным усложнением живых организмов. Этим обобщением Бэр в известной мере предвосхитил «биогенетический закон», открытый позже Ф. Мюллером и Э. Геккелем (см. главу XVII).

Еще до выхода в свет основного труда Дарвина Бэр стоял на позициях изменчивости видов. Он писал: «...похожие друг на друга виды, действительно, имеют общее происхождение или возникли друг от друга...». Однако следует иметь в виду, что в своих взглядах Бэр придерживался идеалистического объяснения эволюции, исходил из принципа «стремления живого к совершенствованию» и после выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина выступил с критикой его эволюционной теории. Правда, критиковал Бэр не идею эволюции, а принцип ее доказательст-

ва: он не разделял взглядов Дарвина на борьбу за существование как движущий фактор эволюции.

Выдающимися эволюционистами были профессор Московского университета К. Ф. Рулье (1814—1858) и его ученик Н. А. Северцов (1827—1885).

На основании своих палеонтологических, сравнительноанатомических и эмбриологических исследований и наблюдений над изменчивостью домашних животных в результате акклиматизации Рулье пришел к идее эволюции.

В работе «О животных Московской губернии» (1845) Рулье писал, что природа — единое, связанное целое, что она непрерывно движется, развивается, что развитие органического мира, в частности животных, вызывается изменяющейся внешней средой. Рулье одним из первых применил экологический подход к исследованию животных. Именно этот экологический материал позволил ему приблизиться к мысли о постоянно происходящей в мире животных и растений борьбе и гибели тех, кто не смог устоять в ней.

Рулье с увлечением занимался палеонтологическими исследованиями. Он писал: «Красноречивейшая и яснейшая книга природы — Земля — свидетельствует, что она подлежала многократным постепенным изменениям, которым параллельно шло и постепенное развитие и осложнение растений и животных, замкнувшееся высшим земным выражением органической жизни, венцом его — появлением человека».

Исследования, научно-популярные статьи и общедоступные лекции Рулье способствовали распространению материалистических представлений в России.

Одного из учеников Рулье — Н. А. Северцова — справедливо можно назвать эволюционистом. Он критиковал теорию катастроф Кювье еще до того, как стала известна теория Дарвина, и допускал наличие родственных связей не только между видами, но и между родами и более крупными систематическими категориями.

Изучая внутривидовую изменчивость у птиц, Н. А. Северцов пришел к выводу, что нередко встречаются виды, являющиеся только видоизменением другого вида. «Вид живет в ряду поколений», — писал Северцов. — Первоначальный вид в зависимости от условий существования и от среды обитания либо продолжает существовать рядом со своим производным, либо исчезает; но эти производные виды по своим признакам всегда сохраняют след общего происхождения...».

Н. А. Северцов первым указал на существование переходных форм между типами. В качестве примера он привел «рыбу-червя» — ланцетника, который «не только по наружному виду, но и по существеннейшим анатомическим признакам — рыба, соединяющая позвоночных с беспозвоночными и соответствующая зародышевому состоянию высших рыб».

С трудами Н. А. Северцова был знаком Дарвин и высоко ценил их. Н. А. Северцов и Рулье являются основателями нового учения — экологии, т. е. науки о закономерностях, возникающих во взаимоотношениях организмов со средой. Труды Н. А. Северцова сыграли большую роль в развитии зоогеографии.

Глава XIV. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ УЧЕНИЯ ЧАРЛЗА ДАРВИНА

СОЦИАЛЬНО-ЭКОНОМИЧЕСКИЕ И НАУЧНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ УЧЕНИЯ ДАРВИНА

Социально-экономические условия Англии в первой половине XIX века способствовали развитию эволюционных взглядов. Англия была наиболее развитой капиталистической страной. В рассматриваемый период в Англии интенсивно развивалась промышленность, росли города, увеличивалась численность пролетариата. Одновременно повышался спрос на продукты сельского хозяйства. Это требовало повышения продуктивности сельскохозяйственных растений и домашних животных. Растениеводство и животноводство улучшали методы селекции, т. е. приемы выведения новых и улучшения старых сортов растений и пород животных. Можно сказать, на глазах в течение нескольких лет появились новые высокопродуктивные сорта пшеницы, ржи и других культур, лейчестерская порода овец, шортгорнский крупный рогатый скот и т. п. Достижения селекционеров, несомненно, обращали на себя внимание пытливых наблюдателей и направляли мысль в сторону признания изменчивости видов, исторического воззрения на живую природу.

В первой половине XIX века Англия стала крупнейшей колониальной державой, захватывавшей все новые и новые владения. К середине этого века ей уже принадлежали Канада, почти вся Индия, почти вся Австралия, вся Новая Зеландия, Тасмания, Южная Африка и некоторые другие владения в Африке. Английские военные и торговые суда бороздили все моря и океаны, посещали все континенты. Как правило, в экипаж кораблей включались опытные натуралисты. Они накапливали в музеях Англии богатые естественнонаучные коллекции по геологии, палеонтологии, ботанике, зоологии. В экспедиции на корабле «Бигль» принимал участие Чарлз Дарвин, совершив на нем кругосветное путешествие, которое длилось 5 лет (1831—1836).

В полувековой период между выходом в свет работ Ламарка (1809) и Дарвина (1859) естествознание обогатилось рядом открытий, способствовавших утверждению эволюционных взглядов на живую природу.

В геологии Ч. Лайель (1797—1875) доказал несостоятельность представлений Кювье о том, что изменения на Земле происходят под действием каких-то особых сил, и установил, что поверхность Земли меняется не в результате катастроф, а постоянно. Повседневные факторы: колебания температуры, ветер, дождь, морской прибой, деятельность организмов (растений и животных), землетрясения, извержения вулканов и т. д., меняют облик Земли. Лайель придерживался того взгляда, что в природе всегда действовали те же силы, что и сейчас, и с той же интенсивностью. Стремление Лайеля искать причины прежних изменений на Земле в силах, действующих и теперь (принцип актуализма), нанесло сильный удар догмам креационизма.

Теория Лайеля сыграла прогрессивную роль в развитии всего естествознания и особенно биологии. Первый том выдающегося труда Лайеля «Основы геологии» был опубликован в 1831 г. Дарвин взял его с собой в кругосветное путешествие. Геологические наблюдения во время путе-

шествия убедили его в обоснованности теории Лайеля. Знакомство с этой теорией способствовало формированию эволюционных взглядов Дарвина.

Сравнительная анатомия пополнилась крупными обобщениями. Кювье создал теорию типов строения животных. Сравнительноанатомическое изучение животных в пределах типа подтверждало сходство и возможное родство организмов, происхождение их от единого корня.

«Принцип аналогов», введенный в науку Ж. Сент-Илером, получил дальнейшее развитие в работах английского исследователя Р. Оуэна (1804—1892). Он установил понятие аналогичных и гомологичных органов. Под гомологичными понимаются органы, возникающие и развивающиеся из одних и тех же эмбриональных зачатков, но могущие выполнять разную функцию. Таковы рука человека, лапа собаки, ласт тюленя, крыло летучей мыши. Аналогичные органы имеют сходное строение в результате выполнения сходных функций, например: крыло бабочки и крыло птицы. Выяснение гомологии и аналогии сыграло большую роль в установлении родственных связей между животными.

Была разработана сравнительная анатомия растений, открыты гомологичные органы и у них. Немецкий ботаник В. Гофмейстер (1827—1874) обнаружил чередование поколений у растений (см. главу VI) и указал на гомологию органов размножения цветковых и споровых растений. Так, по словам К. А. Тимирязева, был переброшен «мост через самую большую пропасть в растительном мире».

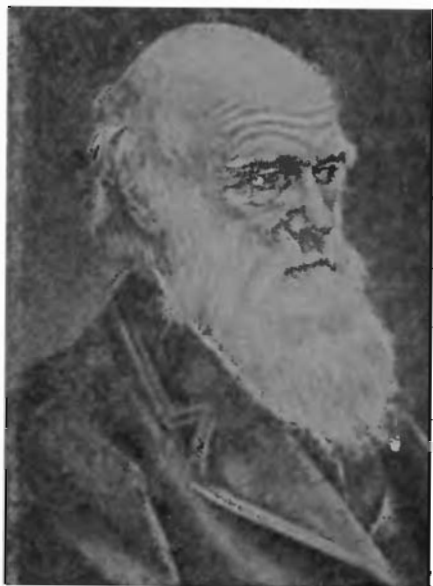
Создание клеточной теории, согласно которой в основе микроскопического строения всех организмов лежит клетка, относится к числу крупнейших открытий первой половины XIX века. Клеточная теория показала глубокое единство всей живой природы и этим, как отметил Ф. Энгельс, подготовила создание эволюционной теории (см. главу III).

Эмбриологические исследования русского академика К. М. Бэра показали, что развитие всех организмов начинается с яйца (клетки) и что обнаруживается поразительное сходство в строении зародышей животных, относящихся к разным классам, особенно на ранних стадиях развития.

В это время немецкий ученый Ратке (1793—1860) обнаружил наличие жаберных дуг и жаберного кровообращения у зародышей птиц и млекопитающих. Возникло убеждение о возможном едином происхождении животных таких классов, как рыбы, птицы и млекопитающие.

К сказанному следует добавить, что накопившиеся к этому времени в большом количестве палеонтологические находки и материалы из области географического распространения животных и растений также не укладывались в прежние метафизические представления.

Итак, в первой половине XIX века уже был собран огромный материал из различных областей естествознания (геологии, палеонтологии, биогео-



Ч. Дарвин (1809—1882).

графии, эмбриологии, сравнительной анатомии, учения о клеточном строении организмов, селекции), противоречащий метафизическому мировоззрению и свидетельствующий в пользу эволюции. Нужна была идея, теория, обобщение, которое сумело бы объяснить накопившиеся

факты, дать им правильное толкование. Это и сумел сделать Дарвин. Тому, что Дарвин произвел переворот в науке, способствовали как его личные качества, так и та социально-экономическая и научная обстановка, в которой протекала его деятельность и формировалось его мировоззрение.

Чарлз Роберт Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в английском городе Шрюсбери, в семье врача. В университете он обучался сначала на медицинском, а потом на богословском факультетах, но, несмотря на это, проявил склонность к изучению естественных наук и приобрел большие знания в области геологии, ботаники и зоологии. Поэтому после окончания университета Дарвин был рекомендован в качестве натуралиста на корабль «Бигль», готовившийся к длительному кругосветному путешествию. Во время путешествия разнообразные

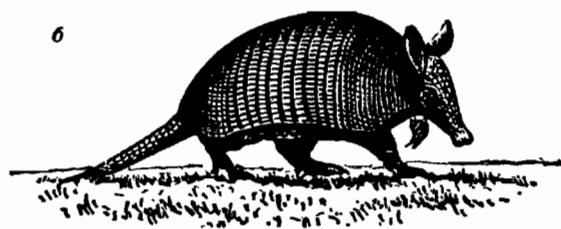
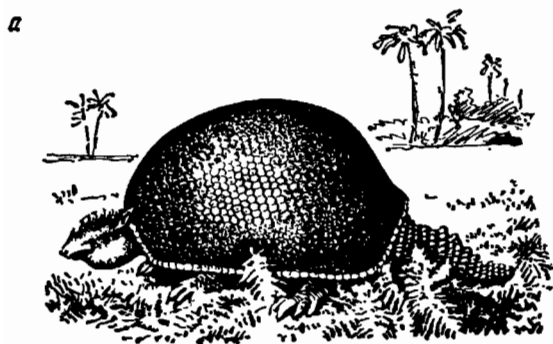


Рис. 91. Ископаемый (а) и современный (б) броненосцы Южной Америки.

наблюдения убедили молодого ученого в изменяемости видов. Мысли об этом он уже тогда записывал в своем дневнике. Так, обнаружив в третичных отложениях Южной Америки скелеты гигантских неполнозубых и сравнивая их с современными броненосцами и ленивцами, Дарвин отметил между ними большое сходство (рис. 91) и, как можно судить по записям в дневнике, у молодого натуралиста зародилась мысль об их родстве.

Большое впечатление произвели на Дарвина особенности видового состава некоторых животных на Галапагосских островах по сравнению с животными, обитающими на материке Южной Америки. Оказалось, что они сходны с американскими. «Почему здесь коренное население было сотворено по американскому типу организации?» — не без иронии спрашивал Дарвин.

Далее Дарвин обращает внимание на то, что близкие виды, обитающие на каждом из островов, например несколько видов обнаруженных им здесь вьюрков, значительно отличаются друг от друга, и чем остров дальше от берегов Америки, тем строение его обитателей резче отличается от

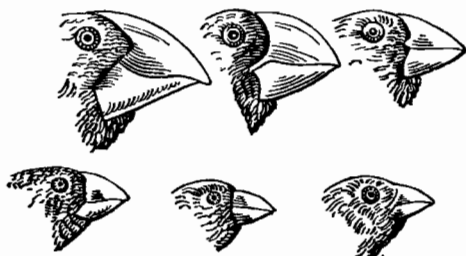


Рис. 92. Головы вьюрков с Галапагосских островов.

материковых форм. Дарвин отметил, что создается впечатление, будто это модификация одного вида, переселившегося с материка (рис. 92).

Аналогичную картину наблюдал Дарвин и у берегов Африки. Оказалось, что животные, обитающие на островах Зеленого мыса, весьма сходны с материковыми видами, но все же отличаются от них и характеризуются своими чертами.

Зоогеографические наблюдения, сделанные во время путешествия, убедили Дарвина, что ареалы видов невозможно объяснить лишь климатическими условиями. Но допустив, что каждый вид возник в каком-то определенном месте, и что в дальнейшем история его существования была связана с расселением за пределы прежнего ареала, можно объяснить появление географических рас и разновидностей.

Обширные геологические наблюдения убедили Дарвина в несостоятельности теории катастроф и сделали его горячим приверженцем учения Лайеля. Географические, геологические и многочисленные другие наблюдения, сделанные во время путешествия, доказывали беспочвенность креационизма.

Возвратившись в Англию, Дарвин тщательно обрабатывает собранный материал, систематизирует записи, сделанные во время экспедиции, изучает научную литературу и уже в 1837 г. ставит перед собой задачу разрешить вопрос о происхождении видов. В 1842 г. Дарвин сделал сжатый набросок основных положений эволюционного учения. Но опубликовать его он еще не решился, а продолжал накапливать материал. Лишь в 1858 г. Дарвин обнародовал краткое содержание своей теории. Толчком к этому послужило то, что зоолог А. Уоллес (1823—1913), изучавший фауну Малайского архипелага, прислал Дарвину рукопись статьи, в которой высказывались соображения о роли естественного отбора в видообразовании, и просил рекомендовать ее в печать. К идее отбора Уоллес пришел независимо от Дарвина. Друзья Дарвина, знавшие, что им давно и тщательно разрабатывался вопрос о роли отбора в видообразовании, убедили Дарвина одновременно со статьей Уоллеса опубликовать и свое «Извлечение». Обе статьи появились в одном номере журнала Линнеевского общества. Уоллес в дальнейшем полностью признал приоритет Дарвина.

Основной труд Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранения благоприятствующих пород в борьбе за жизнь» вышел в свет 24 ноября 1859 г. Интерес к этой книге был настолько велик, что все издание было распродано в течение одного дня — случай очень редкий для того времени. В своих последующих трудах Дарвин развил теорию эволюции и подкрепил ее новыми фактами. В 1868 г. он публикует книгу «Изменчивость животных и растений в условиях одомашнивания», в 1871 г. «Происхождение человека и половой отбор». В этом труде приведены веские доказательства естественного происхождения человека. Всего Дарвин опубликовал 12 томов сочинений. Скончался он 19 апреля 1882 г. в возрасте 73 лет и похоронен в английском Пантеоне — Вестминстерском аббатстве. Могила Дарвина находится почти рядом с могилой Ньютона.

ДАРВИН О ПРОИСХОЖДЕНИИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Хотя геология, палеонтология, эмбриология, биогеография и другие науки указывали на изменяемость органического мира, все же большинство натуралистов и мыслителей не признавали эволюции — никто ведь не наблюдал превращений одних видов в другие; между видами всегда есть очерченные грани и, как правило, отсутствуют промежуточные формы.

Дарвин нашел доказательства эволюции, обратившись к сельскохозяйственной практике. Именно на примере культурных растений и домашних животных он показал значительную пластичность организмов. Дарвин собрал примеры большого многообразия пород одомашненных животных и сортов культурных растений. В пустынях Северной Африки было известно 38 разновидностей финиковой пальмы. Только на одном

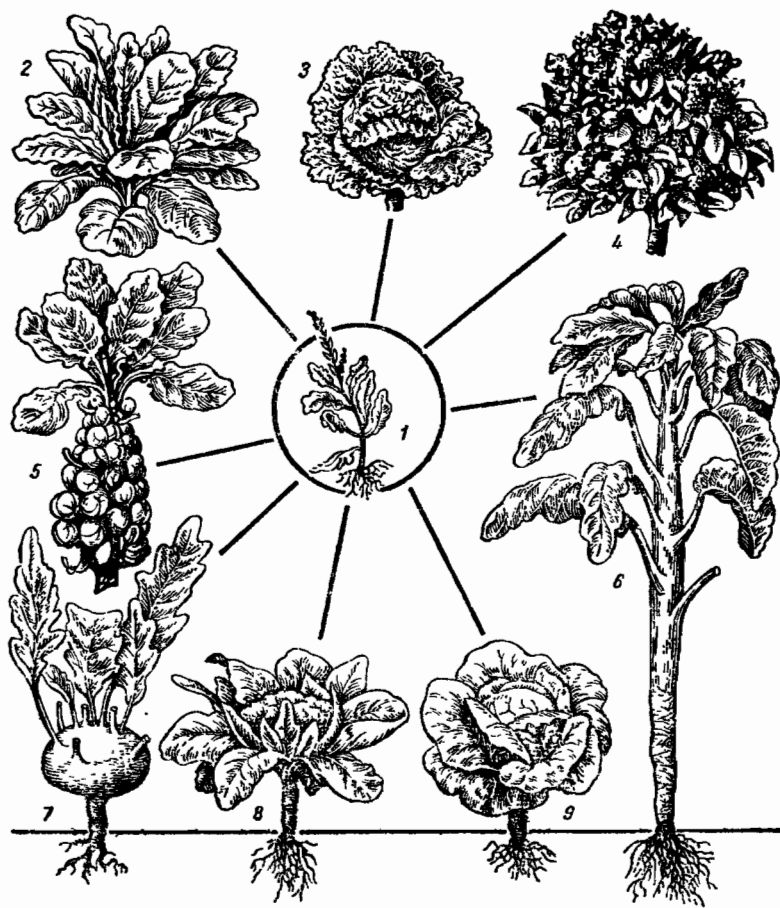


Рис. 93. Различные сорта капусты и их дикий предок.
1 — дикая капуста; 2 — листовая; 3 — савойская; 4 — броммельская; 5 — брюссельская; 6 — кормовая; 7 — кольраби; 8 — цветная; 9 — кочанная.

из островов Полинезии туземцы возделывали 24 разновидности хлебного дерева. Числятся сотни сортов пшеницы, винограда, крыжовника, около 400 пород крупного рогатого скота, 250 пород овец, 350 пород собак, 100 пород кур и т. д.

Сторонники постоянства видов вынуждены были утверждать, что каждый сорт, каждая порода имеют своего особого дикого предка. Дарвину удалось показать, что все разнообразие пород и сортов выведено человеком от одного или небольшого числа диких предков. Так, все породы кур происходят от дикой банкинской курицы, домашние утки — от дикой кряковой утки, породы кроликов — от дикого европейского кролика. Прародителями крупного рогатого скота было два вида туров, а собаки — волк и шакал. Все многообразие сортов капусты (рис. 93) выведено человеком от одного вида дикой европейской капусты и т. д.

Особенно разительную изменчивость организмов в состоянии одомашнивания Дарвин демонстрирует на примере голубей (рис. 94). Пород голу-

бей насчитывается несколько сотен: они разнятся обликом, размерами, строением скелета, оперением, формой и размерами яиц и т. д. Дутыш — крупная птица на высоких ногах, с огромным зобом; трубастый мал, в хвосте его 30—40 перьев вместо обычных для других пород 12—14; у тур-

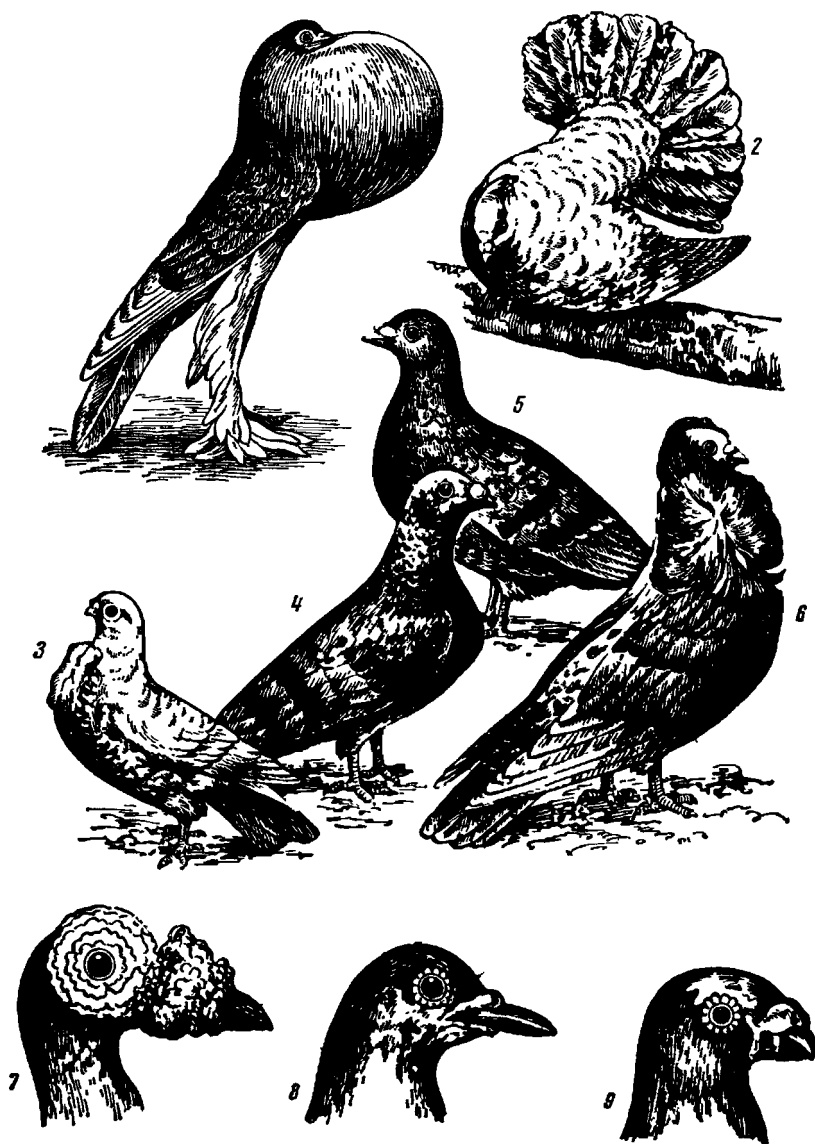


Рис. 94. Породы голубей.

1 — английский дутыш; 2 — павлиний голубь; 3 — африканский совинный голубь; 4 — почтовый голубь; 5 — дикий голубь; 6 — якобинец; 7 — голова английского почтового голубя; 8 — голова дикого голубя; 9 — голова польского голубя.

мана карликовый клюв на сравнительно крупной голове; у различных пород неодинаковое число позвонков и т. д. Различия между породами голубей столь велики, что если бы эти птицы водились в дикой природе, их следовало бы отнести не только к разным видам, но даже к разным родам. Между тем все они происходят от одного дикого предка — европейского сизого голубя.

Все без исключения сорта и породы служат для удовлетворения каких-либо определенных потребностей человека; экономических или эстети-

ческих. Это и доказывает, что они созданы человеком. Другое доказательство состоит в том, что породы и сорта отличаются друг от друга в первую очередь по тем особенностям, которые интересуют человека. У различных сортов моркови листья, плоды и семена весьма сходны, корни отличаются большим разнообразием по форме, цвету, содержанию сахара и т. д. То же относится к свекле, редиске и другим корнеплодам. У разных сортов капусты большое разнообразие представляют листья, у роз — цветы, у гороха — семена и т. д.

Анализируя методы работы селекционеров, Дарвин пришел к заключению, что создание новых сортов и пород зиждется на использовании человеком трех факторов: изменчивости, наследственности и отбора.

Убедившись в этом, Дарвин показал далее, что в природе те же факторы обуславливают формирование видов, эволюцию органического мира и объясняют целесообразность животных и растений.

УЧЕНИЕ ДАРВИНА ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ

В то время, когда работал Дарвин, явления изменчивости организмов были изучены очень слабо, однако ему было ясно, что эволюционный процесс базируется на наследственной изменчивости. Причину изменчивости Дарвин видел во влиянии окружающей среды. Он различал определенную и неопределенную изменчивость.

Определенная изменчивость проявляется у особей, подвергшихся какому-либо определенному, в ряде случаев более или менее легко обнаруживаемому, воздействию. Так, в странах с жарким климатом у всех овец шерсть короче и менее густая; рост организма зависит от количества пищи, окраска — нередко от качества пищи и т. д.

В настоящее время эта форма изменчивости называется модификационной и представляет собой изменения, происходящие в пределах нормы реакции.

Неопределенная изменчивость (по современным представлениям, это мутации) проявляется, как отмечал Дарвин, лишь у отдельных особей и происходит в самых различных направлениях. Дарвин пришел к выводу, что эволюция связана именно с неопределенной изменчивостью, причины которой он видел в косвенном влиянии среды на органы воспроизведения.

Дарвин придавал особое значение незначительным наследственным изменениям, которые в ряду поколений постепенно накапливаются. Такую форму изменчивости Дарвин назвал для себя. С современной точки зрения, это серия мелких мутаций, происходящих последовательно в одном направлении и поддерживаемых отбором.

Кроме изменчивости незначительной, постепенной, Дарвину были известны случаи возникновения новых форм в результате резких изменений. Он писал, что, несомненно, скаковая лошадь, борзая собака, боевой петух произошли путем медленных улучшений. С другой стороны достоверно известно, что анконская коротконогая овца, такса, утка с крючковатым носом и некоторые другие породы животных, а также множество сортов растений появились сразу такими, каковы они теперь.

Дарвин отметил появление новых форм и в результате гибридизации, т. е. благодаря комбинационной изменчивости и указал, что потомство гибридов отличается значительным разнообразием. Следовательно, гибридизация наряду с внешними условиями является источником изменчивости. Поэтому она оказывается ценным подспорьем в селекционной практике.

При изучении проявления изменчивости Дарвин обнаружил взаимосвязь между изменениями различных органов и их систем в организме. Эта изменчивость получила название коррелятивной, или соотносительной. Она заключается в том, что изменение какого-либо

органа влечет за собой всегда или почти всегда изменение других органов и их функций. Увеличение активно функционирующей мышцы связано с увеличением костных выступов, к которым она прикреплена. Развитые рога у овец сочетаются с длинной шерстью, комолость — со слабо развитым руном. Свиньи, имеющие белую окраску, проявляют повышенную чувствительность к некоторым растительным ядам.

В основе коррелятивной изменчивости, как полагает современная генетика, лежит плейотропное действие генов. Дарвин обращал внимание на то, что изменения могут быть индифферентными, вредными или полезными и что сама по себе изменчивость еще не создает новых сортов и пород.

Изменчивость вносит разнообразие в организмы, наследственность передает эти изменения потомкам. Если мы проанализируем деятельность селекционера, то убедимся, что «изменчивость снабжает его богатым выбором уклонений, наследственность дает возможность упрочить эти уклонения. Таким образом, он в состоянии накопить черту за чертой тончайшие оттенки изменчивости, получая в итоге, по прошествии нескольких поколений, весьма значительные и вполне определенные уклонения. Процесс усовершенствования пород, основывающийся на этих началах, получил у опытейших скотоводов название *selection* ...отбора» (К. А. Тимирязев).

ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР

Дарвин, сравнивая различные породы домашних животных — гончего голубя и турмана, ищейку и борзую собаку, тяжеловоза и легковую лошадь, пришел к выводу, что одними внешними факторами и упражнением органов этих различий не объяснить, а причина здесь лежит «несколько глубже простого факта изменчивости».

Знакомясь с методами работы животноводов и растениеводов, Дарвин обнаружил, что они широко применяют отбор форм, отвечающих поставленным требованиям, и безжалостно уничтожают все организмы, которые не соответствуют поставленной задаче. Дарвин пришел к заключению, что отбор играет решающую роль в создании новых форм: благодаря ему не только накапливаются изменения, но и создаются новые формы. Этот отбор, производимый человеком, был назван им *искусственным*.

Итак, под искусственным отбором следует понимать процесс создания новых пород животных и сортов культурных растений путем систематического сохранения особей с определенными, ценными для человека признаками и свойствами в ряде поколений и путем содействия их размножению.

Создание новых пород, по словам Дарвина, «заключается во власти человека накапливать изменения путем отбора: природа доставляет последовательно изменения, человек слагает их в известных полезных ему направлениях. В этом смысле можно сказать, что он сам создал полезные ему породы».

Дарвин выделил две формы искусственного отбора: *бессознательный* и *сознательный*, или *методический*.

Методический отбор заключается в том, что селекционер сознательно ставит перед собой определенную задачу и тщательно подбирает производителей, наиболее соответствующих намеченной цели, выбраковывая, уничтожая остальных. Следовательно, цель достигается не только выбором лучших, но и устранением (элиминацией) менее соответствующих поставленной задаче.

Первоначально подмечаются незначительные полезные уклонения, но далее в результате длящейся изменчивости и обязательно осуществляе-

мого методического отбора интересные селекционера признаки становятся все более выраженными.

Идя этим путем, селекционеры достигают поразительных результатов. Дарвин ссылается на заявление известного в то время английского селекционера Юатта, что с помощью отбора животновод может совершенно изменить характер своего стада и вызвать к жизни какие угодно формы. Действительно, когда в английском клубе любителей птицеводства был объявлен конкурс на превращение свисающего гребня испанского петуха в стоячий, то уже через 5 лет была получена намеченная форма, а когда возникла мысль вывести кур, имеющих «бороды», то через 6 лет на выставку было представлено 57 групп «бородатых кур».

Бессознательный отбор — более старая форма, существовавшая еще в древности. Человек не ставил тогда перед собой цели улучшения своих одомашненных животных и введенных в культуру растений, но он стремился сохранить для размножения лучших животных и лучшие семена; тем самым уничтожались, использовались в пищу менее ценные животные и растения. По свидетельству Дарвина, огнестельцы в голодные годы поедают собак, но в первую очередь для этой цели используются те, которые хуже ловят выдр, а лучших собак стараются сохранить во что бы то ни стало. Бессознательный отбор существует и ныне повсеместно в крестьянском хозяйстве. Важно отметить, что и при бессознательном отборе действует тот же принцип сохранения лучших и устранения (элиминация) худших. Правда, при бессознательном отборе положительное его влияние сказывается значительно медленнее.

Отбором созданы все породы домашних животных и сорта культур растений. Пользуясь принципом отбора, Дарвин объяснил не только причину совершенствования форм, но и их многообразие.

Когда человека интересовала яйценоскость, то в хозяйстве сохранялись лучшие несушки, что в конце концов приводило к появлению высокояйценосных пород кур; если интересовала молочность, то сохранялись именно такие коровы и т. д. Так же возникли тонкорунные овцы, ароматные розы, высокомасличные сорта подсолнечника и многое другое.

Но разных хозяев, разводящих кур, могут интересовать различные признаки. В одном хозяйстве ведется отбор на яйценоскость, а в другом — на величину птицы. Так постепенно появляются две породы — яйценосная и мясная. В третьем хозяйстве могут преследовать декоративные, спортивные, эстетические цели, что создает и совершенно особые формы. В Испании были выведены бойцовые куры, а в Японии — петухи с хвостами длиной более метра. Следовательно, в зависимости от потребности, от задач, поставленных человеком, искусственный отбор ведется им в разных направлениях. Это приводит к дивергенции, т. е. к расхождению признаков. Дивергенцией Дарвин объяснил многообразие форм. Так, в результате отбора, преследующего разные цели, возникло многообразие пород голубей, кур, собак, лошадей, капусты, винограда и всех других пород и сортов.

Иногда сходные требования, предъявляемые к разным породам, приводят к появлению одинаковых признаков у различных по происхождению организмов. Сближение признаков получило название конвергенции. Так, у мясных пород крупного рогатого скота и всех пород свиней отбор был направлен на уменьшение ног, головы и шеи и на увеличение туловища и общей массы.

Дарвин отмечает, что важным фактором, способствующим отбору, является большое число особей — в этом случае повышается вероятность нахождения необходимых отклонений. Так, в крупных садоводствах новые сорта выводятся успешнее, чем это удастся любителям; в хозяйствах, имеющих небольшое число животных, новые породы не создаются.

Искусственный отбор производит человек, т. е. разумное существо, ставящее перед собой определенные цели. Человек отбирает организмы, которые имеют более ценные свойства. Может ли что-либо подобное произойти в природе?

Анализируя свои наблюдения и фактический материал, описанный в литературе, Дарвин пришел к выводу, что отбор совершается не только в хозяйстве человека, но и в природе. В отличие от искусственного отбора, производимого человеком, отбор, осуществляющийся в природе, был назван им естественным.

В противоположность искусственному отбору, накапливающему признаки, полезные для человека, в процессе естественного отбора накапливаются признаки, полезные только для самого организма. «Чего не может естественный отбор — это изменить строение какого-нибудь вида без всякой пользы для него самого, но на пользу другому виду», — писал Дарвин. Искусственный же отбор совершенствует организмы в соответствии с потребностями человека. Естественный отбор делает организмы все более приспособленными к тем условиям, в которых обитают особи данного вида.

Доказывая существование естественного отбора в природе, Дарвин обратил внимание на два характеризующих его обстоятельства. Во-первых, человек не всегда ставит перед собой цель улучшить породу. В этом отношении участие человека не отличается от любых слепых сил природы. Во-вторых, отбор не обязательно требует выбора лучших, он может сводиться лишь к уничтожению худших. Так именно и происходит при бессознательном отборе. А ведь уничтожение (элиминацию) худших, менее приспособленных к существованию организмов в природе, можно наблюдать на каждом шагу. Следовательно, естественный отбор может осуществляться «слепыми» силами природы.

Чтобы доказать наличие отбора в природе необходимо было прежде всего убедиться в существовании изменчивости. Дарвин установил, что в условиях дикой природы существуют те же формы изменчивости, что и у культурных растений и домашних животных. При внимательном осмотре животных и растений, взятых из природных условий, всегда обнаруживаются индивидуальные отклонения. Эти отклонения для организма могут быть полезными, бесполезными и даже вредными. Если изменения признаков окажутся для данного организма в определенных конкретных условиях полезными, то организм будет более приспособленным к условиям существования и получит преимущество перед другими особями. Материал для отбора наиболее приспособленных («лучших») всегда есть, так как организмам свойственно интенсивное размножение.

Интенсивность размножения. Дарвин обратил внимание, что в природе рождается намного больше особей, чем может выжить. Он пишет: «Предположим, что в какой-нибудь местности живет восемь пар птиц и только четыре пары из них ежегодно воспитывают лишь четырех птенцов (включая два выводка), которые в свою очередь воспитывают такое же число собственных птенцов. Тогда через семь лет (короткая жизнь для большинства птиц, исключающая насильственную смерть) там будет 2048 птиц вместо исходных шестнадцати». Тимирязев приводит такой пример. В пушистом шарике отцветшего одуванчика более 100 семян, но если даже предположить, что их всего лишь 100, то на следующий год одно растение одуванчика должно стать родоначальником 100 потомков, на второй год их будет уже 100×100 , т. е. 10 000, на третий — 1 000 000 и так далее в геометрической прогрессии. Через 10 лет для потомства одного одуванчика потребовалась бы площадь, в 15 раз превышающая поверхность нашей планеты.

Дарвин покрывает, что даже очень медленно размножающиеся животные проявляют тенденцию к образованию огромного числа потомков. Так, пара слонов через 750 лет потенциально способна дать потомство в 19 млн. голов.

Однако такого числа потомков никогда не бывает. Интенсивная гибель организмов — результат борьбы за существование.

Борьба за существование. Дарвин многократно подчеркивал, что борьбу за существование не следует понимать в узком смысле, упрощенно, как прямое физическое уничтожение одних организмов другими. «Я должен предупредить, — писал Дарвин, — что применяю этот термин

в широком, метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства... про растение на окраине пустыни тоже говорят, что оно ведет борьбу против засухи, хотя правильнее было бы сказать, что оно зависит от влажности».

Борьба за существование — это совокупность многообразных и весьма сложных взаимоотношений, существующих между организмами и окружающими их условиями природы. Эти сложные взаимоотношения могут быть показаны на ряде примеров. Хищник для своего существования должен пожирать других животных.

Если ему не удастся добыть пищу, он обречен на гибель. Одни и те же виды травоядных животных служат пищей для нескольких видов хищников. Таким образом, между хищниками, как относящимися к одному виду, так и представителями различных видов, возникает конкуренция, борьба. Это не значит, что они обязательно вступают между собой в единоборство. Но поскольку они охотятся за одной и той же добычей, то успех одних влечет за собой неудачу, а иногда и гибель конкурентов. Наряду с этим травоядное животное сможет выжить и оставить потомство только в том случае, если ему удастся избежать нападения хищников. В свою очередь травоядные животные уничтожают многие растения. При этом одними и теми же травами могут питаться не только млекопитающие, но и многие виды насекомых и моллюсков (в свою очередь поедаемых насекомоядными птицами). Растительные организмы также ведут между собой борьбу: что досталось одному, уже не достается другому. Существование трав зависит не только от поедания их различными животными, но и от многих других условий, например опыления цветов насекомыми (численность которых находится в зависимости от численности их врагов), конкуренции с другими растениями за свет, влагу (рис. 95) и от многих других факторов: биотических (т. е. от других организмов) и абиотических (т. е. факторов неживой природы).

Дарвин различал три формы борьбы за существование:

- 1) взаимоотношения организмов с неживой природой;
- 2) межвидовую борьбу, к которой относятся взаимоотношения между особями, принадлежащими к разным видам;

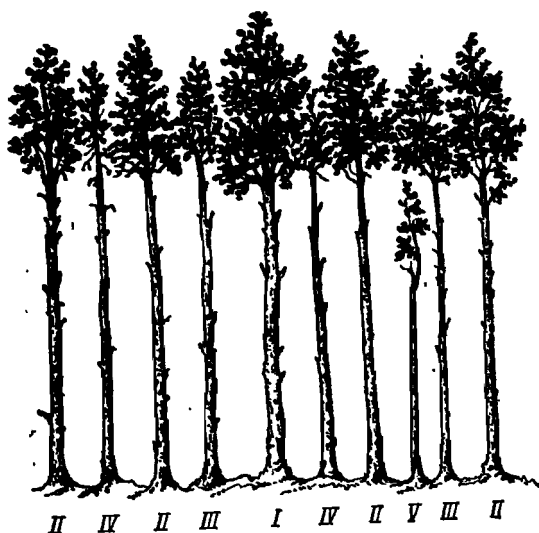


Рис. 95. Внутривидовая борьба. Различная степень угнетения отдельных особей обозначена цифрами.

3) внутривидовую борьбу, включающую взаимоотношения между особями одного вида.

Выживание наиболее приспособленных. В результате борьбы за существование выживают наиболее приспособленные. Для иллюстрации этого процесса приведем несколько примеров. Растения Севера более морозостойкие, чем южные формы, потому что те из них, которые не противостояли холоду, вымерзли и потомство сохранилось лишь от тех из них, которые в результате мутационной изменчивости приобрели морозоустойчивость. У травянистой растительности тундры короткий вегетационный период, позволяющий образовать семена в течение непродолжительного лета. И это следствие того, что те растения, которые не успели образовать семена за короткий срок северного лета, не смогли оставить потомства. И здесь победителями в жизненной борьбе стали лишь те, у которых благодаря соответствующим наследственным изменениям оказывался укороченный вегетационный период.

Еще более короткий вегетационный период у травянистой растительности пустынь, обеспечивающий им созревание за небольшое число дней весеннего влажного периода. И здесь отбор шел в том же направлении. Можно себе представить, что на краю пустыни обитало какое-либо растение со сравнительно продолжительным вегетационным периодом. Семена его относились ветром в сторону пустыни. Они, несомненно, обладали индивидуальными отличиями, сказывавшимися в быстроте всхожести, роста, созревания и т. д., поэтому не все из них смогли выжить и оставить потомство. У некоторых из них индивидуальные особенности оказались соответствующими условиям существования, однако и они давали семена, которые тоже не были однотипными. И снова отбор сохранил лишь те растения, которые были наиболее приспособлены к данным конкретным условиям существования. Более того, семена и этих растений попадали еще дальше в глубь пустыни. Среди растений, выросших из этих семян, снова шел отбор на способность выжить в условиях еще более короткого вегетационного периода. Так сформировались в природе виды растений, обладающие коротким периодом вегетации (эфемеры).

У других растений — обитателей пустынь — отбор шел в иных направлениях, что обеспечивало появление новых признаков, дающих возможность существования в этих условиях. Произрастающий в пустынях Средней Азии саксаул не имеет настоящих листьев. Они превратились в заостренные чешуйки, прижатые к стеблю, или даже в небольшие бугорки на стебле, чем предотвращается обильное испарение воды. Таким образом, и этот признак — следствие отбора, т. е. выживания тех, кто меньше терял влагу. Возможно, не сразу появилась мутация растений с редуцированными листьями, а сокращение испаряющей поверхности у растений — предков саксаула прошло через ряд этапов (мутаций). Отбор же сохранял тех, кто лучше выживал; ими оказались те растения, которые меньше испаряли влагу.

Интересный пример приводит Дарвин относительно насекомых — обитателей небольших океанических островов. Они или прекрасно летают, или совсем лишены крыльев. По-видимому, насекомые внезапными порывами ветра уносились в море; сохранились лишь те, которые либо могли противостоять ветру, либо совершенно не летали (рис. 96). Отбор в этом направлении привел к тому, что на острове Мадейра из 550 видов жуков 200 видов — нелетающие.

Дарвин установил, что возможность выжить и оставить потомство у организмов зависит не только от абиотических условий, но и от взаимоотношений с другими живыми существами. Если не вызывает сомнений, что обтекаемая форма тела рыбы обусловлена обитанием в воде, то она сформировалась не в результате воздействия самой воды, а вследствие конкурентной борьбы с другими животными. Одним она обеспе-

чивала возможность настигнуть добычу, другим — ускользнуть от врагов.

В результате межвидовой борьбы появились те приспособления, которые необходимы растениям и животным в их сложных взаимоотношениях между собой. Так, у растений появились колючки, шипы, жгучие волоски, горький вкус и т. д. Можно себе представить, что у древнего предка шиповника шипы отсутствовали. Листья и ветви на кустах этих растений поедались козами и другими травоядными животными. Но на отдельных кустах стебли имели незначительную шероховатость. Такие кусты объедались менее охотно. В конце концов сохранялись лишь кусты — обладатели нового признака. Естественно, что за неимением другой пищи травоядные млекопитающие вынуждены были объедать уже и эти кусты. Но в результате мутационной изменчивости в ряде случаев

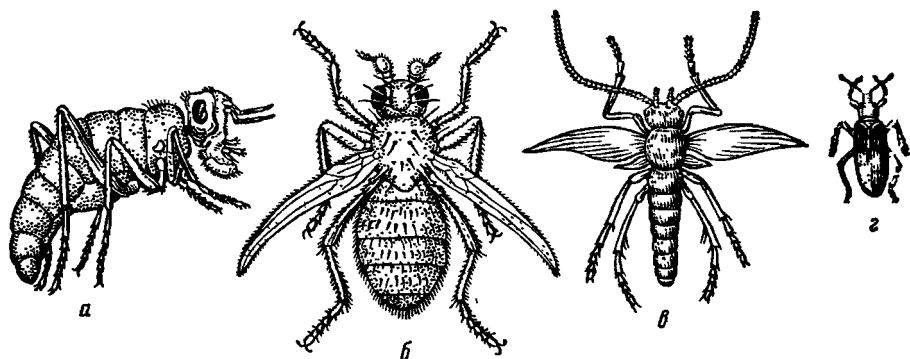


Рис. 96. Насекомые с океанических островов — бескрылые и с рудиментарными крыльями.

а, б — мухи; в — бабочка; з — жук.

шероховатость становилась все больше и, наконец, приобретала форму шипиков. Так, постепенно в силу гибели растений, хуже противостоящих поеданию, выживали и сохранялись отбором те, у которых шипы становились все больше и больше. Точно такой же процесс привел в одних случаях к образованию колючек, в других — к появлению неприятного запаха или вкуса и разнообразных признаков, препятствующих поеданию животными. Среди растений, опыляемых насекомыми, больше семян могли образовать те, которые лучше привлекали насекомых-опылителей. Здесь играли роль яркая окраска, аромат, обильный и сладкий нектар, строение цветка и т. д. В результате те из разновидностей, которые в этом отношении уступали другим, перестали посещаться насекомыми и в конце концов были обречены на вымирание.

Насекомые, ящерицы и ряд других обитателей травы имеют зеленую или бурую окраску, обитатели пустыни — цвет песка. Шерсть животных, обитающих в лесах, например леопарда, расцвечена небольшими пятнами, напоминающими солнечные блики, а у тигра имитирует окраску и тень от стеблей камыша или тростника. Такая окраска получила название покровительственной (см. таблицу IV на вклейке).

У хищников она закрепилась благодаря тому, что ее обладатели незаметно могли подкрадываться к добыче, а у организмов, являющихся добычей, покровительственная окраска — следствие того, что жертва оставалась менее заметной для хищников. Как же она появилась? Многочисленные мутации давали и дают большое разнообразие форм, отличающихся по окраске. В ряде случаев расцветка животного оказывалась близкой к фону окружающей среды, т. е. скрывала животное, играла

роль покровительственной. Те животные, у которых покровительственная окраска выражена слабо, либо оставались без пищи, либо сами становились жертвой, а их сородичи, обладающие лучше выраженной покровительственной окраской, выходили победителями в межвидовой борьбе за существование.

Иногда животные не только по окраске, но и по форме сходны с какими-либо предметами или другими животными. Такое явление называется мимикрией. Застывшая на ветке дерева гусеница бабочки пяденицы почти неотличима от сучка. Малайская бабочка каллима очень ярко окрашена, но при грозящей опасности, севшая на куст со сложенными крыльями, она и по форме, и по окраске трудно отличима от сухого листа.

Некоторые мухи имеют большое сходство со шмелями и осами, одна из бабочек бражников имитирует шмеля. Некоторые неядовитые змеи сходны с ядовитыми. Все случаи мимикрии — следствие тех же процессов: мутационной изменчивости и отбора.

Для защиты от врагов у животных существуют железы, вырабатывающие вещества с неприятным запахом (например, южноамериканская «вонючка»); у некоторых насекомых гемолимфа обладает ядовитыми и жгучими свойствами. Нередко такая особенность сочетается с яркой, так называемой предупреждающей, окраской, как, например, у божьих коровок. Эта окраска лишь относительно предохраняет ее обладателя от гибели.

Ежегодно какое-то число ярко окрашенных насекомых склевывают молодые птицы каждого нового поколения, пока у них не появится условный рефлекс, что «красное» обжигает слизистую оболочку ротовой полости. Но ценой гибели незначительной части особей своего вида основная масса таких животных сохраняется и дает потомство.

Можно полагать, что в результате межвидовой борьбы выработалось свойство растений выделять антибиотики и фитонциды, у животных появился иммунитет. В результате той же борьбы паразиты приобрели свойственные им признаки: сильное развитие половых желез, интенсивное размножение, антипротейолитические ферменты на поверхности тела у обитателей кишечника и т. д.

Особой интенсивности на различных этапах эволюции межвидовая борьба достигала в случаях, когда совершенствование одной группы организмов обуславливало необходимость совершенствования другой, зависимой группы: хищники и их жертвы; паразиты и хозяева; насекомые и насекомоопыляемые растения и др. Это примеры так называемой сопряженной эволюции, которая является очень важной формой развития, так как приводит к длительному взаимному совершенствованию многих групп животных и растений.

Особь, относящиеся к разным видам, имеют различные потребности, поэтому конкуренция в борьбе за жизнь между ними может не возникнуть. Иногда их потребности частично совпадают, тогда между ними проявляется борьба в определенных пределах. Так, между насекомыми и грызунами или копытными, с одной стороны, между грызунами и копытными — с другой, возникает состязание за пищу. Уничтожение пищи одной группой лишает источника питания другую группу организмов и может вызвать ее гибель. Между близкими видами в связи с тем, что их потребности почти одинаковы, борьба более ожесточенная и может закончиться полным вытеснением одного вида другим. Так, рыжий таракан-прусок вытесняет черного отовсюду, где с ним встречается, серая крыса — черную, европейская пчела, ввезенная в Австралию, вытесняет местную и т. д.

Наконец, особи, относящиеся к одному виду, имеют совершенно одинаковые потребности, поэтому борьба между ними становится наиболее напряженной. Эти внутривидовые отношения, по Дарвину, приводят

к дивергенции, т. е. служат постоянным источником обособления групп особей внутри вида. Внутривидовую борьбу Дарвин считал основным фактором эволюции.

Расхождение признаков (дивергенция)

Исследуя принципы искусственного отбора, Дарвин отметил, что от одного предка в результате направленного отбора возникают различные породы, иногда резко отличающиеся друг от друга, т. е. при образовании сортов и пород имеет место дивергенция (см. выше). В полном соответствии с этим Дарвин показал, что в природе образование видов идет дивергентным путем, путем расхождения от общего предка.

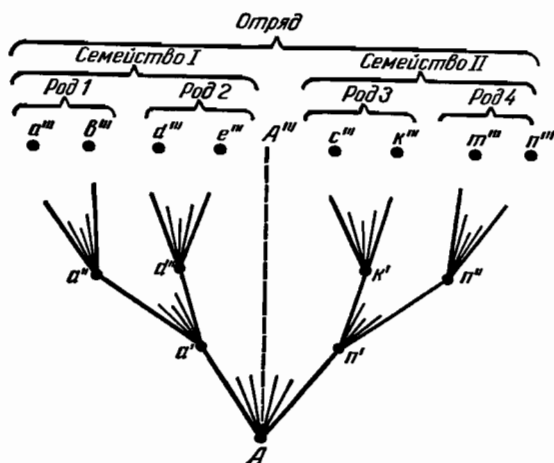


Рис. 97. Схема дивергенции по Дарвину (из Тимирязева). Объяснения в тексте.

Животные и растения, относящиеся к одному виду, не идентичны, между ними всегда существуют многочисленные различия. Дарвин предположил, что при ограниченности пищевых ресурсов наиболее ожесточенная борьба за существование протекает между теми индивидами, которые наиболее сходны. Наоборот, между наиболее отличающимися индивидами общих интересов в борьбе за жизнь будет меньше, поэтому несхожие особи будут иметь больше преимуществ, у них больше возможности выжить. Все промежуточные формы уступают крайним, не выдерживают с ними конкуренции и оказываются элиминированными в процессе естественного отбора. Благодаря длящейся изменчивости уклонившиеся формы все больше изменяются в намечившемся направлении. С каждым новым поколением разошедшиеся формы все больше и больше отличаются, а промежуточные формы вымирают. Так, из прежних видов естественный отбор путем дивергенции создает новые. Этот процесс Дарвин иллюстрирует схемой, которая в упрощенном виде изображена на рис. 97. На схеме буква А изображает исходную, родоначальную видовую форму. Ее потомки благодаря индивидуальной изменчивости уклоняются по нескольким расходящимся направлениям, они изображены на схеме в виде лучей, идущих из точки А; среди них крайние формы, обозначенные как a' и n' , наиболее отличающиеся своими потребностями, имеют наибольшие возможности выжить и оставить потомство. Одновременно все остальные в результате ожесточенной конкуренции погибнут.

Далее, продолжая те же рассуждения, но уже по отношению к потомкам a' и n' , обнаруживаем, что a' со временем даст потомков a'' и d'' , а n' станет родоначальником k'' и p'' и т. д. Этот ход эволюции осуществляется на протяжении длительного геологического времени. При этом образование новых, более приспособленных форм ведет обычно к ги-

бели, вымиранию старых, неспособных выдержать конкуренцию с более приспособленными. Только в исключительно редких случаях в силу особо благоприятных обстоятельств некоторые из видов сохраняются почти без изменений на протяжении длительного геологического времени. На схеме такой случай обозначен пунктирной линией от *A* до *A'''*. Это так называемые реликтовые формы, например новозеландская гаттерия, кистеперая рыба латимерия и др.

Дарвин иллюстрирует рассуждения о дивергенции некоторыми ситуациями, имеющими место в природе. Например, между особями одного из видов четвероногих хищников возникает конкуренция. В борьбе за существование изменившиеся потомки этого вида начинают специализи-

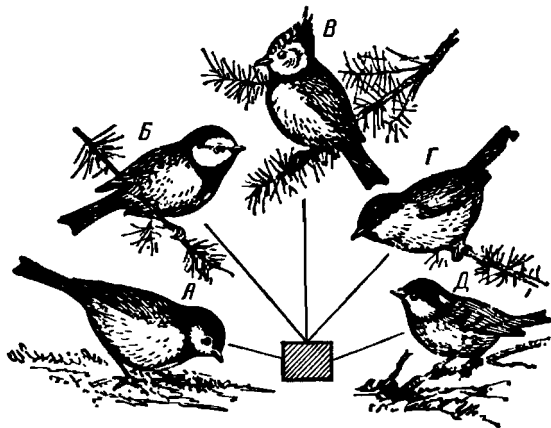


Рис. 98. Дивергенция в роде синиц. Заштрихованный четырехугольник означает вымершего предка — родоначальника рода современных синиц. *A* — большая синица; *B* — лазаревка; *B* — хохлатая; *Г* — гаичка; *Д* — московка.

роваться на охоте за другой добычей либо переходят к питанию падалью, либо начинают заселять иные области обитания, возможно переселяются на деревья или в воду, а может быть, наконец, становятся менее плотоядными.

Так в результате дивергенции возникают новые виды. Именно учение о дивергенции дает убедительное материалистическое объяснение многообразию органического мира. Конкретным примером дивергенции может служить судьба насекомых на небольших океанических островах (см. рис. 96), о чем уже упоминалось выше.

Одной из причин дивергенции может оказаться то, что в пределах ареала какого-либо вида условия не везде одинаковы. Это становится причиной различного направления отбора в разных условиях обитания вида. Сначала могут возникнуть географические расы, а в дальнейшем, в особенности в условиях географической изоляции, образуются новые виды. Так, например, возникли различные виды вьюрков на Галапагосских островах. Результат дивергенции, приведший к появлению ряда видов в роде синиц, показан на рис. 98.

Тот же принцип дивергенции лежит в основе образования не только видов. В результате все большего расхождения признаков возникли и вышестоящие систематические единицы: роды, семейства, отряды и т. д. Принцип дивергенции лежит в основе монофилитического объяснения эволюции, т. е. эволюции из одного корня. Родословное древо органического мира отражает дивергенцию, имевшую место в природе, но изображены на нем лишь крупные систематические группы (рис. 180).

В результате естественного отбора, так же как и вследствие искусственного, происходит схождение признаков. Организмы, имеющие различное происхождение, могут приобрести сходное строение органов, объясняющееся близкими по своему характеру условиями существования. Например, китообразные приобрели форму тела, напоминающую рыбу. Птицы и летучие мыши имеют сходные приспособления к полету. Общие черты строения тела в связи с обитанием в почве можно обнаружить у такого позвоночного как крот и такого членистоногого, как медведка (рис. 99).

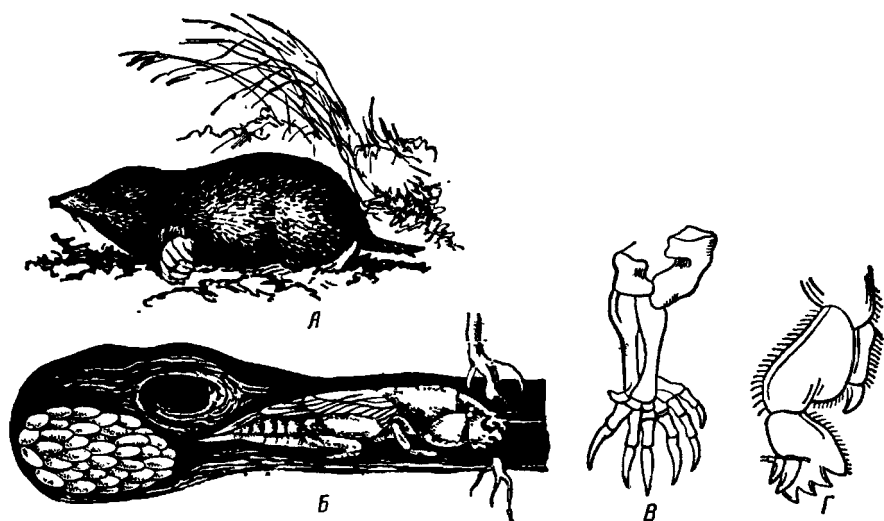


Рис. 99. Конвергенция.

Крот (А), медведка (Б) и их конечности: В — конечность крота; Г — медведки.

Итак, естественный отбор — это исторический процесс, благодаря которому в результате борьбы за существование выживают и вступают в размножение организмы с признаками, полезными для их жизни, т. е. обеспечивающими существование вида. В то же время организмы с менее полезными и, тем более, вредными в данных условиях обитания признаками и свойствами погибают, не оставляя после себя потомства. Естественный отбор — движущий фактор эволюции, приводящий к формированию новых видов, родов, отрядов, семейств, классов.

ПРОБЛЕМА ОРГАНИЧЕСКОЙ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТИ

Приспособления организмов к условиям существования поражают своей гармоничностью и целесообразностью. До Дарвина это объяснялось с точки зрения креационизма, изначальной целесообразностью, якобы присущей живому.

Дарвин дал материалистическую трактовку целесообразности. Целесообразность имеет относительный характер: строение и функции организмов не могут быть целесообразными вообще, вне связи с теми условиями, где обитает организм. Наземная растительность для нормальной жизнедеятельности нуждается во влаге и корни растений хорошо приспособлены для поглощения воды из почвы; при недостатке воды растения гибнут. Но и, наоборот, обильным поливом можно погубить растения. То же будет, если уровень грунтовых вод поднимется. Корни растений интенсивно дышат, а избыточное количество воды вытеснит воздух из почвы и растения погибнут.

Уссурийский тигр имеет покровительственную окраску, хорошо скрывающую его в зарослях летом, но зимой, после того как выпадает снег, окраска демаскирует хищника. С наступлением осени заяц-беляк линяет, но если выпадение снега задерживается, то побелевший заяц на темном фоне обнаженных полей становится хорошо заметным. Об относительной целесообразности инстинктов говорилось в главе V.

Признаки организма даже в тех условиях, в которых они сохранялись отбором, никогда не достигают абсолютного совершенства. Так яйцо аскариды хорошо защищено от воздействия ядов, но быстро погибает от недостатка влаги и от высокой температуры. Ядовитые железы — надежная защита многих животных, но яд каракурта смертелен для верблюдов и крупного рогатого скота и безопасен для овец и свиней. Гадюка не представляет опасности для ежа, а в Индии мангустов специально используют для уничтожения ядовитых змей. Стебли молочая не поедаются травоядными млекопитающими, но остаются беззащитными против гусениц молочайного бражника и т. д. Отбор всегда имеет широкое поле деятельности, для дальнейшего совершенствования приспособлений.

Если условия изменяются, то приспособления, ранее бывшие целесообразными, перестают быть таковыми. Тогда появляются новые приспособления, а формы, которые прежде были «целесообразными», вымирают.

Важнейшим аргументом против телеологических представлений об изначальной целесообразности является существование рудиментарных органов, не выполняющих каких-либо важных для жизни функций. Так, у всех млекопитающих кости таза служат опорой для задних конечностей. Но кости тазового пояса существуют и у китообразных, у которых нет конечностей. Наличие их можно понять только если учесть историю происхождения этих животных. Рудиментарные органы имеются у многих животных и человека. Мышцы уха, не функционирующие у человека, червеобразный отросток (аппендикс) слепой кишки и многие другие рудиментарные органы позволяют отвергать абсолютную целесообразность в природе и божественное происхождение человека. По всей вероятности, если бы человек был сотворен неким высшим существом, то нецелесообразных органов у него не существовало бы.

Дарвин доказал, что целесообразность в природе носит относительный характер и является следствием отбора, т. е. выживания наиболее приспособленных.

ОЦЕНКА УЧЕНИЯ ДАРВИНА КЛАССИКАМИ МАРКСИЗМА

Классики марксизма высоко оценили труд Дарвина, отметив, что в нем:

- 1) всесторонне обоснован исторический метод в приложении к природе;
- 2) изгнаны креационистские представления из вопроса о целесообразности в природе;
- 3) нанесен решительный удар метафизике, идеализму и религии.

К. Маркс и Ф. Энгельс указывают на диалектический подход Дарвина к решению теоретических проблем. «Природа является пробным камнем для диалектики,— писал Энгельс,— и надо сказать, что современное естествознание доставило для такой пробы чрезвычайно богатый, с каждым днем увеличивающийся материал и этим материалом доказало, что в природе все совершается в конечном счете диалектически, а не метафизически, что она движется не вечно однородном, постоянно снова повторяющемся круге, а переживает действительную историю. Здесь прежде всего следует указать на Дарвина, который нанес сильнейший удар метафизическому взгляду на природу, доказав, что весь современный органический мир, растения и животные, а следовательно

также и человек, есть продукт процесса развития, длившегося миллионы лет»¹.

Именно Дарвину принадлежит честь утверждения в биологии исторического метода. Уже на 19-й день после опубликования сочинения Дарвина «Происхождение видов» 12 декабря 1859 г. Энгельс писал Марксу: «Вообще же Дарвин, которого я как раз теперь читаю, превосходен. до сих пор никогда еще не было столь грандиозной попытки доказать историческое развитие в природе, да к тому же еще с таким успехом»². О труде Дарвина Маркс писал Энгельсу: «....эта книга дает естественноисторическую основу для наших взглядов»³.

Вклад, сделанный Дарвином в естествознание, Энгельс сравнивал со вкладом, внесенным Марксом в социальные науки. В речи на могиле Маркса Энгельс говорил: «Чарлз Дарвин открыл закон развития органического мира на нашей планете. Маркс открыл основной закон, определяющий движение и развитие человеческой истории...»⁴.

Дарвин первым в истории науки отметил диалектический характер вида. Вид всегда находится в процессе становления и отмирания. Он обладает некоторой стабильностью и в то же время включает ряд черт новых видов, т. е. одновременно является и тем и уже иным.

В учении о дивергенции Дарвин показал, как непрерывный процесс эволюции обуславливается прерывистым характером видообразования. Объяснение этой закономерности оказалось неразрешимой задачей для Ламарка. Дарвин показал, что новые виды формируются благодаря вымиранию промежуточных форм.

В. И. Ленин в произведении «Что такое „друзья народа“ и как они воюют против социал-демократов?» дает высокую оценку учению Дарвина о видообразовании. «Как Дарвин положил конец воззрению на виды животных и растений, как на ничем не связанные, случайные „богом созданные“ и неизменяемые, и впервые поставил биологию на вполне научную почву, установив изменимость видов и преемственность между ними,— так и Маркс положил конец воззрению на общество, как на механический агрегат индивидов, допускающий всякие изменения по воле начальства...»⁵.

Оценивая роль Дарвина в разрешении проблемы целесообразности в живой природе, Маркс писал: «Очень значительна работа Дарвина... здесь впервые... нанесен смертельный удар „телеологии“ в естествознании...»⁶.

О том же говорит и Энгельс в уже цитированном выше письме от 12 декабря 1859 г.: «Телеология в одном из своих аспектов не была еще разрушена, а теперь это сделано».

Учение Дарвина служит неисчерпаемым источником для пропаганды атеизма. Материалистическое объяснение относительной целесообразности и научное объяснение происхождения и многообразия видов в самой основе подрывает устои религии. Дарвин и сам это хорошо сознавал. «Я много размышлял над тем,— писал он Лайбелю,— что вы говорите о необходимости постоянного вмешательства творческой силы. Я не усматриваю этой необходимости, а допущение ее, я думаю, сделало бы теорию естественного отбора бесполезной»⁷.

В основном своем труде «Происхождение видов» Дарвин ссылаясь на работы Мальтуса, реакционного социолога, выступившего с «теорией

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Развитие социализма от утопии к науке. Сочинения. Т. 19, М., 1961, стр. 205.

² К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения. Т. 29, М., 1962, стр. 424.

³ Там же. Т. 30, 1963, стр. 102.

⁴ К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения. Т. 19, М., 1961, стр. 348.

⁵ В. И. Ленин. Полное собрание. Изд. 5-е, т. 1, стр. 139.

⁶ К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения. Т. 30, М., 1963, стр. 475.

⁷ Ч. Дарвин. Избранные письма. М., 1950, стр. 110.

населения». Это послужило поводом для обвинений дарвинской теории в приверженности к идеям Мальтуса. В действительности же Дарвин использовал по существу лишь терминологию, фигурирующую у Мальтуса.

В своей книге «О народонаселении» Мальтус, как известно, пытался оправдать капиталистический строй, ссылаясь на то, что люди размножаются в геометрической прогрессии, а прирост средств существования происходит лишь в арифметической. Поэтому неимущие классы сами повинны, якобы, в своем бедственном положении, так как они «неразумно интенсивно размножаются». Фактически источник нищеты пролетариата в капиталистическом обществе кроется в неравномерности распределения средств к существованию, в частном характере присвоения продукта общественного производства.

Критикуя Дарвина за ссылку на Мальтуса, Маркс писал: «Дарвин в своем превосходном сочинении не видел, что он *опрокинул* теорию Мальтуса, открыв „геометрическую“ прогрессию в царстве животных и растений»¹.

Преемственность идей Мальтуса и Дарвина фактически отсутствует, так как к представлениям о борьбе за существование в органической природе Дарвин пришел независимо от Мальтуса на основании собственных исследований. При этом, как уже сказано, Дарвин понимал борьбу за существование очень широко, как всякую зависимость живых существ друг от друга и от окружающей среды, а не только как конкуренцию и взаимное уничтожение. Таким образом, промах Дарвина, сославшегося на Мальтуса, несуществен и обвинения Дарвина в мальтузианстве малообоснованы.

Труд Дарвина создал новую эпоху в развитии биологии и всего естествознания, он назван Энгельсом одним из крупнейших достижений естествознания XIX века.

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения, Т. 26, ч. II, М., 1963, стр. 127.

Глава XV. БОРЬБА ЗА ДАРВИНИЗМ

ЗАЩИТА И ПРОПАГАНДА УЧЕНИЯ ДАРВИНА В ЗАПАДНОЙ ЕВРОПЕ И АМЕРИКЕ

«Происхождение видов» Ч. Дарвина произвело переворот в науке. Основные идеи этого произведения были направлены против креационизма, они разрушали устои религиозных представлений. Поэтому церковниками и консервативными учеными «Происхождение видов» было встречено яростными нападками. В английских газетах и журналах появились статьи с выпадами против теории Дарвина. С резкой критикой выступил, например, геолог Седжвик — бывший учитель и друг Дарвина. Он писал: «Я не могу не закончить своей статьи выражением своей ненависти к теории за ее решительный материализм, так как она отвергает конечные причины (т. е. всемогущество бога.— А. С.) и таким образом указывает на развращенность ума у некоторых своих защитников»¹.

Талантливым защитником и пропагандистом идей Дарвина в Англии выступил зоолог и специалист в области сравнительной анатомии Томас Гексли (1825—1895). В печати были опубликованы его статьи, в которых давалась блестящая оценка «Происхождению видов».

Одним из первых и решительных столкновений эволюционного учения Дарвина с креационизмом и религией был знаменитый диспут, который состоялся в университетском городе Оксфорде в 1860 г.

Из-за плохого состояния здоровья Дарвин не смог явиться на диспут. Роль защитника эволюционного учения взял на себя Т. Гексли. В роли обвинителя дарвинизма и защитника религии выступил популярный в Англии оратор — епископ Вильберфорс. В своей напыщенной речи, в научном отношении безграмотной и невежественной, епископ опровергал идею развития органического мира, учение о естественном происхождении видов. Наиболее яростным нападкам была подвергнута идея о животном происхождении человека. Епископ возмущался тем, что Дарвин опроверг библейскую легенду о божественном происхождении человека. Зная, что после него с возражениями выступит Гексли, Вильберфорс с явным издевательством задал вопрос, в котором он выражал желание узнать, по какой линии Гексли происходит от обезьян — по линии дедушки или бабушки?

Гексли в своем выступлении блестяще опроверг аргументы епископа, показал значение для науки эволюционной теории, а на последний вопрос ответил: «Человек не имеет причины стыдиться, что предком его является обезьяна. Я скорее бы стыдился происходить от человека... беспокойного и болтливого, который, не довольствуясь сомнительным успехом в своей собственной деятельности, вмешивается в научные вопросы, о которых он не имеет никакого представления...»².

Одновременно Гексли подверг критике ошибочные утверждения Р. Оуэна (1804—1892). Этот крупный анатом и палеонтолог отрицал творческую роль отбора и пытался доказать, что причиной прогресса в организации животных служит внутреннее стремление к самосовершенствованию. Оуэн отрицал сходство в строении мозга человека и животных и на этом основании возражал против признания животного проис-

¹ А. Д. Некрасов. Борьба за дарвинизм. М.—Л., 1937.

² Там же.

хождения человека. Несостоятельность точки зрения своего противника Гексли продемонстрировал на примерах, показывающих общность в строении мозга человека и обезьяны, и сообщил, что разница в строении мозга человека и высших обезьян не больше, чем между высшими и низшими обезьянами.

На диспуте в защиту теории Дарвина выступил также ботаник Д. Гукер (1817—1911) — один из первых ботаников, изучавших флору с позиций ее исторического развития. Он, ссылаясь на свои исследования по географическому распространению растений, привел также ряд доказательств в пользу эволюционной теории.

Диспут закончился победой сторонников эволюционных идей.

Собственные исследования Гексли дали много нового в области сравнительной анатомии и палеонтологии. Им открыт отряд кистеперых рыб, доказана родственная связь между рептилиями и птицами. Гексли был талантливым, неутомимым пропагандистом эволюционной теории. Он многократно выступал перед разнообразной аудиторией: учеными, интеллигенцией, рабочими. В широкие слои английского общества он нес научные знания, популяризируя дарвинизм. Немалая роль в пропаганде дарвинизма принадлежала и А. Уолесу, пришедшему к идее отбора независимо от Дарвина.

Зоолог Эрнст Геккель (1834—1919) стал наиболее выдающимся пропагандистом дарвинизма в Германии. Пропаганду и защиту дарвинизма он вел с университетской кафедры, выступал на съездах ученых, полемизировал с Вирховом. В собственных исследованиях Геккель развивал идеи Дарвина. Основные работы Геккеля были посвящены выяснению конкретных путей филогенетического развития организмов. Он попытался представить филогенетические связи между организмами в виде родословного древа. Правда, из-за ряда ошибок эти филогенетические построения Геккеля представляют теперь лишь исторический интерес. Геккель не ограничился выяснением родственных связей между разнообразными группами животных, но попытался разрешить проблему филогенеза человека. Ему принадлежит мысль, что некогда на Земле обитала промежуточная между обезьяной и человеком форма. Геккель назвал ее «питекантропом», т. е. обезьяно-человеком. Это предположение оказалось пророческим. Вскоре на острове Ява были обнаружены кости одного из предшественников человека, названного питекантропом.

В своих филогенетических построениях Геккель основывается на эмбриологических, сравнительноанатомических и палеонтологических доказательствах родственных связей между организмами.

Пропагандистская деятельность Геккеля сыграла большую роль в борьбе с метафизикой и религией, в утверждении материалистических взглядов. Она высоко была оценена В. И. Лениным. Однако представления Геккеля о закономерностях развития человеческого общества были ошибочны. Он полагал, что общество подчиняется тем же закономерностям, которые имеют место в живой природе, и что улучшение общественного строя поэтому возможно лишь на основе биологических закономерностей. Причину разделения общества на классы он объяснял действием естественного отбора, классовую борьбу считал одной из форм борьбы за существование. Таким образом, Геккель оказался и одним из основоположников реакционного течения в науке — социалдарвинизма.

Противником эволюционной идеи в Америке выступал крупный зоолог и палеонтолог того времени Луи Агасис (1807—1873). Несмотря на то что полученный им палеонтологический материал объективно говорил в пользу эволюции, Агасис продолжал верить в непогрешимость Библии. По его воззрениям каждый вид представляет собой «воплощение божественной идеи» и, будучи таковым, остается «неизменным в своих существенных признаках» со времен творения.

В защиту дарвиновского учения в Америке с большим успехом выступил ботаник Аза Грей (1810—1888). Победа его в споре с антидарвинизмом была настолько явной, что даже Агасис признал ошибочность своей прежней точки зрения. В Южной Америке со статьями в поддержку дарвинизма выступил Ф. Мюллер (1821—1897) — убежденный сторонник учения Дарвина, один из авторов биогенетического закона. Дарвин высоко оценил его эмбриологические исследования.

Официальная борьба христианской религии с дарвинизмом продолжалась и в XX веке. Особенно активную борьбу вела католическая церковь. Однако победа идей эволюции стала уже неодолимой. Это вынудило главу католической церкви папу Пия XII в 1950 г. в особом послании (Энциклике) разрешить верующим католикам признать эволюцию органического мира и даже эволюционное происхождение человеческого тела (но не души!).

БОРЬБА ЗА ДАРВИНИЗМ В РОССИИ

В России дарвинизм получил поддержку и одобрение со стороны не только большинства биологов, но и философов — революционных демократов. Из них наибольшую роль в распространении материалистических взглядов сыграли А. И. Герцен (1812—1870) и Д. И. Писарев (1840—1868).

А. И. Герцен в «Письмах об изучении природы», изданных в 1845—1846 гг., изложил идею исторического развития природы от неорганических тел до человека. Он утверждал, что в естествознании верными обобщениями будут лишь те, которые основываются на идее исторического развития природы. Эта работа Герцена сыграла большую роль в подготовке общественного мнения передовых людей России к восприятию эволюционного учения.

Выдающийся демократ и публицист Писарев был убежденным атеистом и активно боролся против религиозных предрассудков. Одним из первых в России статей «Прогресс в мире животных и растений» он откликнулся на появление работы Дарвина и развернул активную пропаганду дарвинизма.

В среде русских естествоиспытателей дарвинизм сразу нашел горячих приверженцев. Уже через несколько месяцев после выхода в свет работы Дарвина в Англии профессор Петербургского университета С. С. Куторга изложил студентам первого курса содержание эволюционного учения, а в 1861 г. опубликовал две статьи, посвященные этой теории. В 1862 г. появилась статья И. И. Мечникова о Дарвине. В 1863 г. профессор Московского университета С. А. Рачинский в общедоступной форме изложил учение Дарвина в статье «Цветы и насекомые». Им же был осуществлен первый перевод «Происхождения видов», опубликованный на русском языке в 1864 г. Этот год был ознаменован еще двумя событиями: М. А. Антонович ознакомил русского читателя с борьбой вокруг учения Дарвина за рубежом и 21-летний студент Петербургского университета К. А. Тимирязев рядом пламенных статей начал свою пропаганду идей дарвинизма, не прекращавшуюся в течение всей его жизни.

Антидарвинизм в России не нашел широкого распространения, противников теории Дарвина было немного. В 1885 г. Н. Я. Данилевский опубликовал двухтомное сочинение против дарвинизма, а через 2 года появилась статья Страхова «Полное опровержение дарвинизма». Оба автора отрицали естественный отбор: целесообразность объяснялась ими с позиций креационизма, как изначальное свойство живой природы. Антидарвиновские выступления, хотя и были единичными, находили поддержку в официальных органах реакционного царского правительства. В этом заключалась их серьезная опасность для развития науки. С острой кри-

тикой антинаучных произведений Данилевского и Страхова выступил К. А. Тимирязев в публичной лекции «Опровергнут ли дарвинизм?»

Климент Аркадьевич Тимирязев (1843—1920) оказал огромное влияние на развитие дарвинизма в России. Свою исследовательскую деятельность он посвятил изучению фотосинтеза как процесса, с которым связана жизнь на Земле. Тимирязев первым обратил внимание на космическую роль зеленых растений (см. главу IV) и показал применимость закона сохранения энергии к процессу фотосинтеза. Тимирязев установил, что хлорофилл является наиболее совершенным поглотителем энергии, который смог возникнуть в процессе эволюции как следствие отбора. Он показал, что зеленая окраска большинства растений выработалась в течение длительной эволюции и в высокой степени приспособлена для поглощения солнечной энергии.

Нельзя переоценить деятельность Тимирязева как борца за дарвинизм и пропагандиста материалистического мировоззрения. «С первых же шагов своей умственной деятельности я поставил себе две параллельные задачи — работать для науки и писать для народа, т. е. популярно», — говорил Тимирязев. Из приведенных слов следует, что популяризацию науки он считал такой же важной деятельностью, как и исследовательскую работу ученого.

Научно-популярные произведения К. А. Тимирязева «Чарлз Дарвин и его учение», «Исторический метод в биологии», «Жизнь растений» не потеряли своего значения до сих пор и читаются с захватывающим интересом.

В своих статьях и публичных выступлениях Тимирязев отстаивал дарвинизм от нападок антидарвинистов.

В исследовательской работе Тимирязев показал образец исторического подхода к изучению явлений органической природы. Об этом говорил он и в своих статьях, указывая на недопустимость исследования организмов вне их исторического прошлого, в отрыве от среды обитания.

К. А. Тимирязев был убежден в том, что наука должна служить практике. Всей своей исследовательской и публицистической деятельностью он показал, что даже самая отвлеченная теория, если она правильна, рано или поздно окажет неоценимую услугу практике.

Большую роль в дальнейшем развитии и пропаганде учения Дарвина сыграли работы братьев Ковалевских и И. И. Мечникова (см. главу XVI).

АНТИДАРВИНОВСКИЕ НАПРАВЛЕНИЯ В КОНЦЕ XIX И НАЧАЛЕ XX ВЕКА

К концу XIX века большинство ученых-биологов стояло на позициях дарвинизма. Но эта победа еще не была окончательной. В связи с кризисом капиталистического общества, вступившего в фазу империализма, классовая борьба обострилась. Идеологическая борьба проникает и в биологию. Появляется ряд теорий, искажающих учение Дарвина, старающихся приспособить его к мировоззрению буржуазии.

Реакционная сущность социалдарвинизма и неомальтузианства

К числу теорий, искажающих учение Дарвина, относится социалдарвинизм и неомальтузианство. Социальный дарвинизм ведет свое начало от ошибочных высказываний Геккеля (см. выше) и заключается в привлечении биологических закономерностей для объяснения закономерностей развития общества. Социалдарвинизм признает главными двигателями общественного развития борьбу за существование и естественный отбор. Низкий жизненный и культурный уровень экономически слабых стран пытаются объяснить не социальными причинами, а биологической неполноценностью народов этих стран. Социалдарвинизм оправдывает

представления о «высших» и «низших» расах, оправдывает порабощение народов, колониализм.

Такими искаженными представлениями, к которым отнюдь не был причастен сам Дарвин, воспользовались враги эволюционного учения, пытаясь опровергнуть его ссылками на безнравственность. Именно так поступил Дюринг, писавший, что «весь дарвинизм, за вычетом того, что заимствовано им у Ламарка, представляет собой изрядную дозу зверства, направленную против человечества».

Как известно, опровержение этих антинаучных высказываний было дано Ф. Энгельсом в его классическом произведении «Анти-Дюринг», где он писал: «И как бы велик ни был промах Дарвина, столь наивно принявшего без критики учение Мальтуса, все же каждый может с первого взгляда заметить, что не требуется мальтусовских очков, чтобы увидеть в природе борьбу за существование, увидеть противоречие между бесчисленным множеством зародышей, которые расточительно производит природа, и незначительным количеством тех из них, которые вообще могут достичь зрелости,— противоречие, которое действительно разрешается большей частью в борьбе за существование, подчас крайне жестокой»¹.

Подновленный социалдарвинизм получил название неомальтузианства. Сторонники его вслед за Мальтусом все пороки капиталистического общества стремились оправдать перенаселением. Но если прежнее мальтузианство¹ причиной перенаселения считало высокую рождаемость, то неомальтузианцы причину мнимого перенаселения видели в «излишне низкой смертности». Ответственность за это неомальтузианцы возлагали на современную медицину.

Логически развивая неомальтузианство можно дойти до оправдания подготовки бактериологической войны. Сторонники неомальтузианства видят спасение человечества в новых войнах, эпидемиях, высокой детской смертности, сокращении профилактических мероприятий, насильственной стерилизации.

В канун второй мировой войны идеи неомальтузианцев были использованы фашизмом в качестве своего идеологического оружия. В послевоенные годы эти идеи нашли распространение в реакционных кругах США.

Неоламаркизм и его критика

Ряд антидарвинистов в конце XIX — начале XX века пытался возродить учение Ламарка, дополнив им учение Дарвина, которые, якобы, не в состоянии объяснить ход эволюции. Возрожденное, но искаженное учение Ламарка вылилось в два течения неоламаркизма, получивших название механоламаркизма и психоламаркизма.

Механоламаркизм — механистическое направление, отрицающее значение отбора в эволюции. Сторонники этого направления считают, что между организмом и средой всегда имеет место полное равновесие. Организмы изменяются под прямым воздействием внешней среды и эти изменения всегда абсолютно адекватны (т. е. соответствуют) требованиям среды. Механоламаркисты полагают, что для процесса эволюции достаточно одной изменчивости и в отборе нет нужды. Так как любое изменение приспособительно, то появляющиеся в процессе эволюции организмы всегда и сразу целесообразно устроены. Основоположниками этого направления были немецкий ботаник К. Негели (1817—1891) и немецкий зоолог Т. Эймер (1843—1893).

По Негели эволюционный процесс обусловлен «принципом совершенствования». Все морфологические признаки, которыми обладает орга-

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения. Т. 20, М., 1961, стр. 69.

низм, появились в результате того, что протоплазма (идиоплазма) прогрессивно изменяется и совершенствуется адекватно требованиям среды.

Эймер считал, что длительное воздействие внешних факторов вызывает изменчивость организмов в определенном направлении.

К механоламаркизму примыкает учение Т. Д. Лысенко об обязательной адекватной изменчивости организмов.

Естественно, что, исходя из своих представлений, механоламаркисты не могут материалистически объяснить, почему организмы изменяются лишь адекватно. Это свойство считается изначально присущим организмам. Следовательно, в основном вопросе о причинах эволюции органического мира механоламаркисты в конечном счете склоняются к идеализму.

Психоламаркизм — целиком виталистическое течение в биологии. Как известно, Ламарк полагал, что «стремление» животных к увеличению размеров какого-либо органа может привести к желаемому результату. Но, объясняя эти изменения, Ламарк исходил из материалистических представлений своего времени. Этим воззрениям Ламарка психоламаркисты дали расширенное идеалистическое толкование и психический фактор возвели в ранг движущего рычага эволюции.

Наиболее крупными психоламаркистами были английский философ Г. Спенсер (1820—1903), американский палеонтолог Э. Коп (1840—1897) и др. Хотя рассуждения отдельных психоламаркистов разнятся в деталях, в целом это направление характеризуется следующими представлениями. Организмы изменяются благодаря «потребности» или «ощущениям потребности». «Сознание» обеспечивает адекватность изменений. «Сознание» присуще всему живому, не только животным, но и растениям, и даже отдельным клеткам. В статье «О душе растений» психоламаркист немецкий ботаник Франсе писал: «приспосабливающийся организм или его единицы-клетки должны обладать силой суждения, которая на основании восприятий направляет их деятельность согласно потребностям». «Сознание предшествовало организмам», утверждают психоламаркисты. Как видно, психоламаркизм представляет собой неприкрытый идеализм, полностью искажающий учение Ламарка. В нем отсутствует историзм, присущий учению Ламарка. Отсутствует представление об изменчивости растений и низших животных под непосредственным влиянием среды.

Не трудно видеть, что представления неоламаркистов любого направления философии беспомощны и антинаучны. Как механоламаркисты, убежденные в изначальной целесообразности, так и психоламаркисты, видящие источник эволюции в нематериальной силе, тянут биологию назад, к господствовавшему в додарвиновский период креационизму.

Критика неодарвинизма и автогенеза

Система взглядов, начало которым было положено Августом Вейсманом, получила общее название неodarвинизма. Вейсман принимал учение Дарвина о борьбе за существование и естественном отборе и боролся за очищение дарвинизма от позднейших наслоений.

Одной из заслуг Вейсмана является экспериментальное опровержение ламарковского представления о наследовании приобретенных признаков. В его опытах мышам на протяжении 22 поколений отрубались хвосты, однако эта операция никак не отражалась на потомстве: несмотря на то что орган отсутствовал и не упражнялся в большом ряду поколений, он не исчез, новый приобретенный признак — отсутствие хвоста — не наследовался. Собственная теория Вейсмана, названная впоследствии неodarвинизмом, основывалась на его эмбриологических и генетических исследованиях.

Вейсман одним из первых, обратив внимание на сложные процессы, сопровождающие деление клеток и оплодотворение, высказал предположение о важной роли ядра в явлениях наследственности. Ему принадлежит представление о важной биологической роли хромосом.

Вейсман пришел к выводу, что наследственность обусловлена особым веществом, «зародышевой плазмой», состоящей из зачатков наследственных свойств— детерминант, он полагал, что эта «плазма» не зависит от условий среды, в которой живет организм, и от изменений, происходящих в соматических клетках. «Наследственное вещество» — зародышевая плазма — в неизменяющемся виде передается из поколения в поколение. Новые признаки, по мнению Вейсмана, могут возникать лишь в результате рекомбинации детерминант, происходящей при оплодотворении.

В своих позднейших работах Вейсман уже допускал возможность изменения «наследственного вещества» под действием среды. Однако к этому времени прежняя концепция Вейсмана успела получить широкое распространение и способствовала появлению автогенетических теорий (термин «автогенез» происходит от греч. autos — сам и genesis — происхождение, развитие). Сторонники автогенетических теорий рассматривают организм в отрыве от среды, органическую эволюцию объясняют силами, присущими самому организму. Эти внутренние или, как их называют, имманентные силы придают эволюции заранее определенный, направленный характер. Роль естественного отбора как главного движущего фактора эволюции фактически отрицается. Приспособляемость организмов и их относительная целесообразность объясняются не естественным отбором, а рассматривается только как результат изменчивости, протекающей под действием все тех же особых внутренних свойств и сил организмов. В этом заключается антидарвинистская сущность автогенетических теорий, возвращающих биологию к додарвиновскому идеалистическому и телеологическому объяснению закономерностей живой природы.

В 1899 г. русским ботаником С. Г. Коржинским, а в 1901 г. голландцем Г. де Фризом было сделано крупное открытие. Они обнаружили у растений резкую скачкообразную наследственную изменчивость, названную ими мутацией. Учение об этой форме изменчивости является существенным вкладом в дарвинизм. Однако Коржинский и де Фриз сделали из своего открытия по существу автогенетические выводы.

Полагая, что измененные формы являются уже готовыми новыми видами, они считали, что для видообразования шлифовка отбором не требуется. Де Фриз считал, что, если Дарвин и его последователи сосредоточили свое внимание на том типе видообразования, при котором виды образуются путем медленного и постепенного изменения признаков, то он сам заостряет внимание на другом типе, в основе которого лежит скачкообразная изменчивость.

Давая общую оценку работам де Фриза, посвященным проблемам эволюции, следует различать в них два момента: во-первых, открытие мутационной изменчивости, значительно обогатившее и углубляющее наши представления об эволюции, и, во-вторых, мутационную теорию эволюции, противопоставляемую теории естественного отбора и отвергаемую современной наукой. Ошибочные утверждения Коржинского и де Фриза о внезапном возникновении видов и о том, что виды формируются без борьбы за существование, были повторены Т. Д. Лысенко в его учении о порождении одними видами других.

Наиболее ярко автогенетические тенденции нашли выражение в теориях Лотси (1911) и Бетсона (1914). Появлению этих теорий предшествовал период бурных исследований основных закономерностей наследственности. К этому времени твердо укрепилось представление о существовании материальных носителей наследственности — генов, опреде-

ляющих все признаки у организмов. В результате среди некоторых биологов появились тенденции заменить дарвинизм генетикой.

Одной из таких попыток была теория Лотси. В опубликованной им работе «Эволюция при постоянстве видов» развивалась мысль о том, что видообразование зависит только от перекombинации неизменяющихся генов, что для создания новых видов отбор не требуется.

Бетсон считал, что в основе эволюции лежит процесс деградации жизни. По его представлениям прогресс в органическом мире связан с потерей генов. Наиболее примитивные древнейшие организмы содержали в себе гены всех признаков высокоорганизованных существ. Но эти признаки не проявлялись, так как наряду с ними одновременно присутствовали гены, задерживающие проявление этих признаков. В процессе эволюции происходила потеря генов, тормозящих проявление признаков, в связи с чем начинали действовать гены более высокой организации.

Не трудно увидеть, что все взгляды, представляющие разновидности автогенеза, основываются на метафизическом мировоззрении, воскрешают преформизм, отрицают развитие.

Глава XVI. РАЗВИТИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК НА БАЗЕ ДАРВИНИЗМА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

Победа эволюционного учения Дарвина положила предел господству метафизических креационистских учений в биологии. Исторический метод, утвердившийся в биологии благодаря Дарвину, во-первых, потребовал пересмотра всех прежних представлений и замены их новыми, во-вторых, явился мощным толчком для успешного развития всех разделов биологической науки. Фактический материал, добытый в последарвиновский период, не только пополнил огромный арсенал доказательств в пользу эволюционного учения Дарвина, но и значительно расширил и углубил его теоретические основы.

РАЗВИТИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИИ. РАБОТЫ В. О. КОВАЛЕВСКОГО

В палеонтологии — науке об ископаемых остатках — до Дарвина господствовали представления, опиравшиеся на креационистские воззрения Кювье. Среди палеонтологов современников Дарвина эволюционные идеи нашли своих ярых противников. Признание эволюции ископаемых означало бы для них полный отказ от привычных установившихся воззрений.

В свою очередь Дарвин и его последователи понимали, что именно палеонтология сможет дать наиболее веские доказательства в пользу признания эволюции.

Дарвин, например, очень остро ощущал отсутствие сведений о переходных формах, об ископаемых организмах, сочетающих в себе признаки древних и более молодых групп, относящихся к разным классам или типам.

Применение исторического метода сыграло большую роль в палеонтологических исследованиях последарвиновского периода. Новые палеонтологические находки, проанализированные с эволюционных позиций, быстро заполнили многие пробелы в геологической летописи. Это отнеслось в первую очередь к неизвестным или непонятным до того переходным формам, сочетающим признаки различных систематических групп — находкам первоптиц — архиптерикса и архиорниса, ископаемых кистоперых рыб и древних земноводных (стегоцефалов), семенных папоротников и др.

Особенно велики в этом отношении заслуги известного русского палеонтолога Владимира Онуфриевича Ковалевского (1842—1883). Он первый применил исторический метод в палеонтологии и первый на палеонтологическом материале показал смену одних видов другими. Работы В. О. Ковалевского знал и высоко ценил Дарвин. Созданное В. О. Ковалевским направление в науке получило название палеобиологии.

Этот раздел палеонтологии не ограничивается выяснением лишь родственных связей между организмами, а пытается воссоздать образ жизни животных и установить причинные закономерности эволюции.

В. О. Ковалевскому удалось выяснить происхождение непарнокопытных (лошадей) (рис. 100). В настоящее время добытые им данные получили подтверждение. Кроме того, получены новые данные, расширяющие и углубляющие прежние представления.

Непарнокопытные в начале третичного периода имели общих предков с хищниками. Это были всеядные млекопитающие, питавшиеся насекомыми, мелкими зверьками, плодами в листьями растений.

Древнейший предок лошади — эогиппус, найденный в отложениях начала третичного периода, был высотой не более 30 см и имел по четыре пальца на передних конечностях и по три на задних. Эогиппус опирался на все фаланги пальцев, что было необходимо в связи с обитанием в болотистой местности. Пищей ему служили плоды и семена.

Далее в связи с изменением климата все меньше становится лесов и потомки эогиппуса все чаще оказываются в открытой местности типа степей. Вследствие этого наблюдается последовательная смена форм, появляются изменившиеся животные, все более приспосабливающиеся к разнообразной растительной пище и к более быстрому бегу. Сначала уменьшается четвертый палец, далее сохраняются только три пальца, из которых наиболее крупным является средний. Процесс увеличения среднего пальца и уменьшения боковых идет все дальше и дальше. Одновременно увеличивались общие размеры животного.

В открытой степи животные могли спастись от хищников лишь бегом. На твердом грунте преимущество в быстром беге было у тех, кто опирался лишь на один третий палец. Поэтому отбор шел на сохранение особей с хорошо развитым средним пальцем и уменьшенными остальными.

Обитание в открытой местности обусловило приспособление к питанию по преимуществу травами. А это влекло за собой изменение строения зубов. Жевательная поверхность зубов стала большой и они росли в течение всей жизни.

Так эволюция привела к появлению гиппариона, найденного в поздних третичных отложениях. У него сильно развит только средний палец, но еще сохранились два боковых. Наконец, боковые пальцы также атрофировались. Так возникало хорошо приспособленное к условиям обитания в степях крупное однопальное животное — лошадь.

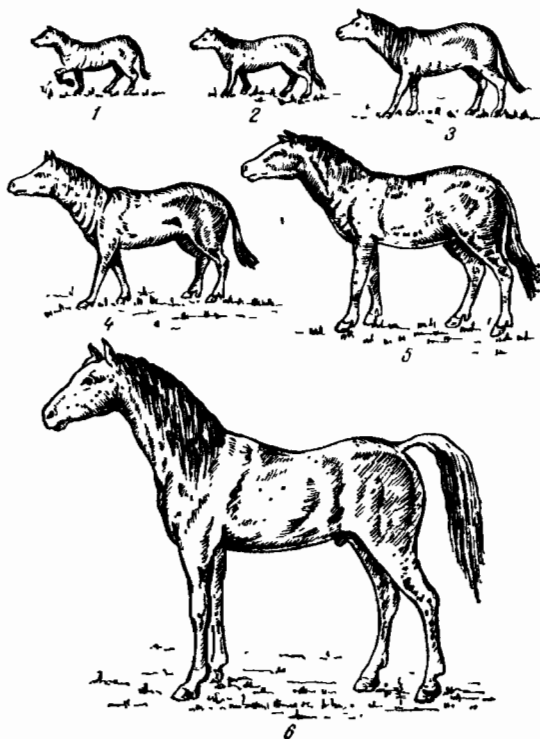


Рис. 100. Предки современной лошади.

1 — эогиппус; 2 — протогиппус; 3 — мегогиппус; 4 — гипогиппус; 5 — гиппарион; 6 — лошадь.

Исследования В. О. Ковалевского по развитию копытных показали, что в эволюционном процессе следует различать две стороны: прогресс и специализацию. Редукция пальцев у копытных — несомненно упрощение в строении конечности млекопитающего, но для существования видов данного отряда это было полезное приспособление, хотя и не связанное с повышением организации. В. О. Ковалевский, таким образом, приходит к заключению, что эволюция идет как путем общего повышения организации, так и путем специализации, т. е. приспособления к конкретным условиям среды.

В. О. Ковалевский нашел многие недостающие звенья в аргументации эволюционного учения.

РАЗВИТИЕ БИОГЕОГРАФИИ

Благодаря применению исторического метода было получено материалистическое объяснение закономерностей географического распространения растений и животных на Земле. Было выяснено, что они обусловлены как геологической историей формирования материков так и эволюцией органического мира.

Известно, например, что фауна Евразии и Северной Америки обнаруживает сходство в отношении обитателей тундр и лесов, а животный мир евразийских степей, американских прерий и, особенно, пустынь обоих континентов различается значительно больше. Объясняется это тем, что в прежние геологические эпохи в районе Берингова моря между Азией и Америкой была сухопутная связь и мог происходить обмен обитателями. Но он совершался главным образом за счет животных тундры и тайги. Обитатели более южных широт и тем более пустынь на обоих материках оставались изолированными и развивались самостоятельно.

Большое различие фауны Южной и Северной Америки объясняется тем, что еще в третичном периоде Южная Америка была островом.

Австралия в меловом периоде оказалась изолированной от всей остальной суши. Поэтому здесь сформировался своеобразный животный мир: не развились плацентарные млекопитающие и сохранились однопроходные и сумчатые. Новая Зеландия отделилась от Австралии еще раньше — тогда, когда еще не появились млекопитающие, поэтому для нее характерно полное отсутствие местных видов представителей этого класса.

С позиций последарвиновской биогеографии большой интерес представляют океанические острова, где наиболее четко сказывается влияние географической изоляции. Сахалин отделился от материка всего несколько тысяч лет назад. Виды растений и животных здесь сохранились такие же, как и в ближайших районах материка. Изоляция еще не успела проявиться.

Вулканического происхождения Галапагосские острова отстоят от Южной Америки на 700 км. Они заселялись постепенно пришельцами из ближайшего материка, но благодаря своеобразным условиям жизни на островах сформировались свои эндемичные виды. Здесь обитает 15 видов гигантских сухопутных черепах, причем на каждом острове имеется свой местный вид. Из 108 видов птиц, населяющих эти острова, 82 вида эндемичны, остальные в своем большинстве хорошие летуны, могут посещать материк и не отличаются от южноамериканских.

Приведенные примеры убеждают в том, что органический мир на территориях, имеющих между собой связь, проявляет сходство, а на изолированных территориях — различие, чем изоляция древнее, тем различие фауны больше.

РАЗВИТИЕ СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ

После выхода в свет работ Дарвина сравнительная анатомия получила новую теоретическую базу для развития. Сравнительно анатомические исследования второй половины XIX века в свою очередь внесли большой вклад в развитие дарвинизма.

Большую роль сыграло установление гомологии органов, имеющее первостепенное значение для выяснения филогенетического родства между организмами. Была установлена гомология ядовитых желез змей со слюнными железами других животных. Обнаружено, что молочные железы гомологичны потовым железам, челюсти ракообразных — их конечностям, жало пчелы — яйцекладу других насекомых, волосы млекопитающих — перу птицы и чешуе рептилий. Зубы млекопитающих гомологичны чешуе акулы, а слуховые косточки среднего уха млекопитающих — стремя, молоточек и наковальня гомологичны костям висцерального черепа рыб, амфибий, рептилий и птиц. Части цветка — пестик, тычинки, лепестки — оказались гомологичны листьям.

Одним из доказательств эволюции являются также атавистические и рудиментарные органы.

Атавизм (от лат. *atavus* — прародитель) — это появление признаков, присущих далеким предкам и в норме не встречающихся у современных форм. Естественно, что такие признаки говорят о филогенетическом родстве между различными организмами: теми, у кого такие признаки присутствуют как норма, и теми, у кого они появляются лишь как атавизм. Поэтому атавистические признаки представляют собой ценное доказательство для эволюционной теории. Примеры атавизма — появление боковых пальцев у лошади, полосатость у домашних свиней, у человека — шейная фистула (образование, гомологичное жаберной щели) хвостовой придаток, обильная волосатость всего тела, наличие более двух молочных желез и т. д.

Рудиментарными (от лат. *rudimentum* — зачаток) называются органы, утратившие свою функцию, но сохраняющиеся у взрослых животных. Обычно они остаются в зачаточном состоянии. Рудиментами являются остатки тазовых костей у безногой ящерицы-желтопузика и у китообразных. Они служат доказательством происхождения этих животных от предков, имевших развитые конечности.

У человека рудиментарными органами являются: копчик — остаток хвостовых позвонков; зачаточные ушные мышцы, свидетельствующие, что предки человека обладали подвижной ушной раковиной; зачаточное третье веко — гомолог мигательной перепонки наших далеких предков и т. п.

Сравнительноанатомические исследования современных прогрессивных и примитивных форм позволяет представить облик их предков. Среди современных млекопитающих известны однопроходные, сумчатые и плацентарные. Сравнение их указывает, что эволюция млекопитающих шла от животных, откладывающих яйца, к живородящим формам с еще не развитой плацентой и наконец, к животным, рожающим уже хорошо сформированных детенышей.

СОЗДАНИЕ И РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭМБРИОЛОГИИ. РАБОТЫ А. О. КОВАЛЕВСКОГО И И. И. МЕЧНИКОВА

Основоположниками эволюционной эмбриологии являются Александр Онуфриевич Ковалевский (1840—1901) и Илья Ильич Мечников (1845—1916).

При исследовании зародышевого развития многочисленных представителей основных типов и классов животных А. О. Ковалевский и И. И. Мечников установили общие черты в зародышесом развитии всех многоклеточных. Они доказали, что в процессе эмбрионального развития у беспозвоночных, так же как и у позвоночных, закладываются три зародышевых листка. Это подтверждает единство происхождения всего животного мира.

А. О. Ковалевскому принадлежит открытие стадии бластулы. Она была обнаружена им у кишечнополостных, червей, иглокожих, оболочников и ланцетника. Описанная им инвагинационная гастрולה позволила сравнить зародыш ланцетника с двуслойными животными и дала фактический материал для обобщения Геккеля, получившего название биогенетического закона.

Эмбриологические исследования А. О. Ковалевского помогли разрешить вопрос о происхождении позвоночных. В его классической работе о развитии ланцетника (1865) было установлено сходство развития этого животного, с одной стороны, с беспозвоночными, с другой — с позвоночными.

Плодотворность применения эмбриологических исследований для решения вопросов филогенеза и систематики А. О. Ковалевский блестяще продемонстрировал на примере оболочников. Это были в высшей степени загадочные организмы. Исследование развития оболочников пока-

зало, что их личинки имеют хорду, а органом дыхания у них являются жаберные щели. Систематическое положение оболочников было пересмотрено.

И. И. Мечников весьма плодотворно использовал данные эмбриологии для разрешения вопроса о происхождении многоклеточных животных (см. главу XIX).

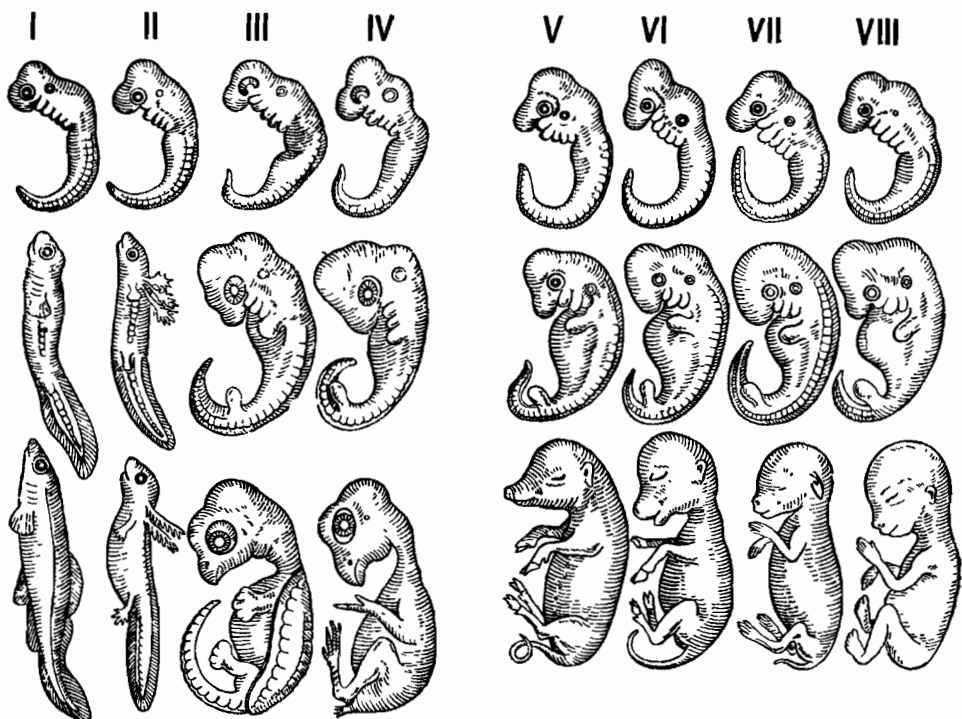


Рис. 101. Последовательные стадии развития эмбрионов позвоночных животных.
I — рыбы; II — тритона; III — черепахи; IV — птицы; V — свиньи; VI — коровы; VII — кролика; VIII — человека.

ВЫЯСНЕНИЕ СВЯЗИ ОНТОГЕНЕЗА С ФИЛОГЕНЕЗОМ, БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН

Появление и развитие эволюционной теории, перестройка систематики на эволюционной основе, построение родословного древа вызывали необходимость более детального выяснения связи онтогенеза с филогенезом. Обнаруживались все новые доказательства общности происхождения различных групп организмов. Еще до выхода в свет основного труда Дарвина «Происхождение видов» Карл Бэр установил, что эмбрионы различных животных имеют большее сходство между собой, чем взрослые формы. В этой закономерности Дарвин видел важное доказательство эволюции. При изучении зародышевого развития Дарвин придавал особенно большое значение обнаружению признаков, характерных для более древних предков зародышей. Дарвин считал, что в индивидуальном развитии организмов должна иметь место рекапитуляция, т. е. повторение у зародышей признаков их предков. В этих своих представлениях Дарвин опирался на многочисленные факты: появление жаберных щелей и артериальных дуг у зародышей млекопитающих и птиц, полосатость у львят, характерная для большинства видов из семейства кошачьих и др.

Таким образом, Дарвин первым высказал мысль о том, что онтогенез и филогенез тесно связаны и взаимообусловлены. Эмбриологические ис-

следования К. Бэра, А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова подготовили важный фактический материал, который наряду с результатами эмбриологических исследований Ф. Мюллера позволил подойти к широкому обобщению известного в науке под названием биогенетического закона. Сформулировали его независимо друг от друга Ф. Мюллер и Э. Геккель. Сжатая формулировка его гласит: онтогенез есть краткое повторение филогенеза.

В онтогенезе Э. Геккель различал палингенезы и ценогенезы. Под палингенезами он понимал признаки зародыша, повторяющие признаки предков. К их числу у высших позвоночных относится хорда, хрящевой первичный череп, жаберные дуги, первичные почки, первичное однокамерное сердце и т. д. Ценогенезами Э. Геккель назвал приспособительные образования у зародыша или личинки, не сохраняющиеся во взрослом состоянии. Он указывал, что ценогенезы изменяют протекание палингенезов, искажают их и нередко мешают разобраться в истории развития. Э. Геккель полагал, что вследствие наличия ценогенезов рекапитуляция осуществляется неполностью.

Дальнейшие эмбриологические исследования показали, что биогенетический закон справедлив только в общих чертах. Фактически нет ни одной такой стадии развития, в которой бы зародыш полностью повторял строение какого-либо из своих предков. Так, зародыш птицы или млекопитающего никогда целиком не повторяет строения рыбы, но в определенной стадии развития у него образуются жаберные щели и жаберные артерии (рис. 101).

Установлено также, что в онтогенезе повторяется строение не взрослых стадий предков, как полагал Э. Геккель, а эмбрионов. Так, у зародышей млекопитающих образуется не жаберный аппарат взрослых рыб, а лишь закладка жаберного аппарата зародышей рыб.

Плодотворные исследования связи онтогенеза с филогенезом выполнены Алексеем Николаевичем Северцовым (1866—1936).

УЧЕНИЕ А. Н. СЕВЕРЦОВА О ФИЛЭМБРИОГЕНЕЗАХ

А. Н. Северцов на основе накопленного им обширного эмбриологического материала пришел к убеждению, что повторение признаков предков в онтогенезе происходит достаточно закономерно, поэтому эмбриологическим методом можно широко пользоваться для филогенетических построений. Однако довольно часто палингетические признаки отсутствуют, и это не связано с мешающими их развитию ценогенезами. Объяснение причин таких нарушений отражено в учении о филэмбриогенезах.

Филэмбриогенезами А. Н. Северцов назвал изменения, приобретаемые в процессе эмбрионального развития, сохраняющиеся во взрослом состоянии и наследуемые потомками. Он обнаружил, что новые признаки, изменяющие направление эволюции, могут появляться у эмбрионов в различных стадиях разви-



А. Н. Северцов (1866—1936)

тия: ранних, средних и поздних. От этого и зависит полнота повторения, рекапитуляция. А. Н. Северцов выделил три основных способа изменений онтогенеза, назвав их анаболией, девиацией и архаллаксом.

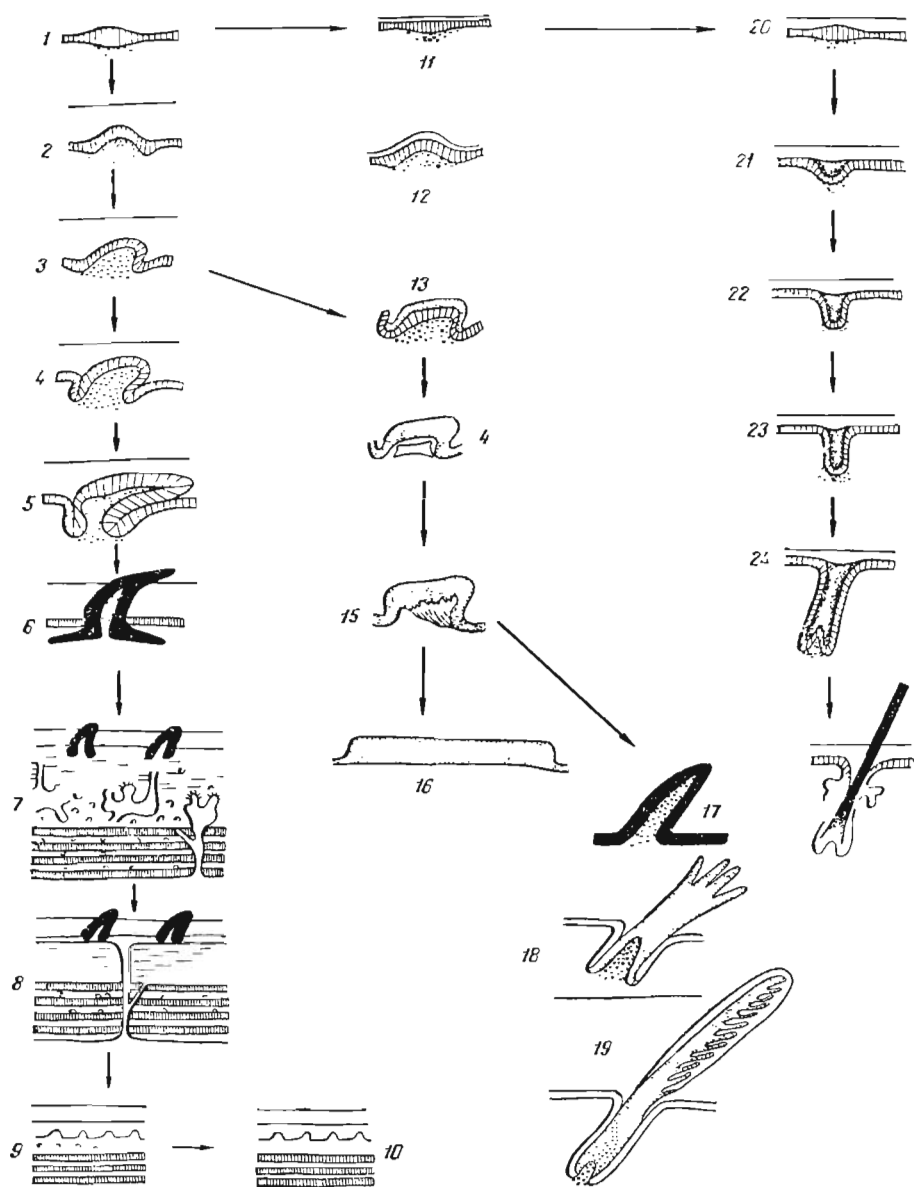


Рис. 102. Филэмбриогенезы. Развитие чешуи, пера и волоса позвоночных (по А. Н. Северцову).

1-6 — развитие плакоидной чешуи акулы *Heptodius*; 7 — чешуя *Polypterus*; 8 — чешуя *Lepidostens*; 9 — чешуя *Apia*; 10 — чешуя костистой рыбы; 11-15 — эмбриональное развитие роговой чешуи ящерицы; 16 — превращение роговой чешуи в роговой щиток змей; 17-19 — эмбриональное развитие пера птицы; 20-25 — эмбриональное развитие волоса.

Анаболия (или надставка) — это закладка нового признака в виде добавления в поздней стадии развития органа. До возникновения анаболии орган развивается, как у предка, т. е. имеет место рекапитуляция и проявление биогенетического закона. Эту форму изменения онтогенеза А. Н. Северцов считает наиболее частой. Так, например развивается перо птицы (рис. 102).

Девияция (или отклонение) связана с возникновением новообразований в средних стадиях развития. Здесь рекапитуляция идет только до определенного момента, а затем начинается развитие по новому пути. Так происходит образование роговых чешуй у рептилий (рис. 102, 11—15). Начальные стадии их развития сходны с закладкой плакоидной чешуи акул. Сначала в обоих случаях развитие чешуи происходит путем уплотнения эпидермиса и накопления под ним соединительной ткани. Но затем развитие чешуи пресмыкающихся отклоняется в сторону, идет по другому пути и позднейшие стадии развития плакоидной чешуи не обнаруживаются. Таким образом, рекапитулируют, повторяются лишь начальные стадии онтогенетического развития органа.

При архаллаксии развитие изменяется в самом его начале. Уже на ранних стадиях орган начинает развиваться по иному. Так происходит развитие волоса, гомологичного по эмбриональным закладкам чешуе рыб и рептилий (рис. 102, 17, 18).

Теория филэмбриогенеза показывает, что эмбриологические исследования могут быть использованы наиболее полно для разрешения вопросов филогении только тогда, когда имеет место анаболия. При девияции, рекапитуляция незначительна. Наконец, при архаллаксии рекапитуляции нет.

УЧЕНИЕ А. Н. СЕВЕРЦОВА О БИОЛОГИЧЕСКОМ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКОМ ПРОГРЕССЕ. ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

До работ А. Н. Северцова не существовало четкого разграничения между прогрессивным и регрессивным эволюционным изменением отдельных групп организмов. Уже Дарвину было ясно, что мерилом высокой организации следует считать «...степень дифференциации и специализации различных органов взрослого организма (со включением сюда и степени развития мозга, определяющей умственные способности)». Однако не менее ясно было и то, что в процессе эволюции в целом прогресс и регресс тесно взаимосвязаны.

А. Н. Северцов предложил разграничивать понятия морфофизиологического и биологического прогресса (и соответственно морфофизиологического и биологического регресса). Под морфофизиологическим прогрессом понимается изменение структуры организма и общей энергии жизнедеятельности, лежащее в основе эволюции форм жизни от простых к сложным, от одноклеточных к многоклеточным, от двухслойных к трехслойным. Морфофизиологический регресс — упрощение организации, выражающееся в редукции ряда органов (хорды у оболочников и др.). Обычно регрессивное развитие одних органов сопровождается прогрессивным развитием других. Так, у животных, ведущих прикрепленный образ жизни, появляются приспособления для привлечения пищевого материала (сифоны, коловращательные аппараты).

Биологический прогресс, по А. Н. Северцову, испытывают в эволюции те виды, у которых наблюдается возрастание приспособленности организмов к окружающей среде, в связи с чем значительно увеличивается численность особей и расширяется занимаемый такими видами ареал. Другими словами, биологический прогресс имеет место там, где отмечается эволюционное процветание вида или группы родственных видов. Биологический регресс соответственно означает снижение приспособленности организмов к среде, снижение численности и сокращение ареала. Такому виду грозит вымирание.

В настоящее время к числу групп организмов, находящихся в состоянии биологического прогресса, относятся некоторые группы насекомых, костистые рыбы, птицы, млекопитающие, покрытосеменные растения.

Биологический прогресс, как показал А. Н. Северцов, оказывается следствием не только морфофизиологического прогресса, но может достигаться и без усложнения организации, а иногда даже и в результате упрощения структуры, т. е. морфофизиологического регресса.

В соответствии с этим А. Н. Северцов предложил различать три главных направления эволюционного процесса: ароморфоз, идиоадаптацию и общую дегенерацию (рис. 103).

Ароморфозы — изменения, поднимающие морфофизиологическую организацию, повышающие жизнедеятельность организма. Это узловые

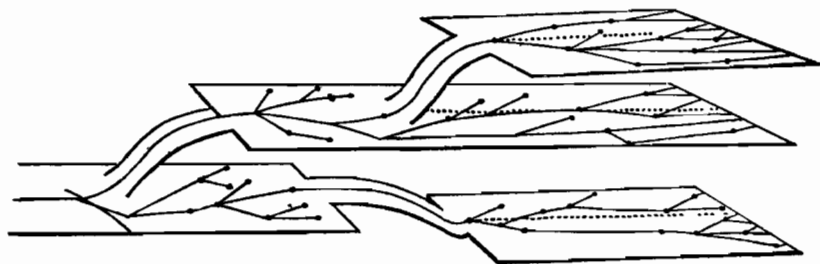


Рис. 103. Основные направления эволюционного процесса (по А. Н. Северцову). Восходящие ленты — ароморфозы; горизонтальные плоскости — идиоадаптации; снижающаяся плоскость — общая дегенерация.

моменты эволюции, ими обусловлено возникновение новых групп органического мира — классов, типов. Примерами ароморфозов служат развитие легких и четырехкамерного сердца, превращение парных плавников рыб в парные конечности земноводных. А. Н. Северцов указывал, что ароморфозы обычно связаны со скачкообразными изменениями. Эволюция, таким образом, совершается как бы ступенями, уступами.

На схеме ароморфозы изображены в виде поднимающихся вверх ступенек.

Идиоадаптации — изменения организма, не повышающие уровень организации, но делающие данный вид приспособленным к конкретным условиям жизни. Изменчивость и приспособляемость идут как бы в одной горизонтальной плоскости. Примером идиоадаптации могут служить многочисленные виды насекомых, приспособленных к обитанию в разнообразных условиях: в воде, почве, воздухе, питаю-

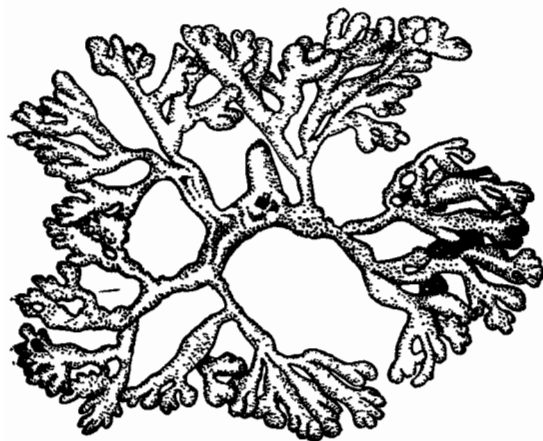


Рис. 104. Паразитическое ракообразное — саккулина (*Sacculina calopa*). Саккулина паразитирует в теле других ракообразных. В связи с паразитическим образом жизни строение ее чрезвычайно упрощено: тело представляет собой мешок, наполненный половыми железами с большим числом половых клеток.

щихся растительной и животной пищей, обитающих на травянистой и древесной растительности, в степях, лесах, тундре и т. д.

Общая дегенерация — изменения, связанные с упрощением организации и снижением активных функций ряда органов. На схеме они показаны в виде ступеньки, идущей вниз. В качестве примера можно назвать оболочников, паразитическое ракообразное — саккулину (рис. 104). Обычно морфологическая дегенерация многих систем органов

сопровождается интенсивным развитием половой системы и разнообразными личиночными приспособлениями. Учение А. Н. Северцова о филэмбриогенезах и биологическом прогрессе, развивающее представление о путях эволюции, является крупным вкладом в эволюционное учение.

ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ ИЗ ОБЛАСТИ БИОХИМИИ И ИММУНОБИОЛОГИИ

Изучение химического состава организмов, проведенное уже в последарвиновский период, говорит о родстве всего органического мира. У всех организмов очень сходен элементный состав: всегда преобладают три элемента — углерод, кислород и водород. В атомарном составе всех организмов около 50—60% приходится на углерод, в то время как в земной коре он составляет лишь 0,35%.

Белки, лежащие в основе явлений жизни, у всех организмов построены из 20 аминокислот. В основе синтеза белка у всех организмов лежит трансляция (передача) наследственной информации, осуществляемая нуклеиновыми кислотами. В свою очередь механизм редупликации наследственной информации всегда осуществляется путем удвоения молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты.

Во всех организмах — и у растений, и у животных — в качестве универсального звена в энергетических реакциях используется аденозинтрифосфорная кислота.

О родстве между растениями и животными говорит и то, что химическое строение хлорофилла и гемоглобина очень близко.

С помощью иммунологических реакций удалось установить специфичность белков у организмов различных видов (см. главу III). Но иммунологические реакции позволяют установить, что между белками крови всех птиц, так же как и между белками всех млекопитающих, имеется известное сходство. Иммунологические реакции подтверждают, что ближайшими родичами человека из мира животных являются человекообразные обезьяны Старого света. Получены подобные данные о степени филогенетической близости между многими группами организмов.

Таким образом, данные как иммунобиологии, так и других наук являются базой для филогенетических построений.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

«По теории естественного отбора, вымирание старых форм и появление новых и усовершенствованных форм тесно связаны одно с другим», — писал Дарвин. Вымирание может быть следствием изменения условий среды, к которым не успевают приспособиться формы, ранее бывшие приспособленными. Заходят в тупик, т. е. вымирают, также формы, приобретающие быстро какую-либо узкую специализацию. Эти формы часто оказываются негармоничными. Наоборот, более медленная специализация создает и более гармоничные формы. Однако узкая специализация сама по себе не может быть причиной вымирания. Причина вымирания всегда лежит в изменении соотношений организмов со средой, в результате изменения последней.

При изменении условий существования нередко наблюдается смена функций. Следует отметить, что любые органы выполняют, как правило, несколько функций, но одна из них является главенствующей. При изменении условий среды положение может меняться: главная функция может потерять свое значение, и на первый план выступит какая-либо другая. Так, основная функция конечностей млекопитающих — хождение, но в связи с изменением условий существования конечности могут использоваться для лазанья, рытья земли, плавания и т. д.

Однако, как бы ни менялись функции, возврата к прежней форме не бывает. Таков закон необратимости эволюции. Однажды исчезнувшая группа организмов никогда вновь появиться не может, даже если по-

томки попадают в прежние условия существования. Так, пятипалая конечность наземных позвоночных произошла из плавников кистеперых рыб. Некоторые пресмыкающиеся (ихтиозавры) и млекопитающие (китообразные) вновь перешли к обитанию в воде, но их конечность, внешне похожая на плавник, сохраняет основные признаки пятипалой конечности наземных предковых форм.

С законом необратимости эволюции тесно связаны представления о монофилии, т. е. об едином, однокорневом происхождении всего живого. Огромный фактический материал, собранный в последарвиновский период, убеждает в правильности дарвиновского учения о дивергентной эволюции, о происхождении всего органического мира из одного корня. Обращается внимание на то, что из одного источника развивается несколько новых форм, расходящихся в виде лучей. Сторонники монофилитического происхождения живого считают, что разнообразные, более молодые по происхождению формы животных и растений произошли от предков, менее отличающихся друг от друга, а те в свою очередь развились от общего единого источника. Монофилитическое происхождение тех групп животных, палеонтология которых хорошо изучена, не вызывает сомнений. Так, в виде почти непрерывных рядов ископаемых форм прослежено происхождение слонов, носорогов, парнокопытных, хищных от их малодифференцированных предков.

В противоположность теории монофилии ряд исследователей придерживается того взгляда, что отдельные группы организмов происходят не от одного, а от разных корней. Как правило, подобные предположения относятся к таким группам организмов, эволюция которых имела сложные формы и сопровождалась возникновением многих ветвей. Однако полифилитические представления обычно носят временный характер, связанный с недостатком фактического материала.

ЗНАЧЕНИЕ ГЕНЕТИКИ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

Генетика и дарвинизм

В XX веке после вторичного открытия законов Менделя и особенно в связи с дальнейшим развитием генетики были разработаны и уточнены многие положения эволюционного учения.

Для Дарвина и его современников оставалось загадкой, каким образом новые признаки не утрачиваются, «не растворяются» в результате скрещивания. Этот «загадочный факт» нашел объяснение в опытах Менделя. Открытие корпускулярного характера наследственного субстрата опровергло представление о растворении и слиянии наследственных факторов при скрещивании.

Один из упреков в адрес Дарвина заключался в том, что его теория не может объяснить появление и сохранение признаков, кажущихся бесполезными. В настоящее время принято, что многие морфологические признаки, как будто бы не имеющие значения для выживания, развиваются, по-видимому, у организмов вследствие плейотропного действия генов или обусловлены генами, тесно сцепленными в хромосомах с генами, кодирующими жизненно важные признаки. Эти же соображения применимы для объяснений многих корреляций в организме.

Важной заслугой генетики является установление того факта, что только наследственная (генеративная, по Дарвину — неопределенная) изменчивость имеет значение для эволюции.

Наследование в популяциях и чистых линиях

Создавая теорию естественного отбора, Дарвин связывал действие отбора только с особями. Но исследования, проведенные в области генетики, показали, что полностью понять действие отбора можно только

принимая во внимание процессы, протекающие в группах организмов, т. е. популяциях.

Популяцией (от франц. *population* — население) называется совокупность особей одного вида, длительно населяющих определенную территорию и свободно скрещивающихся между собой. Популяцию, как правило, составляют генетически неоднородные особи.

Как известно, комплекс генов каждой особи называется генотипом. Общий запас генов особей, входящих в определенную популяцию, составляет генофонд этой популяции.

Популяции как генетически неоднородной группе особей противопоставляются чистые линии, под которыми понимаются группы организмов, совершенно однородные по генотипу. Понятия о популяциях и чистых линиях введены датским генетиком В. Иогансеном (1857—1927). Чистые линии создаются в результате бесполого размножения, самоопыления или близкородственного разведения (инбридинга) на протяжении большого числа поколений.

Различия между организмами, относящимися к одной популяции, могут быть обусловлены как их генотипами, так и влиянием среды. Различия между организмами, относящимися к одной чистой линии, обусловлены только влиянием среды, т. к. генотип у всех особей здесь одинаковый. Поэтому результаты отбора в популяциях и в чистых линиях неоднородны. Классические исследования, посвященные этому вопросу, были опубликованы Иогансеном в работе «О наследовании в популяциях и чистых линиях» (1903).

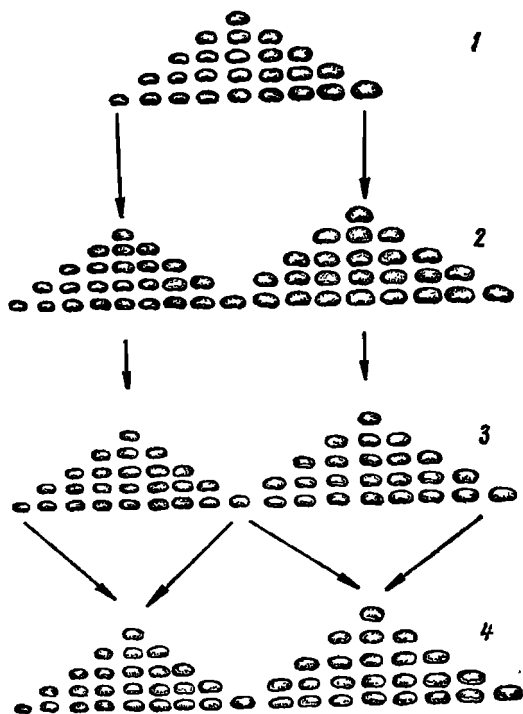


Рис. 105. Схема, иллюстрирующая опыт Иогансена по отбору в популяции и чистых линиях.

1 — смешанная популяция фасоли; 2 — образование чистых линий в результате отбора; 3 — воспроизводство чистых линий при самоопылении; 4 — недействительность отбора в чистых линиях.

В качестве объектов для исследования Иогансеном были избраны самоопыляющиеся растения: ячмень, горох, фасоль. Изучались количественные признаки, такие, как вес и величина семян. Эти признаки, как известно, сильно изменяются под влиянием внешней среды. Иогансен определил, что вес семян фасоли в одном из сортов колебался от 150 до 750 мг. Ученый в нескольких поколениях растений отбирал наиболее крупные и наиболее мелкие семена, высевал их и определял вес семян, полученных от каждого самоопыленного растения отдельно. Его исследования подтвердили правильность положения Дарвина о том, что отбор является мощным фактором, формирующим признаки организмов. Потомки наиболее тяжелых семян дали линию, в которой семена были крупнее, чем в линии, выведенной из наиболее мелких семян (рис. 105). Но выяснилось также, что действие отбора сказывается лишь в генетически неоднородной популяции. В дальнейшем, когда были получены чистые линии, Иогансен еще на протяжении 6—7 лет продолжал отби-

рать также наиболее тяжелые и наиболее легкие семена с каждого растения в отдельности. Но при этом в пределах чистых линий не было отмечено изменения в сторону увеличения или уменьшения веса семян. В пределах чистой линии потомки наиболее крупных и наиболее мелких семян не отличались по своим размерам. Объяснялось это тем, что изменчивость в чистых линиях не наследственная, а модификационная, обусловленная нормой реакции одного и того же генотипа на различные условия внешней среды.

Решение вопроса о границах действия отбора необходимо для селекционной практики; кроме того, оно имеет теоретическое значение принципиальной важности. Изучение явлений наследственности в чистых линиях опровергает представления ламаркистов о наследовании фенотипических изменений, возникших под влиянием внешней среды. Новые наследственные признаки появляются только в результате мутационной изменчивости, которая систематически возникает в любой популяции, в том числе и в чистых линиях.

Мутация — материал для отбора

Гены, будучи в общем константными, периодически изменяются путем мутаций. Каждый отдельный ген мутирует очень редко, но в генотипе любого организма большое число генов. Отсюда понятно, что в каждом

поколении мутирует значительное число генов. Так, у дрозофилы отмечается примерно одна мутация на 100 гамет в поколение.

Эволюция организмов связана с заменой одних генотипов другими. Этот процесс происходит в результате сопряженного действия мутирования и отбора. Мутации, изменяя гены, дают сырой материал для рекомбинаций и отбора.

Большинство мутаций вредно: они могут быть летальными и полублетальными, вызывающими бесплодие или снижающими жизненные функции. Иные из мутаций в тех условиях, в которых обитает данная популяция организмов, окажутся более или менее нейтральными. Наконец, небольшая часть мутаций в какой-то мере полезна для жизни организма, для существования вида.

Доминантные мутации начинают контролироваться отбором уже

И. И. Шмальгаузен (1884—1963).

в первом поколении. Само собой понятно, что уже в этом поколении устраняются отбором организмы — носители доминантных летальных генов и генов бесплодия.

Доминантные гены, частично снижающие жизнедеятельность или плодовитость, некоторое время будут сохраняться в популяции, но постепенно и они будут подвергнуты полной элиминации. Если доминантные гены имеют приспособительное значение, то сразу подхватываются отбором и частота их в популяции быстро возрастает.

Рецессивные мутации могут находиться в популяции в скрытом, гетерозиготном состоянии. Они начинают контролироваться отбором лишь после того, как достигнут в популяции определенной концентрации и



начнут переходить в гомозиготное состояние. Понятно, что чем больше популяция, тем процесс этот будет идти медленнее. Элиминация вредных рецессивных генов происходит значительно медленнее, чем доминантных, а полной элиминации путем отбора, возможно, и не достигается.

Нередко гетерозиготы оказываются более жизнеспособными, чем гомозиготы; в таких случаях отбором создается определенный уровень частоты особей каждого генотипа.

И. И. Шмальгаузен, изучая роль мутаций в эволюционном процессе, пришел к выводу, что практически любые мутации нарушают нормальную сбалансированность процессов и функций в организме. Поэтому они не могут сразу быть поддержанны отбором. Однако новые мутации, как правило, рецессивны. В гетерозиготном состоянии они не проявляются. Поэтому естественный отбор сначала идет не по формам, несущим мутантный признак, но по их гетерозиготам. В ходе сложных процессов, идущих на протяжении ряда поколений, достигается такая перестройка генотипов, что включение в него нового мутировавшего гена, даже в гомозиготном состоянии, не нарушает ни формообразовательных процессов, ни развития приспособительных признаков. Поэтому одной из важных функций естественного отбора является устранение неудачных комбинаций генов и сохранение таких генотипов, которые не нарушают приспособительного формообразования. Только после такой предварительной взаимной «подгонки» между старым генным комплексом и мутировавшими генами последние начинают играть роль в эволюционном процессе.

Генетические процессы в популяциях

В 1926 г. С. С. Четвериков статьей «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» положил начало изучению генетических процессов в популяциях. Изучая природные популяции, С. С. Четвериков показал насыщенность их мутантными генами в гетерозиготном состоянии.

Насыщенность популяции мутациями имеет для жизни вида очень большое значение. При изменении условий существования в популяции выявляется резерв большой наследственной изменчивости, из которой ряд признаков могут оказаться приспособительными и будут поддержаны отбором. Например, ДДТ-устойчивые расы насекомых могли появляться только потому, что отдельные особи из различных видов насекомых были не чувствительны к этому яду еще до того, как человек стал применять ДДТ для борьбы с вредителями. Эти особи стали родоначальниками новых рас. Ген, контролирующий устойчивость к ДДТ, существовал давно, но он не находился под контролем отбора. Условия изменились и он сыграл свою роль.

В ряде случаев в популяции одновременно могут находиться особи как с доминантным, так и с рецессивным признаком, т. е. такими, которые не находятся под контролем естественного отбора. Возникает вопрос: почему рецессивный ген не вытесняется доминантным? Почему, если ген карей окраски глаз доминирует над голубой, число голубоглазых людей, по-видимому, не уменьшается?

Этот вопрос чисто математически разрешили в 1908 г. независимо друг от друга математик Харди и врач Вайнберг (он получил название закона Харди — Вайнберга). Было показано, что в бесконечно большой популяции при условиях свободного скрещивания, отсутствия мутаций данного гена и отсутствия отбора по данному признаку соотношение генотипов доминантных гомозигот (АА), доминантных гетерозигот (Аа) и рецессивных гомозигот (аа) остается постоянным.

Действительно, если частоту гена А обозначить через p , а частоту гена а через q , то q будет равняться $1-p$. Естественно, что в F_2 и следующих поколениях частота генотипов АА, Аа и аа будет определяться по формуле бинома Ньютона:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2,$$

где p^2 — частота генотипа АА, $2pq$ — частота генотипа Аа, q^2 — частота генотипа аа.

Не трудно видеть, что величины p^2 , $2pq$ и q^2 остаются постоянными. Этим объясняется тот факт, что при наличии условий, указанных выше, особи с рецессивными признаками сохраняются наряду с особями, несущими доминантные признаки.

Но в тех случаях, когда популяции ограничены в своей численности, закон Харди — Вайнберга не действует, так как основан на статистических закономерностях, которые не играют роли в случае малых чисел.

Здесь начинают проявляться генетико-автоматические процессы (иначе называемые дрейфом генов), открытые С. Райтом, Р. Фишером и советскими генетиками Н. П. Дубининым и Д. Д. Ромашевым в 1931—1932 гг. Установлено, что в небольших популяциях гетерозиготные особи рано или поздно исчезают. Вся популяция становится гомозиготной. При этом скорее благодаря случаю, чем в силу отбора, одна популяция будет состоять из особей с доминантным генотипом (АА), а другая — с рецессивным (аа).

Генетико-автоматические процессы приводят к тому, что в изолированных популяциях (острова, озера и т. п.) уменьшается гетерозиготность и возрастает генетическая однородность. Иногда, когда в генофонде популяции присутствуют летальные гены, это может иметь роковые последствия — наступает вымирание всей популяции.

Роль полиплоидии и гибридизации в процессе эволюции

В главе VII говорилось о том, что видообразование у некоторых растений, по-видимому, шло путем кратного увеличения хромосомных наборов. Отмечено, что у растений полиплоидные формы часто более стойки к неблагоприятным условиям, чем диплоидные. Поэтому на севере и в горах многие виды растений — полиплоиды. Возможно, что эволюция некоторых простейших (радиолярий, инфузорий) также шла по пути полиплоидизации.

Формы, возникшие в результате умножения хромосом одной пары, получили название автоплоидных. Но известна и другая форма полиплоидии — аллоплоидия, при которой умножается число хромосом двух разных пар. Шведский генетик А. Мюнтцинг скрестил два вида пикульника, каждый из которых имеет по 16 хромосом, и получил синтетическую гибридную полиплоидную форму с 32 хромосомами. Она оказалась по своей морфологии идентична третьему виду пикульника, встречающемуся в природе, и также имеющему 32 хромосомы. Надо полагать, что этот вид произошел в результате естественной гибридизации.

Аллополиплоиды искусственно получены при гибридизации ряда видов растений и животных. Так, Г. Д. Карпеченко получил аллополиплоидный гибрид редьки и капусты. В данном случае каждый исходный вид имеет по 18 хромосом, а гибридный — 36, т. е. является аллотетраплоидом.

Примером нового вида гибридного происхождения является рябино-кизильник, произрастающий по опушкам хвойных лесов в Южной Якутии. От рябины это растение унаследовало вкус и окраску плодов, форму листьев и почек, от кизильника — строение плода, форму соцветия, характер опушения.

Описаны среди цветковых растений и рыб виды, совмещающие признаки двух близких, ныне существующих видов. Однако, возникновение новых видов путем гибридизации относится к числу очень редких явлений. Основной путь видообразований связан с накоплением незначительных генетических изменений в пределах популяций.

Панмиксия и изоляция

В пределах популяции происходит свободное скрещивание, получившее название панмиксии. В результате этого процесса каждая особь располагает большим числом генетических возможностей данной популяции. Гетерозиготность особей обеспечивает пластичность популяции, лучшую ее приспособленность к изменяющимся условиям среды. Поэтому для существования популяции панмиксия биологически выгодна.

Наоборот, выделение из популяции отдельных пар и изоляция приводят к обеднению генофонда, к снижению жизнеспособности, потере пластичности в приспособлениях к изменяющимся условиям среды.

В настоящее время установлена существенная роль изоляции в процессе видообразования. Каждый вид характеризуется своим специфическим генофондом. Как правило, между видами отсутствует гибридизация, а следовательно, не происходит обмена генами. В этом смысле каждый вид представляет собой генетически закрытую систему.

Подвиды, входящие в состав вида, легко между собой скрещиваются, обмениваются своими генами и, следовательно, являются генетически открытыми системами.

В потенции каждый подвид может стать новым видом, т. е. из генетически открытой системы перейти в генетически закрытую. В большинстве случаев, по-видимому, такому процессу способствует изоляция.

Различают основные формы изоляции: географическую, экологическую и генетическую. *Географическая* изоляция возникает в результате фрагментации ареала материнского вида. Она может быть следствием, во-первых, разграничения физическими барьерами (горными хребтами, водными пространствами и др.). Так возникли, например, эндемичные байкальские виды ресничных червей, ракообразных, рыб. Во-вторых, это может быть результатом расширения ареала какого-либо вида с последующим вымиранием его популяции на промежуточных территориях. Так возникли, например, европейский и дальневосточный виды ландыша.

Экологическая изоляция достигается тем, что две группы организмов, хотя и обитают в одной географической области, но расселяются в различных экологических условиях или сроки размножения их могут не совпадать. Озерная и прудовая лягушки, нередко обитающие в одних водоемах, размножаются при различной температуре воды: первая приступает к икрометанию тогда, когда у второй оно закончено. Этим обеспечивается невозможность скрещивания между ними.

Генетическая изоляция нередко обусловлена особенностями числа и формы хромосом, в силу чего у гибридов не может осуществляться мейоз (например, у мулов). Причинами изолирующего механизма становятся полиплоидия и хромосомные перестройки. В результате физиологическая несовместимость тканей матери и гибридного эмбриона могут возникнуть препятствия для гибридизации у млекопитающих.

В ряде случаев близкие виды лишены возможности скрещиваться из-за различия в строении половых органов.

ФОРМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Принято различать две основные формы естественного отбора: 1) движущий (дивергентный) и 2) стабилизирующий отбор.

Действие движущего отбора становится особенно заметным в тех случаях, когда условия среды изменяются. Отбор начинает создавать новую форму, а прежняя подвергается уничтожению, так как она уже недостаточно соответствует новым условиям существования. Движущий отбор

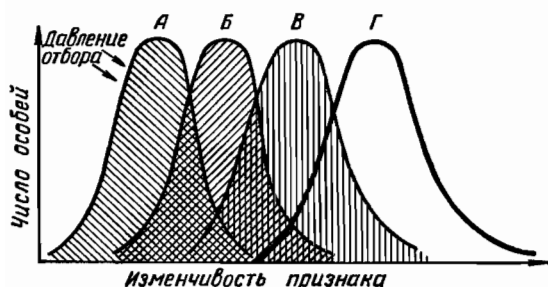


Рис. 106. Схема действия движущего отбора. Тонкими линиями показаны вариационные кривые изменчивости предковых популяций (А, Б, В). Жирная кривая показывает изменчивость ныне живущей популяций (Г).

центров фабричный дым губит лишайники и кора деревьев чернеет. На таком фоне прежняя окраска перестает быть покровительственной, а более темные варианты бабочек получают преимущество и постепенно вытесняют исходную «типичную» форму. В Англии насчитывается более 70 видов бабочек, у которых вблизи индустриальных городов типичной стала темная окраска.

Нередко условия внешней среды быстро и часто меняются. В таких случаях отбор ведет к расширению нормы реакции: один и тот же генотип кодирует ряд приспособительных фенотипов, наиболее отвечающих конкретным условиям существования. Иными словами, каждый организм дает индивидуальный приспособительный ответ на конкретные изменения условий среды. Примеры этой формы изменчивости встречаются на каждом шагу. Очень четко она видна у амфибиотических растений, которые приспособлены к обитанию на суше и в воде. У земноводной гречихи (*Polygonum amphibium*) в воде длинное корневище образует вертикальный стебель, в верхней части которого развиваются плавающие листья. Нижние листья, погруженные в воду, отмирают. Поверхность листьев, черенков и стеблей гладкая. Плавающие листья имеют длинный черенок с широкой пластинкой. Но после спада воды или если растение растет на суше, из корневища выходят стебли, имеющие листья по всей длине. Лист приобретает совсем иную форму: лишен черенка, превращается

может идти в двух направлениях: либо в сторону смены нормы реакции, либо ее расширения (рис. 106).

Движущий отбор, приводящий к смене нормы реакции, можно продемонстрировать на примере изменения светлой окраски ночных бабочек на темную в ряде стран Европы и Америки. Так, «типичная» окраска березовой пяденицы (пестрая, бело-черная) делает ее незаметной на коре деревьев, покрытых лишайниками. Но вблизи индустриальных

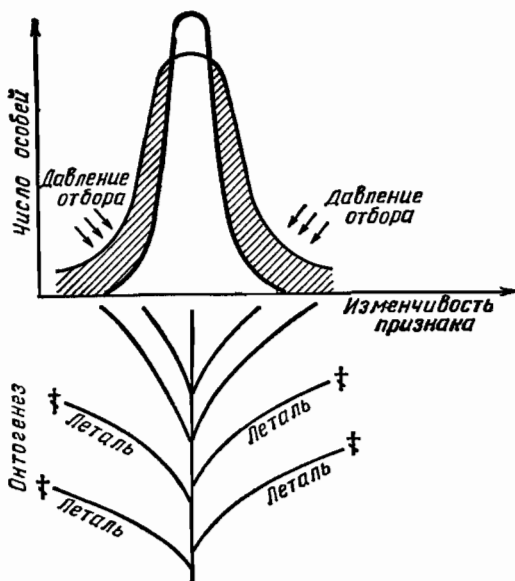


Рис. 107. Схема действия стабилизирующего отбора. Изменчивость предковой популяции (тонкая линия) была шире, чем современной популяции (жирная линия). Сужение диапазона изменчивости произошло за счет гибели крайних вариантов и выживания «среднячков».

почти в сидячий, пластинка его суживается, а поверхность стебля и листьев делается морщинистой. В листьях и стеблях отсутствуют воздушные камеры, хорошо развитые у водной формы.

Разумеется, широкая норма реакции — результат естественного отбора у тех видов, которые длительно существуют в колеблющихся, часто и нерегулярно меняющихся условиях внешней среды. Наоборот, у тех видов, которые обитают в условиях, длительно остающихся однотипными, широкой нормы реакции не вырабатывается. В таких случаях в силу вступает стабилизирующий отбор (рис. 107), на существование которого впервые обратил внимание академик И. И. Шмальгаузен.

Если движущий отбор ведет к смене нормы реакции, то стабилизирующий отбор направлен на закрепление той узкой нормы реакции, которая оказалась наиболее благоприятной при данных условиях существования. Под действием стабилизирующего отбора норма реакции сужается: благодаря этому целесообразные реакции становятся менее зависимыми от внешней среды. Стабилизирующий отбор направлен на сохранение средних вариантов и ведет к гибели в первую очередь крайних вариантов (наиболее крупных и наиболее мелких особей, самых темных и самых светлых и т. д.). В таких условиях мутации, уменьшающие норму реакции, оказываются полезными, сохраняются отбором и вытесняют прежний ген, кодировавший более широкую амплитуду изменчивости. Создается определенная типичная форма. Все возникающие отклонения от этой формы, делающие организмы менее приспособленными к конкретным условиям, в которых обитает вид (популяция), отмирают отбором.

ВОПРОС О НАСЛЕДОВАНИИ ПРИОБРЕТЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Одной из наиболее дискуссионных и трудных проблем, решаемых генетикой, является наследование благоприобретенных признаков. Имевшее распространение убеждение о наследовании приобретенных признаков впервые в науке четко сформулировал Ламарк, считавший, что эволюция базируется, во-первых, на адекватном изменении организмов под влиянием среды, и, во-вторых, на наследовании благоприобретенных изменений (см. главу XIII). Точку зрения Ламарка по этому вопросу разделял английский философ Г. Спенсер (1820—1903), заявивший: «Или существует наследование приобретенных свойств, или нет эволюции».

После появления работ Дарвина, показавшего, что «пригнанность» организмов к условиям среды возникает как следствие отбора, начался постепенный отход от ламарковских представлений. Однако и в XX веке последователи неоламаркизма (см. главу XV) продолжали утверждать, что приобретенные признаки наследуются.

Современная генетика отрицает наследование приобретенных признаков. Потомки получают от родителей не готовые признаки, а лишь наследственную информацию, обуславливающую возможность развития того или иного признака. Наследственная информация закодирована в определенной последовательности нуклеотидов, находящихся в хромосомах. Таким образом, в основе наследственных изменений лежат молекулярные перестройки в хромосомах. Трудно представить, чтобы они обязательно были соответственны (адекватны) условиям среды. Чаще изменения, возникающие под влиянием внешних факторов, происходят в самых различных направлениях. Но отбор сохраняет только то, что наиболее соответствует условиям среды. Поэтому в конце концов организмы становятся хорошо «пригнанными» к условиям существования. Там, где условия среды подвержены значительным колебаниям, проявляется широкая норма реакции, обеспечивающая формирование модификаций, адекватных условиям среды. Именно это нередко вводит в заблуждение сторонников наследования благоприобретенных признаков.

Учение о видообразовании Дарвин создал, опираясь на селекционную практику растениеводов и животноводов, в свою очередь его обобщения нашли широкое применение в практике.

Для разработки теоретических вопросов селекции большое значение имеют работы академика Н. И. Вавилова (1887—1943), считавшего, что эволюционное учение и генетика пронизывают всю науку о селекции. «Селекция,— писал он,— представляет собой эволюцию, направляемую волей человека». Открытый Н. И. Вавиловым закон гомологических рядов вооружил исследователей методом поиска организмов, обладающих ценными для селекции признаками.

Развивая далее учение Дарвина, Н. И. Вавилов создал учение о центрах происхождения культурных растений и установил основные очаги происхождения культурной флоры.

Новые своеобразные методы отдаленной гибридизации и селекции разработал И. В. Мичурин. Следует отметить, что всю свою деятельность он стремился направить на решение практических задач садоводства. Свои теоретические взгляды Мичурин изложил в труде «Принцип и метод работы». В самом начале своей деятельности на огромном материале по акклиматизации растений Мичурин убедился в несостоятельности ламарковских представлений об адекватной изменчивости растений под влиянием внешней среды. Мичурин создал свой принцип получения новых сортов. В этой работе он установил такую последовательность: посев, отбор, гибридизация и, наконец, наиболее ответственный этап — отбор гибридных семян. Селекционеры нередко сталкиваются с трудностью скрещивания растений при отдаленной гибридизации. Чтобы преодолеть это затруднение, Мичурин разработал способ вегетативного сближения между назначенными к скрещиванию растениями. Используя этот метод, Мичурин добился скрещивания яблони с грушей, яблони с рябиной и получил многие другие комбинации. Во многих случаях с целью сохранения качеств гибридов Мичурин не размножал их семенами, а пользовался вегетативным способом.

В успешной работе Мичурина по созданию новых гибридных растений важную роль сыграло разработанное им учение о принципах доминирования и подборе пар для скрещивания.

И. В. Мичурин первым установил, что доминирование зависит не только от индивидуальных свойств организма, но и от условий среды, в которой развивается организм.

Деятельность Мичурина увенчалась созданием многих прекрасных сортов плодовых и ягодных культур и оказала большое влияние на селекционную практику в нашей стране.

В СССР учение об основных методах селекционной работы в животноводстве разработано зоотехниками П. Н. Кулешовым, А. Е. Богдановым, М. Ф. Ивановым и Е. Ф. Лискуном.

Академик М. Ф. Иванов (1871—1935) создал ряд превосходных пород овец и свиней. Новым в принципе селекционной работы, проводившейся этим ученым, было то, что в основу отбора производителей клались не отдельные признаки, а совокупность скоррелированных между собой морфологических и физиологических особенностей. Отбор сопровождался тесным родственным разведением для получения однотипных животных.

Выведенная М. Ф. Ивановым порода — асканийский рамбулье — самая крупная порода меринских овец в мире, дающая наибольшее количество шерсти.

В последнее время микробиологи, применив дарвиновские принципы отбора, создали ценные штаммы микроорганизмов, успешно используемые в народном хозяйстве и медицине.

Дарвинизм и медицина

Медицина обязана дарвинизму открытием природы воспаления. «Уверенность в том, что животное царство составляет как бы одну семью, соединенную узами кровного родства,— уверенность, основанная на теории Дарвина, дала ключ к пониманию воспаления»,— писал И. И. Мечников, которому и принадлежит честь замечательного открытия фагоцитоза и объяснения происхождения природы иммунитета.

В 50-летний юбилей со дня выхода в свет «Происхождения видов» в докладе на тему «Дарвинизм и медицина» И. И. Мечников отметил, какими открытиями медицина обязана дарвинизму. И. И. Мечников показал, что при изучении сифилиса в поисках экспериментальных животных были испробованы многие, «не исключая лягушек и тритонов, но все напрасно»... «Тем временем, под влиянием теории Дарвина, созрело убеждение о преемственности животных видов и о происхождении человека от человекообразных обезьян. Было поэтому совершенно естественно обратиться к этим последним с целью воспроизвести у них болезни, свойственные человеку, по отношению к которым все другие животные обнаруживали невосприимчивость. В результате такого простого соображения сифилис был привит шимпанзе, орангутангу и гиббонам, причем он развился у них в форме, столь похожей на человеческий сифилис, что не могло оставаться более ни малейшего сомнения» Благодаря этому удалось найти эффективные методы лечения венерических болезней.

Еще И. И. Мечников указал, что открытие мутаций не только сыграло большую роль в более углубленном понимании эволюции организмов, но и имело большое значение в практической медицине. Мутантные штаммы ряда болезнетворных микроорганизмов теряют патогенные свойства и могут использоваться для предохранительных прививок.

Базирующееся на дарвинизме учение Е. Н. Павловского о природной очаговости трансмиссивных болезней, а также его учение о паразитоценозах (см. гл. XXIII) объяснило географическое распространение многих заразных болезней, причины возникновения эпидемических вспышек ряда заболеваний и дало обоснование для разработки профилактических мероприятий.

Применение дарвиновского метода в эпидемиологии позволило выявить эволюцию заразных болезней человека и их возбудителей. Значение происхождения и эволюции заразных болезней, предвидение путей их дальнейшего развития — необходимое условие для ликвидации болезней в будущем.

Глава XVII. МНОГООБРАЗИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА (ОСНОВЫ СИСТЕМАТИКИ)

ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ ОРГАНИЗМОВ

Земля населена огромным числом разнообразных организмов. С давних пор живые организмы, обитающие на Земле, по характеру их строения и жизнедеятельности принято делить на животных и растения. Совокупность всех животных, населяющих какую-либо территорию (а равно и всю планету), носит общее название фауны (лат. *fauna*), всех растений — флоры (лат. *flora*). В конце XIX века была открыта группа своеобразных организмов — вирусы. В настоящее время эту группу существ объединяют под названием «вира» (*Vira*). Животных, считая и вымерших, известно около полутора миллионов видов, растений — более полу-миллиона видов. Практические потребности ставили перед человеком задачу разобраться во всем многообразии органического мира. Давно делались попытки описать живые существа в каком-то порядке, в виде какой-то системы. Понятно, что в основу построения системы могут быть положены различные принципы в зависимости от целей создания данной классификации.

Наиболее старые классификации основывались на принципе пользы или вреда для человека тех или иных организмов. Так, в средневековых травниках растения разделялись на дающие съедобные плоды, волокно или древесину.

В известной мере практические классификации не утратили своего значения и в настоящее время. И теперь мы в ряде случаев выделяем группы растений: культурных и дикопрорастающих, съедобных и несъедобных, кормовых, лекарственных, ядовитых и т. д. Или говорим раздельно о вредителях садов, лесов, полей, огородов, о паразитах человека, домашних животных, рыб, растений и т. д.

Многообразные старые системы организмов, базировавшиеся на хозяйственных признаках или на каких-либо иных произвольно выбранных особенностях, были и с к у с с т в е н н ы м и. Понятно, что узкопрактических классификаций явно недостаточно для обозрения всего многообразия органического мира, поэтому классификация организмов призвана была решать и более общую задачу: распределение животных и растений по соподчиненным группам, отражающим существующие в природе реальные связи между организмами. Такую задачу может решить только естественная система.

Итак, искусственные системы могут создаваться по любому признаку. Естественная система строится лишь по одному определенному принципу — она отражает родственные филогенетические связи между организмами. Поэтому в отличие от искусственных систем, которых может быть множество, естественная система только одна.

Еще до Дарвина натуралисты стремились к созданию системы, в которой организмы, имеющие между собой наибольшее сходство, объединялись в наиболее близкие систематические категории. Такие системы, независимо от того, создавали ли это их авторы или нет, отражали родство между организмами, сложившееся в процессе эволюции. Однако подлинный смысл естественной системы был осознан лишь благодаря Дарвину. В основе современной классификации организмов лежит естественная система.

В настоящее время естественная система базируется на всестороннем сравнительном изучении строения и жизнедеятельности организмов. Используются данные биохимии, палеонтологии, эмбриологии, цитологии, генетики и других биологических наук, помогающих выяснению истинных родственных отношений.

Как следует из сказанного выше, в додарвиновский период все системы организмов были искусственными, но в ряде из них уже были предпосылки для создания естественной системы.

Аристотель первым сделал попытку описать животных в виде ряда соподчиненных групп.

В связи с уровнем развития науки античного времени Аристотель допустил ошибки и неточности, но его классификация животных была зачатком естественной системы. Благодаря большому авторитету Аристотеля его система просуществовала более 2000 лет и сыграла значительную роль в развитии науки.

Важной вехой в истории развития систематики были работы английского ученого Дж. Рея (1628—1705), который ввел в науку понятие о виде, как систематической единице.

Следующим важным этапом в развитии систематики явились работы известного шведского натуралиста Карла Линнея (1707—1787). Он разработал принципы систематики, которые прочно вошли в науку и существуют по настоящее время. Линней дал систематику растений в «*Species plantarum*»¹ и животных в «*Systema naturae*»² (1758). Он по праву считается отцом современной систематики.

Линней был сторонником идеи постоянства видов, истинных причин сходства между организмами он не знал и объединял в систематические категории организмы, исходя лишь из морфологических признаков. Его система поэтому оставалась искусственной. Однако Линней принимал во внимание столь многочисленные признаки и так тонко улавливал сходство и различия между организмами, что его система оказалась близкой к естественной.

Низшей систематической единицей является вид (*species*). Первое определение этого понятия дал в 1693 г. Дж. Рей, который считал, что к одному виду относятся организмы, похожие друг на друга так, как дети одних и тех же родителей. Линней добавил к этому определению, что особи одного вида могут между собой скрещиваться. В настоящее время в эти представления внесено много уточнений.

По современным представлениям особи, принадлежащие к одному виду, имеют общие, только им свойственные морфологические и физиологические особенности и отличаются по этим признакам от особей, относящихся к другим видам. Особи одного вида обитают в одинаковых (или сходных) условиях. Каждый вид имеет свою область (ареал) распространения, отличную от ареала других видов. Особи одного вида при скрещивании между собой дают плодовитое потомство.

По принципу, введенному Линнеем, с 1758 г. существует единая международная номенклатура, названная бинарной, или двойной, так как каждый вид имеет двойное название. Принцип этой номенклатуры, заключается в том, что близкие виды объединяются в более крупные систематические категории — роды (*genus*) и название каждого растения и животного обозначается двумя латинскими словами: родовым и видовым.

Так, человеческая аскарида называется *Ascaris lumbricoides*, свиная аскарида — *Ascaris suum*. Первое слово обозначает род, т. е. группу организмов, в которую объединяются наиболее родственные виды. В данном примере *Ascaris* название рода, а *lumbricoides*, *suum* — видовые на-

¹ Лат. «Виды растений».

² Лат. «Система природы».

звания. Обычно после двойного видового названия указывается полнотой или сокращенно фамилия автора, описавшего данный вид, и год описания. Поэтому название человеческой аскариды следует записать так: *Ascaris lumbricoides*, L., 1758, где L — сокращенная фамилия Линнея — Линнея, впервые описавшего данный вид в 1758 г. Название рода всегда пишется с большой буквы, вида — с маленькой. Если многократно употребляются названия организмов, относящихся к одному роду, то первый раз родовое название пишется полностью, а в следующих случаях сокращается, видовое же название всегда употребляется полностью. Например, допустимо записать, что возбудителями малярии являются *Plasmodium vivax*, *P. malariae*, *P. falciparum*.

Краткое сжатое описание совокупности признаков, характерных для того или иного вида, но отсутствующих у других видов, называется его диагнозом. Диагностические признаки видов сводятся в специальные определительные таблицы («ключи»). По определителям можно установить научное название любого экземпляра животного или растения, если они известны науке.

К определению видов животных и растений нередко приходится прибегать врачу. Например, чтобы назначить лечение необходимо знать видовую принадлежность паразита, вызвавшего заболевание, а при отравлении нужно точно установить, какое растение явилось его источником. Определение видового состава насекомых и клещей необходимо при эпидемиологической оценке местности, а также иногда при судебно-медицинской экспертизе. Гигиеническая оценка источников водоснабжения часто требует установления видового состава водной флоры и фауны и т. д.

Как сказано выше, по принципу, введенному Линнеем, виды объединяются в роды, роды — в семейства (*familia*), семейства — в отряды (*ordo*), отряды — в классы (*classis*), классы — в типы (*tipos*). Тип — высшая систематическая (или, как иначе говорят, таксономическая) категория.

Так, современный человек относится к типу хордовых (*Chordata*), подтипу позвоночных (*Vertebrata*), классу млекопитающих (*Mammalia*), отряду приматов (*Primates*), семейству гоминид (*Hominidae*), роду — *Homo* — человек, виду — *Homo sapiens*, что значит «человек разумный».

РАСТЕНИЯ И ЖИВОТНЫЕ

Все растительные и животные организмы имеют клеточное строение. Растения по ряду признаков отличаются от животных, хотя провести четкую грань между всеми растениями и всеми животными не удается.

Основное отличие между растениями и животными заключается в характере обмена веществ. Подавляющее большинство растений имеет аутоототрофный тип обмена. Почти все они обладают хлорофиллом и способны к фотосинтезу. Кроме того, к растениям относятся организмы, у которых хлорофилл утрачен или не появился в процессе их эволюции.

Для животных характерен гетеротрофный тип обмена. Клетки растений и животных в некоторых деталях своего строения отличаются друг от друга (см. главу III).

Существование биосферы, круговорот веществ в природе связаны с деятельностью как ауто-, так и гетеротрофов. Зеленые растения в процессе фотосинтеза выделяют в атмосферу кислород, необходимый для процессов жизнедеятельности всех аэробных организмов. Кроме того, зеленые растения для процесса фотосинтеза используют солнечную энергию, переводя ее в потенциальное химическое состояние. За счет органических веществ, синтезируемых зелеными растениями, существует весь органический мир. Минерализация органических соединений связана с деятельностью незеленых растений (бактерий, грибов).

В своей практической деятельности человек очень широко использует растения. Они источник продуктов питания человека и домашних животных. Из предметов растительного происхождения изготавливаются одежда, жилище, мебель, лекарственные препараты.

Развитие ботаники (от греч. *botane* — трава, растение) — науки о растениях — всегда теснейшим образом было связано с изучением растений как источника лекарственных средств. Медицинский интерес представляют также ядовитые растения, растения — продуценты антибиотиков и многочисленная группа низших растений (бактерий, грибов и некоторых других возбудителей заболеваний).

Животные также имеют большое значение в существовании биосферы, круговороте веществ в природе и экономике человека. Животные — источник основного белкового питания, незаменимых аминокислот. От животных человек получает сырье для изготовления одежды (кожа, шерсть) и многие другие продукты, в том числе и лечебные средства.

Развитие зоологии (от гр. *зоо* — животное. *logos* — наука) — науки о животных — также нередко диктуется интересами медицины. Медицинское значение имеют: 1) животные-паразиты — возбудители заболеваний; 2) переносчики возбудителей заболеваний (вирусов, бактерий, животных-паразитов); 3) животные, которые болеют теми же болезнями, что и человек и, следовательно, могут быть источником заболевания для человека или являются природными «хранителями» возбудителей болезней, к которым восприимчив человек; 4) ядовитые животные; 5) животные — продуценты лекарственных веществ.

Изучение основных особенностей эволюции животных необходимо также для понимания происхождения человека и особенностей строения человеческого тела.

ВИРУСЫ

Вирусы (*virus*), мельчайшие организмы, по своему строению резко отличаются от других форм живого тем, что не имеют клеточного строения (рис. 108). Благодаря своей величине они могут проходить через любые фильтры, в том числе каолиновые, имеющие наиболее мелкие поры, поэтому первоначально они были названы фильтрующимися вирусами. Существование вирусов было доказано русским ботаником Д. И. Ивановским в 1892 г., но увидеть их удалось лишь намного позже. Большинство вирусов имеет субмикроскопические размеры, поэтому для изучения их строения пользуются электронным микроскопом. Наиболее мелкие вирусы, например возбудитель ящура, немногим превышают размеры молекул яичного белка, но встречаются такие вирусы, как возбудитель оспы, которые видны в оптический микроскоп.

Все вирусы — внутриклеточные паразиты. Некоторые из них могут кристаллизоваться наподобие неживого вещества, но, проникая в клетки живых организмов, проявляют все признаки живого. Таким образом, в форме вирусов обнаружен как бы «переходный мост», связывающий в единое целое мир организмов с безжизненным органическим веществом. Вироспоры (т. е. вирусы, находящиеся вне клеток), представляют собой лишь одну из стадий существования вируса. Далее в жизненном цикле вирусов можно выделить следующие этапы: прикрепление вируса к клетке, внедрение в нее, латентную стадию, образование нового поколения вирусов, выход вироспор. В период латентной стадии вирус как бы исчезает. Его не удастся увидеть или выделить из клетки, но в этот период вся клетка синтезирует необходимые для вируса белки и нуклеиновые кислоты, в результате чего обеспечиваются условия для нового поколения вироспор.

Из сказанного следует, что признаки, характерные для активной жизнедеятельности (обмен веществ, размножение, реализация свойств на-

следственности), вирусы проявляют лишь в латентной стадии своего развития. В лаборатории удалось не только расщепить вирус на составные части: белок и нуклеиновую кислоту, но и восстановить активность вируса после искусственного соединения компонентов, из которых построены вирусы. Получены даже «искусственные гибриды» благодаря соединению белка из одного штамма и нуклеиновой кислоты из другого. «Гибриды» проявляют свойства штамма, давшего нуклеиновую кислоту.

Известны у вирусов и естественные «гибриды». Они возникают в тех случаях, когда в одной клетке одновременно размножаются различные вирусы. Интенсивное размножение вирусов обусловило широкое использование их для изучения общепроизводственных закономерностей наследственности.

Описаны сотни вирусов, вызывающих заболевания у растений, животных и человека. К числу вирусных заболеваний человека относятся бешенство, оспа, таежный энцефалит, грипп, паротит (свинка), инфекционная желтуха, корь, бородавки и др.

Группа вирусов, приспособившаяся к паразитированию в теле бактерий и вне этих клеток не проявляющая свойств жизни, получила название фагов. По своему строению фаги сложнее вирусов, паразитирующих в клетках растений и животных. Многие фаги имеют головастикообразную форму, состоят из головки и хвоста. У большинства фагов головка имеет длину около 60—80 мкм, а хвост 100—200 мкм. Внутреннее содержание фага состоит преимущественно из дезоксирибонуклеиновой кислоты, а белковый компонент сосредоточен в основном в так называемой оболочке.

Фаги, проникая в определенные виды бактерий, размножаются и вызывают растворение (лизис) бактериальной клетки. В связи с этим фаги используются с профилактической и лечебной целью, например против холеры, брюшного тифа и др.

Иногда проникновение фагов в клетку не сопровождается лизисом бактерии, а ДНК фага включается в наследственные структуры бактерии и передается ее потомкам. Это может продолжаться на протяжении многих поколений потомков бактериальной клетки, воспринявшей фага. Такие бактерии получили название лизогенных. Под влиянием внешних факторов, особенно благодаря лучистой энергии, фаг в лизогенных бактериях начинает себя проявлять и бактерии подвергаются лизису. Эта особенность лизогенных бактерий сделала их обязательными «пассажирами» космических кораблей, где они служат надежным индикатором проникновения космической радиации в кабину корабля. Используют лизогенные бактерии также для изучения явлений наследственности.

Происхождение вирусов неясно. Одни исследователи считают их первично примитивными организмами, стоящими у истоков жизни, что вряд ли верно. Другие полагают, что вирусы происходят от организмов, имевших более высокую организацию, но сильно упростившихся в своем строении в связи с паразитическим образом жизни, т. е. в их эволюции имела место общая дегенерация, приведшая к биологическому регрессу. Наконец, существует и третья точка зрения, что это сборная группа организмов, включающая как первично примитивных, так и упростившихся в своей организации существ.

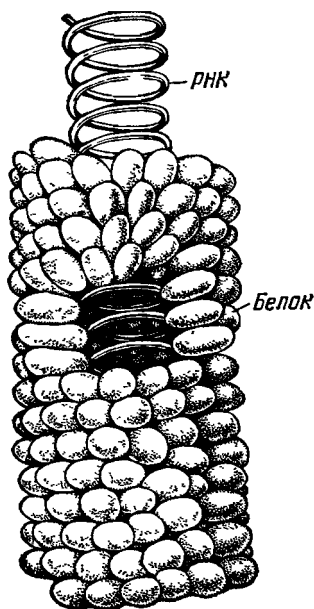


Рис. 108. Строение вируса мозаичной болезни табака (схема).

МИКОПЛАЗМА

Из организмов, имеющих клеточное строение, наиболее примитивна микоплазма (*Mycoplasmataceae*). Это — бактериоподобные существа, ведущие паразитический или сапрофитный образ жизни. По своим размерам микоплазма приближается к вирусам. Самые мелкие клетки микоплазмы крупнее вируса гриппа, но мельче вируса коровьей оспы. Так, если вирус гриппа имеет диаметр от 0,08 до 0,1 μ , а вирус коровьей оспы 0,22—0,26 μ , то диаметр «клеток» микоплазмы — возбудителя повального воспаления легких рогатого скота — колеблется от 0,1 до 0,2 μ .

В отличие от вирусов, осуществляющих процессы жизнедеятельности только после проникновения в клетки, микоплазма способна проявлять жизнедеятельность, свойственную организмам, имеющим клеточное строение. Эти бактериоподобные существа могут расти и размножаться на синтетической среде. Их «клетка» построена из сравнительно небольшого числа молекул, всего около 1200, но имеет полный набор макромолекул, характерных для любых клеток: белки, ДНК и РНК. «Клетка» микоплазмы содержит около 300 различных ферментов.

По некоторым признакам «клетки» микоплазмы стоят ближе к клеткам животных, чем растений. Они не имеют жесткой клеточной оболочки, «клетка» окружена гибкой мембраной; состав липидов близок к таковому клеток животных.

Возможно, что микоплазма по своей организации стоит наиболее близко к первично примитивным организмам.

Глава XVIII. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

ОСНОВНЫЕ ГРУППЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Все растения по характеру организации можно отнести к двум группам: низших, или слоевцовых, и высших, или листостебельных.

К слоевцовым (Thallobionta) относятся следующие типы растений:

Бактерии (Bacteriophyta)

Синезеленые водоросли (Cyanophyta)

Зеленые водоросли (Chlorophyta)

Диатомовые водоросли (Diatomeae)

Бурые водоросли (Phaeophyta)

Багрянки, или красные водоросли (Rhodophyta)

Грибы (Fungi)

Лишайники (Lichenes)

К листостебельным (Cormobionta) относятся следующие типы растений:

Мохообразные (Bryophyta)

Папоротникообразные (Pterophyta)

Голосеменные (Gymnospermae)

Покрытосеменные (Angiospermae)

Слоевищные (Thallobionta) не имеют расчленения на корень и стебель с листьями; тело их состоит из слоевища, или таллома.

Слоевище может быть одноклеточным и многоклеточным. У слоевцовых — типичных обитателей жидкой среды — не развились специальные всасывающие и проводящие ткани, так как из среды их обитания питательные вещества могут всасываться всей поверхностью. Вода — более плотная среда, чем воздух, поэтому у слоевцовых растений не развилась и опорная ткань.

Выход на сушу повлек глубокие изменения в строении растений. Развивается специальный аппарат для всасывания минеральных растворов. Как основной орган ассимиляции углекислого газа формируется лист. Развивается проводящая ткань, связывающая корневые волоски с листьями. Возникает необходимость опорной ткани. Как защитное приспособление от иссушающего действия воздуха развивается покровная ткань. Таким образом, приспособление к обитанию на суше повлекло у высших растений деление тела на три основных органа: корень, стебель, лист.

СЛОЕВЦОВЫЕ (THALLOBIONTA)

Тип бактерии (Bacteriophyta)

К этому типу относятся мельчайшие организмы, видимые в световой микроскоп. Величина бактерий обычно колеблется в пределах 0,5—10 μ , но иногда бактерии достигают значительно больших размеров, вплоть до 200 μ . Клетки бактерий принципиально имеют все те органоиды, которые свойственны клеткам более высоко организованных существ. С по-

мощью электронного микроскопа у некоторых видов бактерий обнаружили и сфотографировали дифференцированные ядра, но в отличие от клеток других организмов ядро бактериальной клетки не ограничено мембраной от цитоплазмы. В нем нет ядрышка, оно не претерпевает процесса митоза (см. гл. III). Таким образом, это лишь гомолог ядра, называемый обычно нуклеотидом.

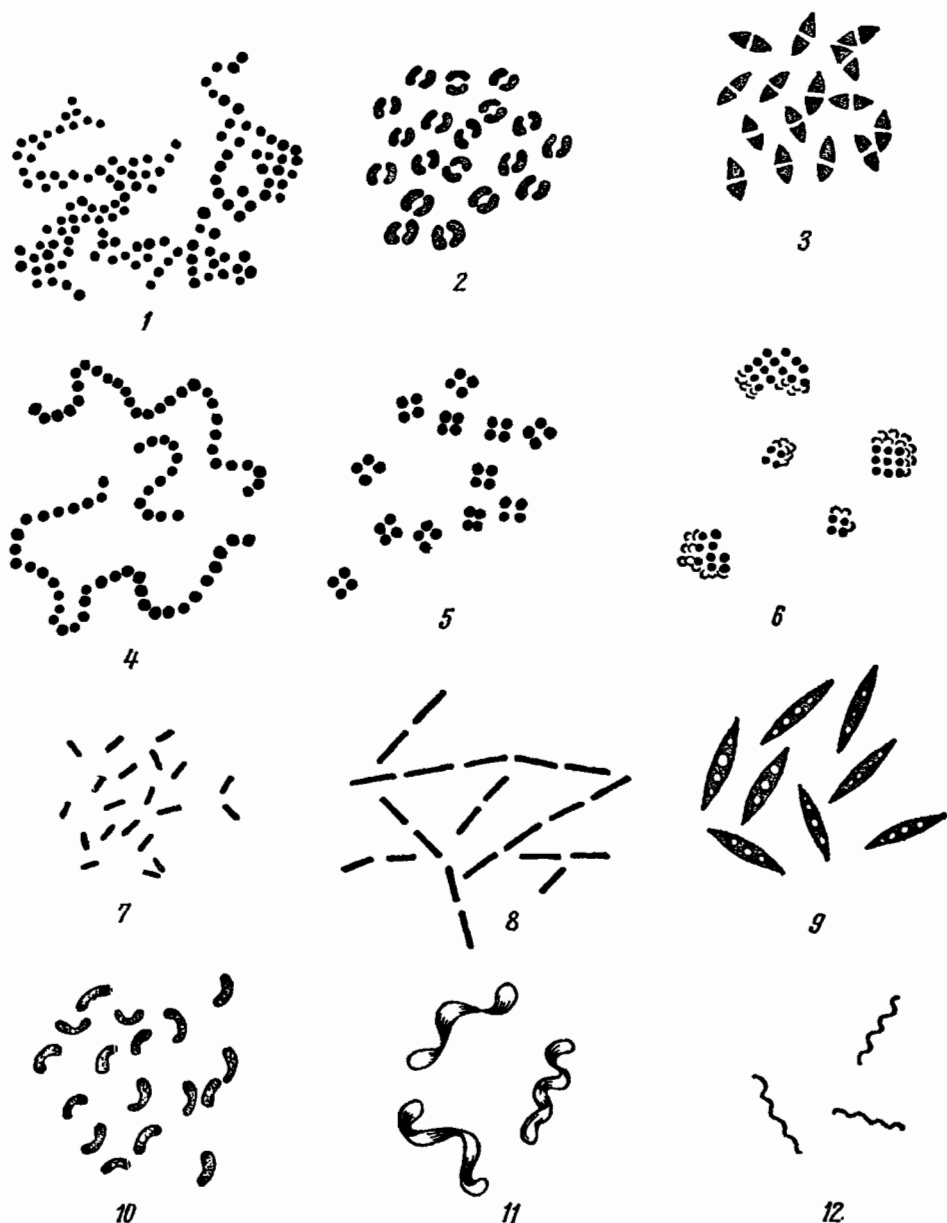


Рис. 109. Формы бактерий.

1 — стафилококки; 2, 3 — диплококки; 4 — стрептококки; 5 — тетрады; 6 — сарцины; 7—9 — различные виды палочек; 10 — вибрионы; 11, 12 — спириллы

Форма тела каждого вида бактерий постоянна. Она лежит в основе классификации бактерий (рис. 109). Бактерии, имеющие форму шариков, называют кокками, палочки — бациллами, запятой — вибрионами, спирально закрученных — спириллами. Некоторые бактерии имеют вид

двойных шариков (диплококки), цепочек (стрептококки, стрептоабациллы) и другие формы.

Кокки неподвижны, остальные бактерии могут передвигаться. Наличие жгутиков у подвижных бактерий сближает их с некоторыми водорослями.

Огромное большинство бактерий — гетеротрофные организмы. Некоторые из бактерий, обладающие пигментами, способны к фотосинтезу и являются аутотрофными организмами. Среди бактерий встречаются также хемосинтезирующие формы.

Размножение совершается путем деления одной особи на две; в благоприятных условиях оно происходит очень интенсивно: каждые 20—30 минут. В неблагоприятных условиях некоторые формы бактерий образуют споры. Они покрыты плотной оболочкой, благодаря которой споры бактерий могут выносить нагревание выше 100° и промораживание при температуре ниже —250°. Попадая в благоприятную среду, споры прорастают.

Большинство бактерий — аэробы, но встречаются среди них и анаэробные организмы.

Бактерии вызывают гниение и брожение, минерализуют органические вещества. Азотобактер, находящийся в почве, усваивает азот из воздуха и переводит его в состояние, пригодное для усвоения зелеными растениями. Бактерии молочнокислого брожения используются человеком для приготовления некоторых молочных продуктов, квашения капусты и засолки овощей, силосования кормов. Некоторые бактерии дают антибиотики: грамицидин, тиротрицин и др. Среди бактерий много возбудителей инфекционных болезней человека (туберкулез, холера, брюшной тиф и многие другие), домашних животных и культурных растений.

В кишечнике животных и человека обитает кишечная палочка *Escherichia coli*, являющаяся сапрофитом и не оказывающая болезнетворного влияния. Наличие ее в окружающей среде (в воде, продуктах питания) служит надежным показателем фекального загрязнения, и присутствие ее обязательно определяется при соответствующих санитарных обследованиях внешней среды.

Кишечная палочка широко используется как лабораторный объект, в частности с ее помощью установлены многие важные факты из области генетики.

Тип Синезеленые водоросли (Cyanophyta)

По своему строению синезеленые водоросли (Cyanophyta) близки к бактериям. У них, как и у бактерий, вместо типичного ядра имеется нуклеоид. Некоторые ботаники объединяют синезеленые водоросли и бактерии в один тип дробянок.

Свое название синезеленые водоросли получили благодаря специфической окраске, которая обусловлена наличием ряда пигментов: хлорофилла, фикоциана (голубого или синего) и красного. Морфологически обособленных пластид в клетках синезеленых водорослей нет; пигмент находится непосредственно в цитоплазме.

Размножение известно только бесполое и осуществляется путем простого деления. Многие водоросли для переживания неблагоприятных условий способны образовывать споры. Развиваясь в большом количестве, они могут вызвать так называемое цветение воды.

Синезеленые водоросли используются при санитарной оценке водоемов. Среди этих водорослей есть обитатели почв. Многие виды этих водорослей обитают в симбиозе с грибами, образуя лишайники (см. ниже). Перегнившие остатки некоторых синезеленых водорослей в соленых озерах образуют лечебные грязи.

Тип Зеленые водоросли (Chlorophyta)

У большинства зеленых водорослей клетки четко дифференцируются на ядро и цитоплазму. Встречаются одноклеточные и многоклеточные организмы. Окраска зависит от зеленого пигмента — хлорофилла, который всегда находится в специальных органоидах — пластидах (хлоропластах). Некоторые из зеленых водорослей снабжены жгутиками.

Размножение может совершаться бесполом путем — делением или образованием зооспор. Зооспоры развиваются в клетках материнского растения, снабжены жгутиками и после выхода в воду некоторое время плавают, а затем прикрепляются к субстрату, где из них формируется новый организм. У некоторых видов зеленых водорослей наблюдается половое размножение, у одних изогамия, у других — анизогамия (см. главу VI).

Многие зеленые водоросли входят в состав планктона и, так же как и синезеленые водоросли, могут обусловить «цветение» водоемов. Они имеют существенное значение в питании рыб и других обитателей вод. К зеленым водорослям относится одноклеточная водоросль хлорелла, которая в настоящее время интенсивно изучается во многих лабораториях мира. Отыскиваются способы быстрого размножения в искусственных водоемах больших масс водорослей с целью получения дешевого корма для сельскохозяйственных животных. Предполагается, что хлорелла может оказаться незаменимой при космических путешествиях: с ее помощью будет осуществляться регенерация воздуха в обитаемых спутниках Земли и космических кораблях.

Среди зеленых водорослей встречаются «неклеточные», «многоядерные» формы. Они достигают крупных размеров, иногда до 1 м, как, например, каулерпа, которая обладает сложным внешним расчленением, напоминающим высшие растения, но тело ее не разделено на клетки, а представляет собой один многоядерный протопласт.

У других видов обнаруживается явно выраженное клеточное строение и они относятся уже к примитивным многоклеточным организмам. При размножении их клетки делятся в поперечном направлении, сохраняя между собой связь, благодаря чему возникают длинные тонкие нити. Это так называемые нитчатые водоросли; из них образуется тина водоемов.

Таким образом, появление зеленых водорослей связано с ароморфозами: образованием типичного ядра, появлением пластид и полового размножения. От зеленых водорослей произошли примитивные наземные растения, предки мохообразных.

Тип Диатомовые водоросли (Diatomeae)

Диатомовые — одноклеточные или, реже, колоннальные водоросли, имеют четкую дифференцировку протоплазмы на ядро и цитоплазму. Клетка диатомовой водоросли заключена в двухстворчатую оболочку, пропитанную кремнеземом.

Выделяя особую слизь, диатомовые передвигаются в противоположном направлении, подобно ракете. Размножаются эти водоросли бесполом и половым путем. Диатомовые составляют важную часть планктона, имеют существенное значение в питании обитателей вод. Скелеты отмерших водорослей на дне водоемов образуют геологические напластования. Так образовалась легкая пористая горная порода — диатомит, используемый как теплоизоляционный материал и как поглотитель, адсорбент некоторых жидкостей (например, кислот), при очистке сиропов, фруктовых соков и пр.

В своем происхождении диатомовые связаны с зелеными водорослями.

Тип Бурые водоросли (Phaeophyta)

Бурые водоросли — это многоклеточные организмы. Окраска их зависит от хлорофилла и других пигментов: бурого и красного; запасные питательные материалы в их клетках накапливаются в виде различных сахаров. Эти водоросли используются в пищу многими водными животными. Из некоторых видов ламинарий добывают йод, калийные соли и студенистые агароподобные вещества, используемые в кондитерской и парфюмерной промышленности, а также в медицине. Один из видов ламинарий — морская капуста — употребляется в пищу, а также как лекарственное средство. Бурые водоросли используются на корм скоту и для удобрения.

Бурые водоросли имеют сложные жизненные циклы, связанные с чередованием гаплоидного и диплоидного поколений; половые клетки их снабжены жгутиками. Это свидетельствует о происхождении бурых водорослей от жгутиковых форм. Бурые водоросли — древнейшие обитатели океанов и морей.

По-видимому, от них произошли папоротникообразные растения.

Тип Красные водоросли или Багрянки (Rhodophyta)

Красные водоросли — многоклеточные организмы, состоящие из типичных клеток. Окраска их обусловлена, кроме хлорофилла, рядом других пигментов: каротином, ксантофиллом, пигментом красного цвета — фикоэритрином и синего цвета — фикоцианом. Запасные питательные вещества накапливаются в виде особого багряного крахмала. Размножение осуществляется как бесполым, так и половым путем.

Багрянки — обитатели морей и соленых озер. Некоторые из них являются сырьем для добывания агар-агара, другие используются в пищу и даже специально разводятся с этой целью в Японии.

Отсутствие жгутиконосных стадий в развитии красных водорослей затрудняет решение вопроса об их происхождении. Возможно, что происходят они от предков, общих с синезелеными водорослями, с которыми их сближают одинаковые пигменты.

Тип Грибы (Fungi)

Грибы — слоевцовые, бесхлорофильные, гетеротрофные растения, переселившиеся на сушу. Среди грибов, есть сапрофиты, питающиеся мертвыми органическими веществами, и паразиты. Тело грибов — мицелий, состоящий из массы переплетающихся нитей — гифов. Размножение осуществляется гифами, или чаще спорами, которые представляют собой клетки, покрытые плотной оболочкой: разносятся они по воздуху. Грибы делятся на высшие и низшие. У многих высших грибов мицелий образует плотные сплетения из гифов — плодовые тела. Собственно, их в обычной жизни мы и называем грибами. У таких грибов в плодовом теле можно различить ножку и шляпку. Споры развиваются на нижней стороне шляпки между радиально расположенными пластинками или в специальных углублениях (трубочках).

Среди высших грибов много съедобных и ядовитых. В нашей стране из дикорастущих грибов около 30 видов употребляется в пищу. Некоторые виды грибов (шампиньоны) специально культивируются. В нашей флоре ядовитыми свойствами обладает около 25 видов грибов, из которых наиболее опасно отравление бледной поганкой, содержащей яд фаллин, и мухоморами, содержащими яд мускарин.

Из низших — плесневых грибов большое значение в медицине имеют образующие в процессе своей жизнедеятельности антибиотики, например *Penicillium*, дающий пенициллин.

Широко используются человеком дрожжевые грибки, являющиеся одноклеточными организмами. В своем филогенетическом развитии они претерпели упрощение организации; происходят они от предков, обладающих типичным мицелием. Размножаются дрожжи как вегетативно, так и половым путем. Дрожжи в процессе своей жизнедеятельности расщепляют сахар на спирт и углекислоту (спиртовое брожение). Представителями дрожжевых грибов являются пивные, винные, кефирные дрожжи. Пивные дрожжи применяются в хлебопечении, пивоварении, виноделии благодаря богатству витаминами группы В; используются дрожжи и с лечебной целью.

В настоящее время разработаны способы использования хищных грибов в борьбе с нематодами — паразитами человека и домашних животных, благодаря чему удалось ликвидировать анкилостомидоз¹ на некоторых угольных шахтах Средней Азии.

Многие виды грибов паразитируют на растениях и животных. Спорынья паразитирует на ржи, образуя рожки (склероции) на месте разрушенных зерен. Спорынья очень ядовита и употребление в пищу хлеба из сильно загрязненного ею зерна может вызвать тяжелое, иногда смертельное заболевание, известное в народе под названием «злые корчи».

В небольших дозах спорынья употребляется в качестве лечебного средства.

Некоторые грибы паразитируют на человеке. К ним относится возбудитель парши и трихофитии (стригущего лишая).

Обитающие в свободной природе, чаще всего в почке, сапрофитные дрожжевые грибки *Blastomyces* и *Coccidioides* способны переходить к паразитизму и вызывать у человека тяжелые заболевания кожи и внутренних органов.

Дрожжевые грибки могут также стать возбудителями молочницы — болезни, поражающей преимущественно грудных детей.

Грибы произошли, по-видимому, от зеленых водорослей или от общих с ними предков, обладающих жгутиками.

Актиномицеты (Actinomyces)

Актиномицеты, или лучистые грибы, некоторыми ботаниками относятся к грибам, другие считают, что они гораздо ближе к бактериям. Типично для актиномицетов наличие мицелия, состоящего из ветвящихся нитей, значительно более тонких, чем мицелий грибов. Весь мицелий состоит из одной клетки. Строение ядра аналогично таковому бактерий. Актиномицеты широко распространены в природе: встречаются на растениях, в почве, воде, воздухе. Они обычно ведут сапрофитный образ жизни и как сапрофиты часто встречаются на слизистых оболочках рта и кишечника животных и человека. Но под влиянием разнообразных факторов внешней и внутренней среды актиномицеты могут переходить к паразитическому образу жизни, вызывая тяжелые заболевания, связанные с разрушением ткани на голове и шее, а также костей, суставов, нервной системы и др.

Тип Лишайники (Lichenes)

Большой биологический интерес представляют своеобразные сложные организмы — лишайники. Они образуются в результате сожительства (симбиоза) гриба и водоросли. Открыли и изучили сложную природу лишайников русские ученые А. С. Фаминцин и О. В. Баранецкий (1867).

¹ Анкилостомидоз — заболевание, вызываемое паразитическим круглым червем — анкилостомой (см. главу XIX).

В последнее время в лишайниках обнаружено постоянное присутствие еще третьего сочлена этого сожительства — азотобактера. Азотобактер фиксирует атмосферный азот, водоросль благодаря хлорофиллу синтезирует органические вещества, гифы гриба поглощают влагу и минеральные вещества. Благодаря симбиозу трех организмов лишайники могут обитать там, где никакая другая жизнь невозможна. Они весьма нетребовательны и могут существовать в очень суровых условиях; покрывают голые скалы и часто являются на них пионерами жизни и почвообразования.

Размножаются лишайники соредиями, состоящими из небольшого числа клеток водоросли и бактерий, сплетенных гифами гриба. Соредии в виде пыли выделяются лишайниками и разносятся ветром. В пригодных для обитания местах они прорастают.

Ареал распространения лишайников заходит далеко на север. Лишайник «олений мох» составляет основную зимнюю пищу северных оленей. Из «исландского мха» выпекают хлеб. Один из видов лишайников, обитающих в полупустынях — лишайниковая манна (леканора съедобная) также употребляется в пищу человеком. Из лишайников добывается лакмус и другие красящие вещества. Некоторые из лишайников используются в аптечном деле и парфюмерии.

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ (CORMOBIONTA)

Общая характеристика высших, или листостебельных, растений

Листостебельные — многоклеточные, в подавляющем большинстве наземные растения. В связи с переходом к наземному существованию, приспособлением к атмосферному дыханию и фотосинтезом у этих растений в результате ароморфозов появилась дифференцировка на стебель, листья и корень. Необходимый для фотосинтеза углекислый газ из воздуха поглощается преимущественно листьями. Газообмен в процессе дыхания может осуществляться всеми органами растения. Органом почвенного питания служит корень: с его помощью растение укрепляется в почве.

Перемещение веществ происходит по сосудам, проходящим в стебле. Существуют специальные органы размножения.

Листостебельные произошли от водорослей, вероятно, от бурых и зеленых. Этот процесс мог осуществляться в очень древнюю геологическую эпоху во временно пересыхавших водоемах.

Наиболее древними листостебельными растениями были псилофиты. Это небольшие растения, не выше полуметра, со стеблевидной наземной частью и корневищем, от которого отходили ризоиды. Корней у псилофитов еще не было. Иные из них еще очень напоминали водоросли, другие уже несли признаки, сближающие их с мохообразными и папоротникообразными растениями.

Благодаря дивергенции филогенетическое развитие листостебельных пошло в трех направлениях, вследствие этого современные листостебельные делятся на три типа: мохообразные, папоротникообразные и семенные.

Тип Мохообразные (Bryophyta)

Большинство мохообразных имеет стебель и листья. Корней еще нет. Волосовидные выросты — ризоиды — служат для укрепления растения в почве и получения из нее питательных веществ.

Печеночные мхи имеют слоевище без выраженной дифференцировки. Они представляют собой переходную группу организмов между слоевищными и листостебельными.

Характерной чертой мохообразных является чередование двух поколений: полового и бесполого (см. главу VI). На растениях полового поколения, называемого гаметофитом, развиваются половые клетки (гаметы). На бесполом поколении созревают споры, поэтому оно получило название спорофита. У мхов основное вегетирующее тело представлено гаметофитом; спорофит самостоятельно не существует, живет на гаметофите и питается за его счет.

Типичным представителем мохообразных может служить кукушкин лен (*Polytrichum commune*). Гаметофит его имеет стебель, листья, ризоиды. На стеблях мужских экземпляров образуются плоские удлинённые мешочки, сидящие на коротких ножках — антеридии. При созревании находящиеся внутри них клетки превращаются в подвижные сперматозоиды. На женских экземплярах растений развиваются бутылковидные архегонии. На каждом архегонии созревает одна яйцеклетка. Во время дождя или обильной росы из антеридиев выходят сперматозоиды и, передвигаясь в капельках воды, попадают на соседние женские растения, где после проникновения в архегоний, совершается оплодотворение. Из зиготы развивается спорофит, состоящий из коробочки — спорангия — и длинной ножки. Клетки спорофита имеют двойной (диплоидный) набор хромосом. В спорангии созревает большое количество спор. При образовании спор в ядрах клеток происходит мейоз. Споры высыпаются из коробочки на почву и прорастают. Из споры развивается протонема — нить с зелеными и бесцветными участками, напоминающая нитчатые водоросли. Бесцветные части протонемы проявляют положительный геотропизм; на ней образуются ризоиды, на зеленой части развиваются почки, вырастающие в побеги, гаметофита. Так как при спорообразовании происходит редукционное деление с уменьшением числа хромосом, то развивающаяся из спор протонема, а затем и гаметофит имеют клетки с гаплоидным набором хромосом. На гаметофитах снова образуются антеридии и архегонии и цикл размножения повторяется.

Наряду с лишайниками мхи являются почти единственными представителями флоры Крайнего Севера.

Мхи играют важную роль в природе и экономике человека. Торф, образующийся из мхов, широко используется в качестве топлива. Мох сфагнум (*Sphagnum*) в высушенном виде обладает большой гигроскопичностью, поэтому нередко используется как подстилочный материал.

Мхи произошли от водорослей, на что указывает ряд общих признаков: оплодотворение мхов совершается только при наличии воды; протонема по своему строению сходна с зелеными водорослями; корни отсутствуют, вместо них функционируют ризоиды.

Тип Папоротникообразные (*Pterophyta*)

Папоротникообразные (*Pterophyta*), также как и мохообразные, характеризуются чередованием двух поколений. Однако у папоротникообразных преобладающим поколением является спорофит (т. е. диплоидное поколение). Он представляет собой хорошо развитое растение, имеющее стебель, листья и настоящие корни. Гаметофит (гаплоидное поколение) у папоротникообразных напоминает по своему строению слоевищные растения. Он представлен небольшой пластинкой из клеток, расположенных в один слой, и прикреплен к почве небольшими ризоидами. Размеры гаметофита не превышают 1—2 см². Цикл развития папоротникообразных в общих чертах таков: из спор развивается гаметофит, носящий название заростка. На заростках образуются половые органы: антеридии и архегонии, в которых созревают половые клетки. Во влажную погоду совершается оплодотворение. Из зиготы развивается спорофит. На листьях этого растения образуются сорусы со спорангиями, в которых созре-

вают споры. В сухую погоду споры высыпаются и, прорастая, дают заростки.

У некоторых папоротникообразных формируется два сорта спор: у одних образуются заростки только мужского, у других — только женского пола. Это разноспоровые папоротники.

Ряд признаков папоротникообразных сближает этот тип с мохообразными; оплодотворение совершается лишь в воде, гаметофит существует как самостоятельное растение. В то же время ряд признаков сближает этот тип с семенными: спорофит имеет настоящие корни и сосудисто-волокнистые пучки; обнаруживается также некоторое сходство и в строении половых органов.

В результате дивергенции в филогенетическом развитии современных папоротникообразных сформировались следующие классы: папоротники, хвощи и плауны.

В настоящее время это все травянистые растения, обитающие во влажных местах. Лишь в тропиках произрастает несколько видов древовидных папоротников. Но во второй половине палеозойской эры папоротникообразные были широко распространены и имели многочисленные виды. Некоторые из них достигали гигантских размеров — 30 м в высоту и 2 м в диаметре. До нас дошли их остатки в виде залежей каменного угля.

Некоторые папоротникообразные находят применение в медицине. Из корневища папоротников получают препарат для изгнания паразитирующих у человека ленточных червей. Споры плауна применяются для обкатывания пилюль, а также в качестве присыпок.

Тип Голосеменные (Gymnospermae)

Голосеменные и покрытосеменные — два высших типа растений. Наиболее характерная особенность их — появление семян. Семя — сложное образование, представляющее собой уже готовый зародыш будущего растения, со всеми его основными органами: зародышевым корешком, зародышевым стебельком и зародышевыми листиками. В семени накапливается также питательный материал. Семя обычно снабжено наружной кожурой.

Дивергентное развитие в типе семенных привело к обособлению двух подтипов: голосеменных и покрытосеменных.

Типичные представители голосеменных — хвойные растения. Для голосеменных характерно чередование поколений. При этом имеет место дальнейшее уменьшение и упрощение гаметофита. То, что в повседневной жизни мы называем елью, сосной, туей, — это спорофиты. Органы размножения их имеют форму шишек. В женских шишках у основания плодолистников образуются семязпочки. В мужских шишках образуется пыльца. Пыльца, попавшая на семязпочку, прорастает, образует пыльцевую трубочку, которая внедряется в зародышевый мешок семязпочки. Пыльцевая трубочка — соответствует мужскому гаметофиту. Зародышевой мешок семязпочки содержит в себе эндосперм, состоящий из тонкостенных клеток. В него погружено несколько архегониев. Это и есть заросток, или женский гаметофит. Одно из ядер пыльцевой трубочки сливается с одной из яйцеклеток архегония, образуя зиготу, развивающуюся в семя. Семя — первый этап в развитии спорофитного поколения. У голосеменных растений семя не покрыто плодолистниками, оно как бы голо. Отсюда и название — голосеменные.

В ископаемом состоянии обнаружены семенные папоротники, совмещающие частично признаки папоротников, частично голосеменных. Это служит неоспоримым доказательством происхождения семенных растений от папоротникообразных.

Появление семян дало возможность зародышам растений длительно выживать в неблагоприятных условиях, а как следствие этого растения смогли не только существовать вблизи влажных побережий, но и проникнуть в глубь материков.

Тип Покрытосеменные (Angiospermae)

Покрытосеменные иначе называются цветковыми. Это самая молодая в эволюционном смысле группа растений. У них, как и в других группах растений, происходит чередование поколений. Здесь также спорофит представлен высокоразвитым организмом, а гаметофит упрощен еще больше, чем у голосеменных. То, что мы называем дубом, розой, кукурузой, пшеницей, — спорофиты названных растений. В мужской гаметофит покрытосеменных (пыльцу) входят две клетки, из которых одна образует пыльцевую трубочку, а ядро другой дает начало ядрам двух спермиев. Женский гаметофит состоит из семи клеток, находящихся в зародышевом мешке.

Характерная особенность покрытосеменных — двойное оплодотворение, описанное в главе VI.

Второй особенностью растений, относящихся к этому подтипу, является образование особого органа — пестика. Нижняя расширенная часть его называется завязью, внутри нее (т. е. под прикрытием пестика) развиваются семена. Отсюда и название — покрытосеменные.

Характерная черта покрытосеменных растений — возникновение цветка. Цветок — видоизмененный побег, его составные части — преобразованные листья. Наиболее распространены обоеполые цветы, реже встречаются раздельнополые.

В результате дивергенции, имевшей место в эволюции этого типа растений, обособилось два класса: однодольные и двудольные.

Покрытосеменным в настоящее время принадлежит господствующее положение среди растительности нашей планеты. Произошли покрытосеменные от каких-то голосеменных. Однодольные, по-видимому, берут начало от древнейших представителей двудольных.

Семенные растения имеют очень большое значение в природе. Велико их значение и в экономике. Многие из них используются для получения лекарственных средств. Некоторые из лекарственных растений произрастают в дикой природе, другие культивируются человеком.

Очень ядовитыми, широко распространенными растениями нашей флоры являются белена, дурман, безвременник, болиголов, вех, волчье лыко

Глава XIX. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ЭВОЛЮЦИИ БЕСХОРДОВЫХ ЖИВОТНЫХ И ОСНОВЫ МЕДИЦИНСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ

ОБЩИЙ ОБЗОР ТИПОВ ЖИВОТНЫХ

В нашем курсе рассматривается 11 типов животных, находящихся на различных уровнях организации:

- Простейшие (Protozoa)
- Губки (Spongia)
- Кишечнополостные (Coelenterata)
- Плоские черви (Plathelminthes)
- Круглые черви (Nemathelminthes)
- Кольчатые черви (Annelides)
- Членистоногие (Arthropoda)
- Иглокожие (Echinodermata)
- Погонофоры (Pogonophora)
- Хордовые (Chordata)

Еще Ламарк (1794) разделил всех животных на две группы — беспозвоночных и позвоночных, заменив этим предложенное Аристотелем деление на животных с кровью и бескровных. Подразделение, введенное Ламарком, сохранилось и в настоящее время, хотя по существу правильнее говорить: бесхордовые и хордовые животные.

Всех животных делят обычно на одноклеточных — Monocytozoa и многоклеточных — Metazoa. К Monocytozoa относится только один тип — Простейшие. Metazoa включает все остальные типы.

Всех многоклеточных подразделяют на Parazoa и Eumetazoa. К первым относят многоклеточных, не имеющих настоящих органов и тканей; таков тип губок. Все остальные типы многоклеточных животных относят к Eumetazoa, их называют также настоящими многоклеточными.

Настоящие многоклеточные по характеру симметрии тела в свою очередь делятся на две группы: радиально-симметричные и билатерально-симметричные (от лат. bi — двух, lateralis — боковой).

Через тело радиально-симметричных животных можно провести несколько, не менее двух, плоскостей симметрии. У животных, обладающих двубоковой (билатеральной) симметрией, можно провести лишь одну плоскость, рассекающую их тело на две зеркально отображающие друг друга части. Радиально-симметричные являются двухслойными животными, т. е. во время зародышевого развития у них образуются лишь два зародышевых листка — эктодерма и энтодерма. К радиально-симметричным относится тип кишечнополостных. Все остальные типы, составляющие раздел билатерально-симметричных, в зародышевом состоянии имеют три слоя — экто-, энто- и мезодерму.

В связи с особенностями образа жизни некоторые из билатерально-симметричных животных могут утрачивать двубокую симметрию. Так, она может быть искажена у некоторых моллюсков, имеющих закрученную раковину (например, у брюхоногих моллюсков), а животные, относящиеся к типу иглокожих, сохраняют двубокую симметрию лишь в личиночном состоянии. Взрослые формы иглокожих в связи с сидячим образом жизни приобрели радиальную симметрию (т. е. являются вторично-радиальными животными).

По характеру образования рта во время зародышевого развития билатерально-симметричных разделяют на первичноротых и вторичноротых. У первичноротых бластопор, возникший в ранней стадии развития, остается ртом на всю жизнь. У вторичноротых бластопор либо зарастает, либо становится анальным отверстием, окончательный же рот формируется на противоположном конце тела.

Первичноротовыми являются: плоские, круглые и кольчатые черви, членистоногие и моллюски, вторичноротыми — иглокожие, погонофоры и хордовые.

Отдельно следует упомянуть группу червей, прежде составлявшую тип червей (Vermes). В настоящее время термин «черви» потерял классификационное значение, тем не менее в обиходе сохранился и этим термином называют животных, относящихся к типам плоских, круглых и кольчатых червей. Среди червей многие виды ведут паразитический образ жизни. Паразитические черви получили собирательное название гельминтов, а наука о них названа гельминтологией.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ПАРАЗИТОЛОГИИ

Из почти 1 500 000 видов животных около 50 000 ведут паразитический образ жизни, в том числе около 500 видов являются паразитами человека. Подавляющее большинство паразитов человека обладает болезнетворными — патогенными свойствами. В связи с этим одним из разделов науки о паразитах — паразитологии — является медицинская паразитология.

Паразитизм — это форма сожительства организмов, относящихся к разным видам, при которой один организм (паразит) использует другой организм (хозяина) в качестве среды обитания и источника питания (Е. Н. Павловский).

Истинными паразитами являются только те организмы, для которых паразитический образ жизни — обязательная форма существования. От истинных паразитов следует отличать ложных. К ним относятся свободно живущие организмы, которые способны прожить некоторое время, попав случайно в другой организм. К их числу относятся, например, личинки мух, остающиеся живыми при прохождении через кишечник человека.

По времени, проводимом на теле хозяина, паразиты делятся на временных и постоянных. Первые связаны с хозяином лишь во время приема пищи. Паразитизм сравнительно слабо отразился на их организации, так как большую часть жизни они проводят в свободном состоянии. Это пиявки, слепни, комары, мухи-жигалки, блохи и др. Постоянные паразиты, как правило, не покидают хозяина. Для них хозяин не только источник пищи, но и постоянное место обитания. Таковы малярийные плазмодии, лямблии, аскариды, трихины, чесоточные зудни и многие другие. В этом случае с гибелью хозяина погибает и паразит.



Е. Н. Павловский (1884—1965).

По месту обитания паразитов можно разбить на четыре основные группы (рис. 110).

1) наружные, или эктопаразиты, обитающие на наружных покровах, например пиявки, кровососущие насекомые;

2) кожные паразиты, например чесоточный зудень;

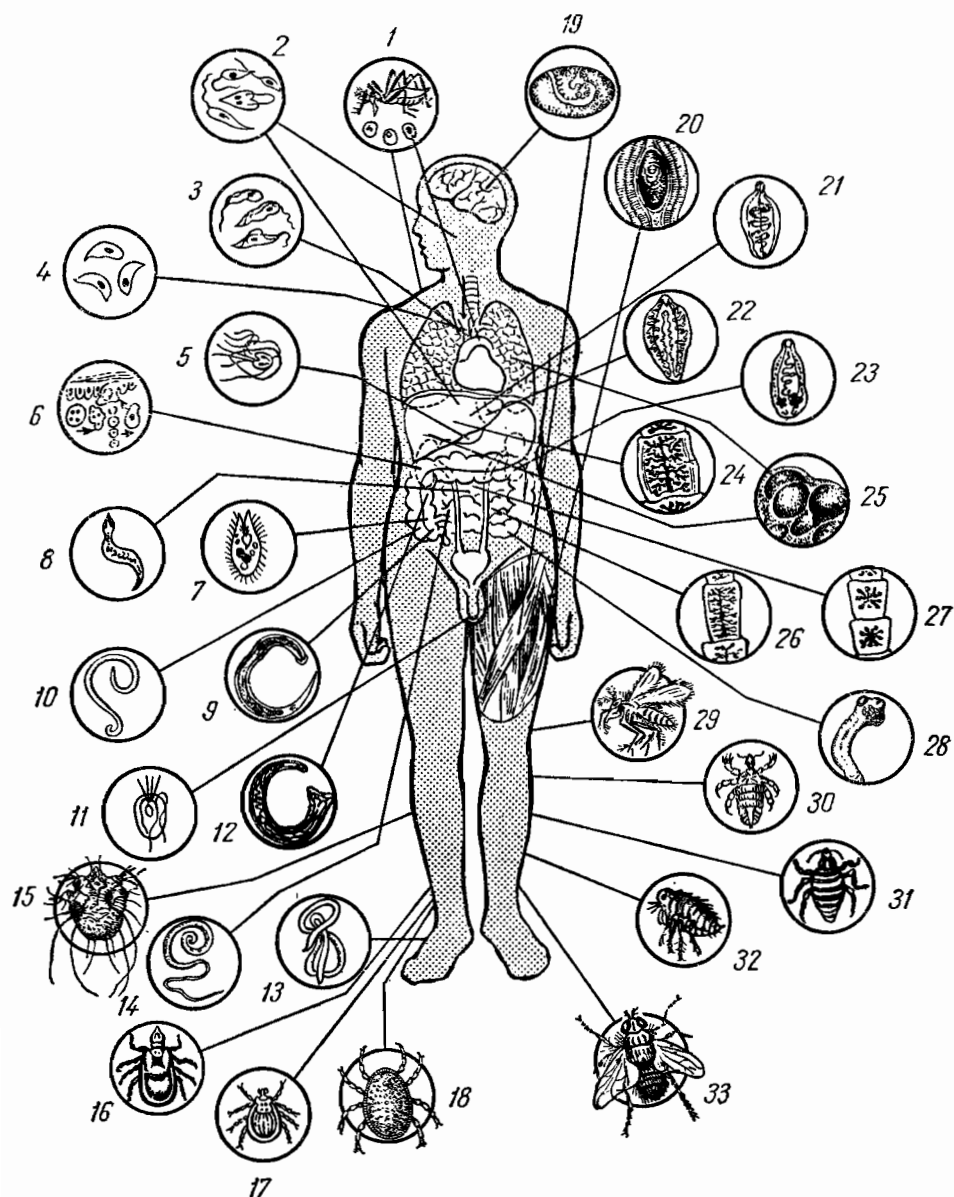


Рис. 110. Локализация паразитов в теле человека (оригинал).

1 — плазмиди малярии и комар-анофелес; 2 — лейшмания; 3 — трипаносома; 4 — токсоплазма; 5 — лямблия; 6 — амеба дизентерийная; 7 — балантидий; 8 — некатор; 9 — острица; 10 — аскарида; 11 — трихомонада; 12 — кривоголовка; 13 — ршита; 14 — власоглав; 15 — чесоточный зудень; 16 — клещ-иксодес; 17 — клещ-дермацентор; 18 — клещ-орнитодорус; 19 — финна вооруженного цепня; 20 — вооруженный цепень; 21 — ланцетовидный сосальщик; 22 — почечный сосальщик; 23 — кошачий сосальщик; 24 — эхинококк (пузырь); 25 — невооруженный цепень; 26 — лентец широкий; 27 — карликовый цепень; 28 — карликовый цепень; 29 — москит; 30 — вошь; 31 — клоп постельный; 32 — блоха; 33 — муха-жигалка.

3) полостные паразиты, обитающие в полостях тела, соприкасающихся с внешней средой; например, личинки вольфартовой мухи могут обитать в полости носа или наружного слухового прохода;

4) внутренние, или эндопаразиты: паразиты крови, кишечника и других органов, например малярийный плазмодий, аскарида, трихинелла.

Для многих паразитических форм характерны циклы развития, включающие личиночные стадии развития и половозрелые формы. Часть жизненного цикла с определенными стадиями паразит проходит в теле одних хозяев, другую часть — у новых хозяев. Организм, в теле которого паразит находится в половозрелой стадии и размножается половым путем, получил название окончательного, или *дефинитивного* хозяина (от лат. *definitivus* — окончательный). Организм, в теле которого паразит проходит личиночные стадии или размножается бесполом путем, называется *промежуточным* хозяином. В жизненном цикле некоторых паразитов личиночные стадии последовательно переходят от одного хозяина к другому. В таком случае первого из них называют первым промежуточным, а второго — вторым промежуточным, или *дополнительным* хозяином.

У некоторых паразитов могут существовать, кроме того, *резервуарные* хозяева. Они не являются обязательными в жизненном цикле паразитов, но, попав в организм такого хозяина, паразит не погибает, хотя и не получает дальнейшего развития.

Число таких паразитов в теле резервуарного хозяина может увеличиваться. При съедании резервуарного хозяина окончательным хозяином паразит завершает развитие. Резервуарный паразитизм облегчает паразиту проникновение в организм окончательного хозяина.

В кишечнике человека может паразитировать *ленточный* червь — лентец широкий. Человек для него — окончательный хозяин. Первым промежуточным хозяином является рачок-циклоп, вторым промежуточным — многие виды рыб. Окончательный хозяин заражается, поедая рыбу. Но рыбу может съесть другая рыба, например щука. Личинки лентеца широкого — *плероцеркоиды* — при этом не погибают, а переселяются в мышцы щуки. Здесь *плероцеркоиды* могут накапливаться. Окончательный хозяин заражается при поедании сырого мяса щуки. Следовательно, для лентеца широкого щука может быть как *дополнительным*, так и *резервуарным* хозяином.

Способы проникновения паразита в организм хозяина зависят от биологических особенностей паразита. К. И. Скрябин и Р. С. Шульц (1931) разделили всех гельминтов на две группы: *геогельминтов* и *биогельминтов*. Передача *геогельминтов* происходит без промежуточных хозяев. Для развития их яиц наиболее естественной средой служит почва, что и дало основание назвать их *геогельминтами*. Биогельминты для передачи от одного окончательного хозяина другому нуждаются в промежуточных хозяевах. В. А. Догель (1951) по тому же принципу разделил на две группы паразитических простейших.

Передача паразитов в ряде случаев осуществляется через почву, воду, воздух, предметы обихода (труда и быта) или при непосредственном со-



К. И. Скрябин (1879).

прикосновении зараженного человека или животного со здоровым человеком. Иногда в механическом переносе возбудителя принимают участие живые организмы. Например, мухи и тараканы могут переносить на поверхности тела и в кишечнике болезнетворные бактерии, цисты простейших и яйца гельминтов. Но участие этих переносчиков не является обязательным, значительно чаще заражение осуществляется без них. Такие необязательные и неспецифические переносчики получили название факультативных.

Передача биогельминтов и других паразитов, имеющих промежуточных хозяев, как правило, происходит благодаря пищевым связям. В одних случаях они обусловлены тем, что окончательный хозяин поедает промежуточного, а в других — передача кровопаразитов связана с питанием специфических переносчиков из типов членистоногих на теплокровных животных (трансмиссивный путь передачи). Обычно в теле таких переносчиков паразит претерпевает определенные стадии развития или размножается (например, малярийный плазмодий) в теле комара. Специфические обязательные переносчики получили название облигатных.

Итак, в распространении некоторых паразитов принимают участие переносчики. Например, возбудителя малярии — малярийного плазмодия — передает человеку малярийный комар *Anopheles*. Такой путь передачи возбудителей болезни получил название трансмиссивного (от лат. *transmissio* — передача), а болезни, передающиеся этим путем, называются трансмиссивными.

Е. Н. Павловский выделил в особую группу болезни, характеризующиеся природной очаговостью. Природноочаговыми называются болезни, которые связаны с определенным комплексом природных условий и могут существовать в природе независимо от человека. Существование очагов таких болезней обусловлено наличием трех групп организмов: 1) организмов — возбудителей болезней; 2) организмов, являющихся хозяевами возбудителя (естественный резервуар возбудителя болезни); 3) организмов — переносчиков возбудителя болезни, если данное заболевание распространяется трансмиссивным путем.

Многие из паразитарных болезней являются природноочаговыми. При разработке мероприятий по борьбе с природноочаговыми болезнями, необходимо учитывать биологические особенности возбудителя, переносчика и животных, служащих резервуаром заразного начала.

В. Н. Беклемишев углубил учение об очагах трансмиссивных болезней диких животных, поражающих человека. Он показал, что очаги этих болезней могут перекочевывать из дикой природы в населенные пункты и формироваться здесь в тех случаях, когда переносчик находит благоприятные условия существования вблизи человеческого жилья. К числу таких болезней относятся те, которые передаются москитами (например, лейшманиозы).

подавляющее большинство природноочаговых болезней передается трансмиссивным путем, но существуют природноочаговые болезни и с другими путями передачи (описторхоз, дифиллоботриоз, трихинеллез).

Природноочаговые болезни, распространяемые облигатно-трансмиссивным путем, могут встречаться только внутри ареалов их переносчиков или там, где обитают соответствующие промежуточные хозяева.

Распространение природноочаговых болезней ограничено и другими, прежде всего климатическими условиями.

Особенности трансмиссивных и природноочаговых болезней необходимо учитывать при постановке диагноза и разработке профилактических мероприятий.

Характерная черта паразитов — их патогенность (от греч. *pathos* — страдание, *genos* — рождение), т. е. способность вызывать заболевание. Название болезней, вызываемых паразитами, образуется из корня родового названия паразита, к которому прибавляется суффикс

os, иногда es или as. Отсюда заболевание, вызванное одноклеточным паразитом, лейшманией, называется лейшманиозом, вызываемое дизентерийной амёбой — амёбиазом, червем печеночным сосальщиком, или фасциолой, — фасциолезом и т. д.

Заболевания, вызываемые вирусами и возбудителями растительной природы, например спирохетами, бактериями, риккетсиями, называются **инфекционными**.

Болезни, связанные с возбудителями животной природы — простейшими, гельминтами, членистоногими, получили название **инвазионных**.

Стадии развития паразита, в которых он способен проникнуть в тело хозяина и после этого продолжает свое развитие, носят общее название **инвазионных**. Так, малярийный плазмодий в организме человека претерпевает ряд стадий, но только стадия гаметоцита, попав в тело комара, будет продолжать дальнейшее развитие. Следовательно, для комара инвазионной стадией является гаметоцит. В теле комара плазмодий также проходит ряд стадий развития, но из них только стадия спорозонта является инвазионной для человека.

Для предупреждения заражения паразитарными болезнями проводят **профилактические** (от греч. *prophylaktikos* — предохранительный) мероприятия. Различают личные и общественные профилактические мероприятия. К числу личных относятся те мероприятия, которые должен выполнять каждый. Общественные профилактические мероприятия проводятся в больших коллективах, в масштабах населенного пункта, определенного административного или географического района, или даже всей страны. В их организации и контроле за их выполнением большая роль принадлежит медицинским работникам. Морфология, биологические особенности, географическое распространение паразитов человека, равно как и вызываемые ими заболевания (паразитозы), меры профилактики, лечения и пути ликвидации паразитов человека составляют предмет изучения медицинской паразитологии.

ТИП ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)

К типу простейших относится примерно 20 000—25 000 видов. Простейшие широко распространены на нашей планете и обитают в самых различных средах — в морях и океанах, пресных водах, а некоторые виды — в почве. Многие простейшие приспособились к обитанию в теле других организмов — растений, животных, человека.

В связи с большим распространением и практическим значением простейших выделилась специальная наука о них — протозоология и как ее раздел — медицинская протозоология.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

К типу простейших относятся организмы, тело которых состоит из цитоплазмы и одного или нескольких ядер. Это дает основание говорить, что простейшие сохраняют черты клеточного уровня организации. Протоплазма в теле простейших образует одну клетку, поэтому их называют одноклеточными (*Моноcytozoa*). В этом отношении их противопоставляют всем другим типам животных, включающим многоклеточные организмы (*Метазоа*).

Однако нужно отметить, что при морфологическом сходстве клеток простейших с клетками многоклеточных они существенно отличаются друг от друга. Клетка простейшего — самостоятельная особь, выполняющая все функции целостного организма, в то время как клетки многоклеточного животного составляют только части целого, полностью от него зависящие и выполняющие специализированные функции.

Подавляющее большинство простейших имеет микроскопические размеры, колеблющиеся в пределах от 3 до 150 μ . Лишь наиболее крупные представители этого типа — раковинные корненожки, обитающие в поллярных морях у берегов СССР, и ископаемые нуммулиты достигают в диаметре 2—3 см.

Части тела простейшего, выполняющие различные функции, называют органеллами, или органоидами. Кроме того, клетка простейших имеет те же органоиды общего значения, что и клетки тела многоклеточных: рибосомы, комплекс Гольджи, митохондрии и др.

Органоидами движения у различных представителей типа могут быть ложноножки (псевдоподии), жгутики, реснички. Органоиды пищеварения состоят из пищеварительных вакуолей. В теле некоторых простейших имеются сократительные (пульсирующие) вакуоли, играющие роль органоидов осморегуляции, выделения и дыхания. Многие простейшие имеют наружный скелет в виде раковины.

В протоплазме простейших можно отличить два слоя—эктоплазму и эндоплазму. Эктоплазма расположена снаружи; она однородна (гомогенна) и более плотна, чем внутренний слой, т. е. эндоплазма. Поверхность эктоплазмы наиболее уплотнена. Из нее образуется периферическая пленка — пелликула, являющаяся частью живой протоплазмы. На поверхности пелликулы иногда образуется кутикула, имеющая вид раковинки, а иногда и другой структуры, например из склеенных органических веществ песчинок. Кутикула не обладает свойствами живой протоплазмы.

Характерной чертой большинства простейших является прохождение сложных циклов развития. Многие простейшие в неблагоприятных условиях образуют цисты, т. е. покрываются плотными оболочками, защищающими клетку от высыхания, неблагоприятной температуры, воздействия вредных веществ. В инцистированном состоянии простейшие легко расселяются, вследствие чего многие виды простейших широко распространены на земном шаре. Заражение рядом протозойных заболеваний, т. е. таких, возбудители которых относятся к типу простейших, происходит через цисты, которые могут попасть в организм человека с загрязненной пищей и водой. Экцистирование, т. е. выход из оболочек, покрывающих цисты, происходит при попадании цист в благоприятные условия.

Явления раздражимости у простейших проявляются в виде таксисов (см. главу V). Заглатывание пищи нередко происходит путем фагоцитоза. Иногда органические вещества всасываются осмотически, у некоторых из простейших имеется хлорофилл и они способны в известной мере к аутотрофному типу питания, путем фотосинтеза.

Систематика простейших базируется в основном на строении органоидов движения и особенностях размножения. Вследствие дивергенции в типе простейших обособились четыре класса: жгутиковые (Flagellata), саркодовые (Sarcodina), споровики (Sporozoa) и инфузории (Infusoria).

КЛАСС ЖГУТИКОВЫЕ (FLAGELLATA)

Известно примерно 6000—8000 видов жгутиковых. Они обитают в морских и пресных водах. Многие ведут паразитический образ жизни.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА НА ПРИМЕРЕ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ

Для всех жгутиковых характерно наличие одного, двух, а иногда и большего числа жгутиков, служащих для передвижения. Расположены жгутики преимущественно на переднем конце животного. Жгутик—волосовидный вырост цитоплазмы. Под электронным микроскопом видно, что жгутик состоит из тончайших нитей, переплетенных между собой. При-

крепляется жгутик к базальному зерну, находящемуся в эктоплазме. Если жгутиков несколько, один из них может быть направлен назад. Иногда между ним и пелликулой образуется волнообразная цитоплазматическая перепонка, получившая название ундулирующей мембраны.

Жгутиковые—гетеротрофы. Некоторые виды жгутиковых способны также к аутотрофному питанию и являются миксотрофами.

Размножение обычно бесполое, путем продольного деления. Встречается и половой процесс — копуляция, при которой две особи сливаются, образуя зиготу.

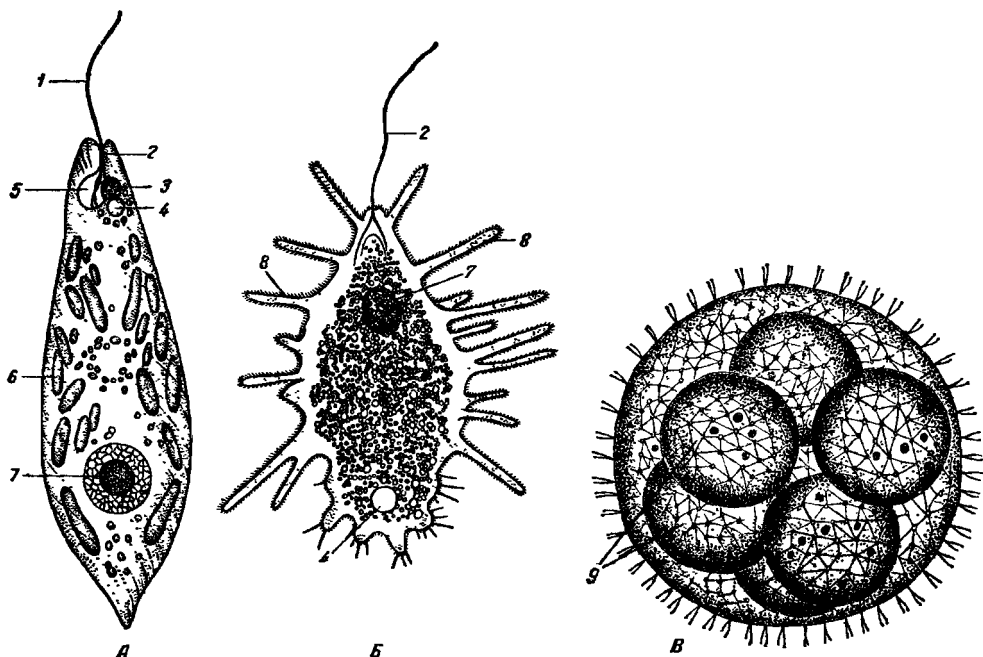


Рис. 111. Свободноживущие жгутиковые.

А — эвглена; Б — мастигамеба; В — вольвокс. 1, 2 — жгутик; 3 — стигма (светочувствительное пятнышко); 4 — выделительная (сократительная) вакуоль; 5 — резервуар сократительной вакуоли; 6 — хлоропласты; 7 — ядро; 8 — псевдоподии; 9 — дочерние колонии вольвокса.

Эвглена зеленая (*Euglena viridis*, рис. 111, А). Это типичный представитель свободноживущих жгутиковых, населяющий загрязненные пруды и лужи.

Передвижение. Совершается с помощью жгутика, расположенного на переднем конце тела. Животное с направленным вперед жгутиком совершает вращательные движения, в результате чего эвглена как бы ввинчивается в окружающую среду.

Питание. Вследствие присутствия хлорофилла эвглена, подобно зеленому растению, способна к фотосинтезу. Однако, несмотря на это, эвглена нуждается для нормального существования в аминокислотах. При утере хлорофилла, что происходит в темноте, эвглена осмотически питается только органическими веществами.

Для многих свободноживущих жгутиковых характерно заглатывание комочков пищи (голозойный тип питания). Движение жгутика вызывает водоворот и мелкие частицы устремляются к основанию жгутика, где расположен клеточный рот (цитостом), за которым следует глотка. На внутреннем конце ее образуются пищеварительные вакуоли, где происходит переваривание пищи. Переваренная пища из вакуоли всасывается в цитоплазму. Непереваренные остатки удаляются следующим образом: вакуоль, в которой закончилось пищеварение, передвигается к клеточной,

мембране и через образующееся в ней отверстие выделяется содержимое вакуоли.

Реакции на внешнее раздражение. Происходят в виде таксисов (хемо-, термо-, гальванотаксисов и др.), но, кроме того, имеется специальный органоид светоощущения — *стигма*.

Стигма расположена на переднем конце тела, окрашена в красный цвет и служит фоторецептором; эвглени проявляют положительный фототропизм.

Осморегуляция. Осуществляется специальным органоидом — пульсирующей, или сократительной, вакуолью, расположенной на переднем конце тела. Пульсирующая вакуоль представляет собой пузырек, периодически нарастающий в объеме. Достигнув определенного размера, он через резервуар изливает наружу накопленную жидкость и спустя некоторое время снова начинает нарастать. Жидкость поступает в пульсирующую вакуоль и по приводящим каналам.

Ядерный аппарат. В заднем конце тела эвглени расположено крупное ядро.

Размножение. Происходит бесполым путем в результате продольного деления тела (см. рис. 31). Сначала надвое разделяется жгутик, а затем и все животное. Деление в продольном направлении представляет собой одну из характерных черт класса жгутиковых. В неблагоприятных условиях происходит инцистирование. При этом жгутик втягивается, эвглена округляется и выделяет плотную оболочку. Инцистированные эвглени могут делиться один или несколько раз, оставаясь внутри оболочек.

Другие виды. Разные виды эвглен характерны для водоемов с различной степенью органического загрязнения, поэтому они наряду с водорослями могут служить критерием при санитарной оценке источников водоснабжения.

Такой представитель жгутиковых, как мастигамеба (рис. 111, Б), имеет не только жгутик, но и псевдоподии. Это говорит о родственных связях жгутиковых с другим классом простейших — саркодовыми.

Из этого класса филогенетический интерес представляют воротничковые жгутиковые. У них основание жгутика окружено плазматическим воротничком — черта сходства с энтодермальными воротничковыми клетками губок — хоаноцитами. Отсюда предположение, что губки происходят от колониальных форм воротничковых жгутиковых.

Среди жгутиковых особый интерес представляют колониальные формы. На примере колониальных жгутиковых — пандорины, эудорины и вольвокса — можно наблюдать последовательные этапы исторического развития полового процесса (см. главу VI).

Колония вольвокс (*Volvox*, рис. 111, В) — это полый шар, наполненный жидкостью. Стенку его образует несколько тысяч особей, каждая из которых имеет жгутик, ядро, зеленый пигмент (хроматофоры) и сократительную вакуоль. Отдельные особи колоний (гаметы) служат для полового размножения. Некоторые из них образуют более крупные женские половые клетки, а другие — после многократного деления превращаются в мелкие мужские половые клетки. После попарного слияния гамет из зиготы формируется колония.

Колониальные жгутиковые по своему строению близки к предкам многоклеточных животных, поэтому изучение их важно для выяснения филогении животного мира.

ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ЖГУТИКОВЫЕ

Медицинский интерес представляют жгутиковые, паразитирующие в теле человека и животных.

Трипаносома (*Trypanosoma gambiense*, рис. 112, А) — возбудитель трипанозомоза — африканской сонной болезни.

Локализация. В теле человека и других позвоночных обитает в плазме крови, лимфе, лимфатических узлах, спинномозговой жидкости, тканях спинного и головного мозга.

Географическое распространение. Встречается в экваториальной Африке.

Морфофизиологические особенности. Размеры от 13 до 39 μ . Тело изогнутое, сплющенное в одной плоскости, суженное на обоих концах, снабженное одним жгутиком и ундулирующей мембраной. Питается осмотически.

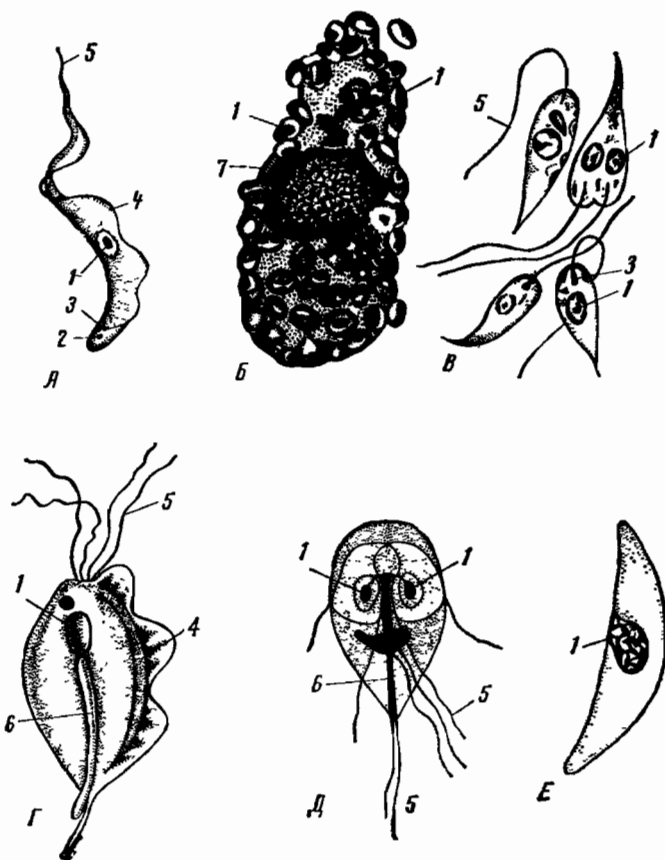


Рис. 112. Паразитические жгутиковые.

А — трипаносома; Б — лейшмании в эндотелиальной клетке человека; В — лейшмании из культуры вне организма хозяина (жгутиковая стадия); Г — трихомонада; Д — лямблия (видны 2 ядра и 8 жгутиков); Е — токсоплазма.
1 — ядро; 2 — блефаропласт; 3 — базальное зерно жгутика; 4 — ундулирующая мембрана (волнообразная перепонка); 5 — свободный конец жгутика; 6 — аксо-стиль; 7 — ядро клетки, в которой паразитируют лейшмании.

Размножение. Происходит бесполым путем, продольным делением.

Жизненный цикл. Трипаносомоз, вызываемый *Trypanosoma gambiense*, — типичное трансмиссивное заболевание с природной очаговостью. Возбудитель трипаносомоза — *Trypanosoma gambiense* — развивается со сменой хозяев. Первая часть жизненного цикла трипаномы проходит в пищеварительном тракте мухи цеце (*Glossina palpalis*), за пределами ареала которой трипаносомоз (африканская сонная болезнь) не встречается; вторая часть — у нового хозяина, которым является человек и некоторые млекопитающие (крупный и мелкий рогатый скот, свиньи, собаки, а также дикие животные).

При всасывании мухой крови больного человека трипаномы попадают в ее желудок. Здесь они размножаются и претерпевают ряд ста-

дий. Полный цикл развития совершается в течение срока около 20 дней. Мухи, в теле которых имеются трипаномы инвазионной стадии, при укусах могут заразить человека.

Патогенное значение и диагностика. У больного трипаномозом наблюдается мышечная слабость, истощение, умственная депрессия, сонливость. Болезненное состояние длится 7—10 лет и при отсутствии лечения заканчивается смертью. Для лабораторной диагностики исследуют кровь, пунктаты лимфатических узлов и спинномозговой жидкости.

Профилактика. Личная профилактика сводится к приему лекарственных препаратов, которые могут предохранить от заражения, при укусе мухой цеце. Общественная профилактика заключается в уничтожении переносчика. С этой целью места выплода мух — кустарники вблизи жилища и по берегам водоемов — обрабатывают препаратом ДДТ или вырубают.

Лейшмании. Возбудители лейшманиозов. Лейшманиозы — трансмиссивные заболевания с природной очаговостью. Лейшмании открыты русским врачом П. Ф. Боровским в 1898 г.

В Советском Союзе известны два вида лейшманий: *Leishmania tropica* и *Leishmania donovani*.

Leishmania tropica — возбудитель кожного лейшманиоза, носящего название болезни Боровского, или пендинской язвы (рис. 112, Б).

Локализация. В клетках кожи.

Географическое распространение. Кожный лейшманиоз распространен в ряде стран Европы, Азии и Америки, имеющих субтропический климат. В Советском Союзе кожный лейшманиоз встречается в Закавказье и Средней Азии, особенно в ряде районов Туркмении.

Морфологические особенности и жизненный цикл. Лейшмании очень малы, размеры их 2—4 м, иногда до 8 м. Это внутриклеточные паразиты. В жизненном цикле они проходят две стадии: безжгутиковую, овальной формы (в организме человека и других позвоночных) и жгутиковую (в организме насекомых-переносчиков). Жгутиковые формы образуются также в искусственных культурах. Переносчиком возбудителя являются мелкие насекомые — москиты (*Phlebotomus*). Естественным резервуаром лейшмании служат грызуны (песчанки, суслики, хомяки и др.).

Патогенное значение и диагностика. При кожном лейшманиозе образуются округлые, долго не заживающие изъязвления на открытых частях тела, преимущественно на лице; после заживления остаются рубцы. Перенесенное однажды заболевание дает иммунитет на всю жизнь. Для лабораторной диагностики берут отделяемое из язвы и готовят мазки, которые микроскопируют.

Профилактика. Личная профилактика заключается в индивидуальной защите от укусов москитов. Можно проводить прививки кожного лейшманиоза штаммами лейшманий, взятых от животных. При этом лейшмании вносят в кожу на каких-либо закрытых одеждой частях тела, что в дальнейшем предохраняет от появления обезображивающих язв и рубцов на лице и других открытых частях тела. В качестве общественной профилактики проводят борьбу с москитами и грызунами: затравляют их норы хлорпикрином, распахивают участки земли, заселенные песчанками, и т. п.

Leishmania donovani — возбудитель висцерального лейшманиоза (кала-азар).

Локализация. Этот вид лейшманий локализуется в клетках внутренних органов.

Географическое распространение. Висцеральный лейшманиоз наиболее распространен в Индии, но встречается также в других странах Азии и Европы. В Америке заболевание, сходное с кала-азаром, вызывается другим видом лейшманий. В Советском Союзе висцеральный лейшманиоз встречается в Средней Азии и Закавказье.

Морфологические особенности и жизненный цикл. Эта лейшмания морфологически не отличима от предыдущей. Жизненный цикл такой же. Переносчики — москиты. Естественным резервуаром являются больные лейшманиозом люди и собаки.

Патогенное значение и диагностика. Наиболее часто болеют дети до 12 лет. Заболевание сопровождается непериодическим повышением температуры, увеличением селезенки и печени, уменьшением содержания эритроцитов в крови. С диагностической целью делают пункцию селезенки, лимфатических узлов или грудины и микроскопируют ткань, полученную при пункции.

Профилактика. Личная — индивидуальная защита от укусов москитов, общественная — уничтожение москитов, грызунов, бродячих и больных лейшманиозом собак.

Трихомонады (рис. 112, Г) — возбудители заболеваний, носящих общее название трихомонадозов.

Кишечная трихомонада (*Trichomonas hominis*) — возбудитель кишечного трихомонадоза.

Локализация. Кишечная трихомонада живет в толстой кишке.

Географическое распространение. Распространена повсеместно.

Морфологические особенности. Кишечная трихомонада — маленький биченосец величиной 5—15 μ , овальной формы, с одним пузыревидным ядром, 3—4 жгутиками и ундулирующей мембраной. Тело пронизано опорным стержнем, заканчивающимся заостренным шипом на заднем конце тела. Питается бактериями, заглатываемыми клеточным ртом, а также осмотически — жидкими веществами. Размножается продольным делением. Образование цист не установлено.

Патогенное значение и диагностика. Заражение происходит через пищу и воду, загрязненные фекалиями, содержащими трихомонады. Патогенное значение не установлено, так как кишечная трихомонада встречается в кишечнике здоровых людей и больных кишечными заболеваниями. Лабораторный диагноз ставится в случае нахождения вегетативных форм в фекалиях.

Профилактика. Личная — соблюдение правил личной гигиены, общественная — наблюдение за источниками водоснабжения и канализацией, борьба с мухами.

Урогенитальная трихомонада (*Trichomonas vaginalis*), — возбудитель урогенитального трихомонадоза.

Локализация. Мочеполовые пути мужчин и женщин.

Географическое распространение. Повсеместное.

Морфологические особенности. Имеет значительно большие размеры, чем кишечная трихомонада, — 7—30 μ . Форма тела чаще всего грушевидная, оно имеет четыре жгутика, ундулирующую мембрану и опорный стержень, заканчивающийся шипом.

Патогенное значение и диагностика. Эта трихомонада вызывает воспалительные процессы в половых путях. Заражение происходит чаще всего половым путем, а также через загрязненную воду и белье; фактором передачи бывают нестерильный гинекологический инструментарий и перчатки врача. Диагноз ставится в случае нахождения вегетативных форм в выделениях и соскобах со слизистых оболочек половых органов.

Профилактика. Личная — не пользоваться бельем и полотенцами, которые загрязнены больными трихомонадозом, общественная — распространение гигиенических знаний, хорошая стерилизация гинекологического инструментария.

Лямблия (*Lambliia intestinalis*, рис. 112, Д). Возбудитель заболевания, называемого лямблиозом. Этот жгутиконосец открыт профессором Харьковского университета Д. Ф. Лямблем в 1859 г.

Локализация. Лямблии обитают в тонких кишках, главным образом в двенадцатиперстной кишке, проникают в желчные ходы и печень.

Географическое распространение. Повсеместное.

Морфологические особенности. Размеры — от 10 до 18 μ . Тело грушевидной формы, разделенное продольно на правую и левую половины. Все органоиды и ядра парные. Между ядрами лежат две опорные нити. Посреди тела парабазальные ядра полулунной формы. Со стороны, получившей название вентральной, расположен присасывательный диск, которым паразит прикрепляется к слизистой оболочке хозяина. Имеет четыре пары жгутиков. Питание осмотическое. Лямблии способны к образованию цист, которые с фекалиями выносятся наружу и рассеиваются во внешней среде.

Патогенное значение и диагностика. Заражение происходит при заглатывании цист, попавших на продукты или в питьевую воду. Лямблии могут встречаться у вполне здоровых людей, но нередко они вызывают воспалительные процессы в органах, в которых локализуются. Диагноз ставится в случае нахождения вегетативных форм и цист в фекалиях, а также в содержимом двенадцатиперстной кишки, получаемом при специальном дуоденальном зондировании.

Профилактика. Личная — соблюдение правил личной гигиены, общественная — санитарно-просветительная работа, надзор за источниками водоснабжения, обследование работников общественного питания (пищевых предприятий, гастрономических магазинов). Так как частыми переносчиками цист являются мухи, то имеет значение и борьба с мухами.

Токсоплазма (*Toxoplasma gondii*, 112, E). Возбудитель токсоплазмоза. Систематическое положение токсоплазмы неясно, но большинство исследователей ранее относили ее к жгутиковым.

Локализация. Токсоплазмы встречаются в головном мозге, печени, селезенке, лимфатических узлах, мышцах и других органах человека, всех видов млекопитающих и многих видов птиц.

Географическое распространение. Повсеместное.

Морфологические особенности. Размеры токсоплазмы $4-7 \times 2-4 \mu$. Она имеет форму полумесяца или дольки апельсина. Один конец паразита заострен, другой — закруглен, в центре находится одно ядро. Каких-либо органоидов движения у токсоплазм не обнаружено, только под электронным микроскопом можно видеть в цитоплазме тонкие нити, отходящие от заостренного конца тела. Движения у токсоплазм скользящего типа. Размножение путем продольного деления сближает токсоплазмы со жгутиковыми, утратившими свой жгутик в процессе приспособления к внутриклеточному паразитизму (как тканевые формы лейшманий). Токсоплазмы являются внутриклеточными паразитами. Чаще всего они размножаются в цитоплазме клеток соединительной ткани. Скопления множества паразитов в вакуоли цитоплазмы клетки называются псевдоцистами токсоплазм. При хроническом токсоплазмозе, помимо псевдоцист, образуются настоящие цисты. Это крупные (размером $40-100 \mu$) скопления токсоплазм, покрытые толстой оболочкой и состоящие из нескольких сот паразитов.

Зараженные токсоплазмозом животные могут выделять паразитов с мочой, слюной, мочой, испражнениями, молоком.

У экспериментально зараженных кур токсоплазмы проникают в яйца.

Патогенное значение и диагностика. Человек может заражаться токсоплазмозом от животных при снятии шкуры, разделке туши, алиментарным (с пищей) или воздушно-капельным путем.

У взрослых людей проникновение в организм токсоплазм очень редко ведет к острому заболеванию, с повышением температуры, сыпью, увеличением лимфатических узлов. В огромном большинстве случаев наблюдается бессимптомное паразитонительство или же заболевание протекает хронически без характерных симптомов. По некоторым данным, среди населения встречается от 10 до 30% таких, клинически здоровых

посителей токсоплазм. В некоторых случаях может наступить обострение хронического токсоплазмоза с воспалительными процессами и поражением нервной ткани, глаз, сердечной мышцы и т. д.

Особенно опасно хроническое носительство у женщин во время беременности, так как токсоплазмы могут проникать из организма матери через плаценту в организм плода. При заражении плода в ранние сроки беременности наступает его гибель; наблюдаются также и самопроизвольные аборт. В других случаях могут рождаться мертвые или нежизнеспособные дети с различными уродствами (гидроцефалия, микроцефалия, см. главу VIII). При позднем внутриутробном заражении дети рождаются с острым врожденным токсоплазмозом, характеризующимся высокой температурой, отеками, сыпью. Иногда результатом врожденного токсоплазмоза бывает отставание в умственном развитии вплоть до идиотизма.

Разнообразие проявлений токсоплазмоза требует подтверждения диагноза лабораторными методами: выделение паразитов из крови или других тканей путем заражения белых мышей, а также серологические реакции.

Профилактика. Выявление и лечение носителей, предупреждение заражения от животных.

КЛАСС САРКОДОВЫЕ (SARCODINA)

Известно около 10 000 видов саркодовых. Свыше 80% современных саркодовых — обитатели моря, некоторые виды обитают в пресных водах и почве. Ряд видов перешел к паразитическому образу жизни.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА НА ПРИМЕРЕ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ

Основная характерная черта саркодовых — способность образовывать псевдоподии, или ложноножки. Поэтому они имеют непостоянную форму тела. Псевдоподии служат для движения и захватывания пищи.

Пресновидная амeba (*Amoeba proteus*, рис. 113). Типичный представитель класса. Легко может быть обнаружена на поверхности ила из луж и прудов. Цитоплазма амeбы разделена на два слоя — эктоплазму и эндоплазму.

Передвижение. Осуществляется с помощью псевдоподий, образуемых эктоплазмой, вследствие перехода ее из состояния геля в золь. Если амeba перемещается в одном направлении, то постепенно в сторону образовавшейся псевдоподии перетекает вся цитоплазма.

Питание. При перемещении амeba наталкивается на водоросли или частицы органических веществ, которые могут служить пищей, обтекает их и заглатывает. Переваривание пищи происходит в пищеварительных вакуолях. Способ питания и переваривания пищи амeб используется для изучения явлений фагоцитоза.

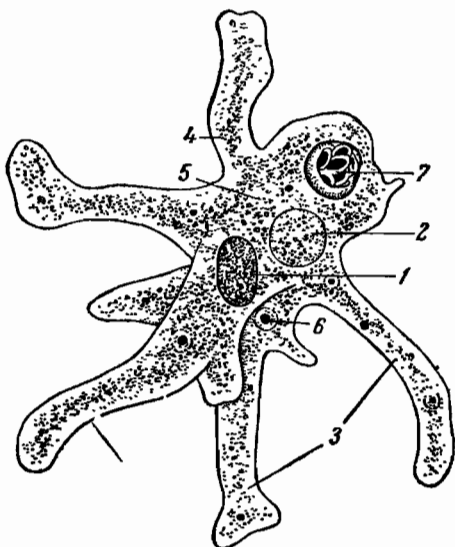


Рис. 113. Амeba (*Amoeba proteus*).

1 — ядро; 2 — выделительная (сократительная) вакуоль; 3 — псевдоподии; 4 — эктоплазма; 5 — эндоплазма; 6 — пищеварительная вакуоль; 7 — пищеварительная вакуоль с заглоченным пищевым комком.

Реакции на внешнее раздражение. Проявляются в форме таксисов.

Осморегуляция. Осуществляется пульсирующими вакуолями, имеющимися у пресноводных форм.

Ядерный аппарат представлен одним ядром, расположенным, как правило, посреди тела.

Размножение. Амебы размножаются бесполым путем, делением.

В неблагоприятных условиях амебы инцистируются.

Другие представители класса. Многие виды саркодовых обитают в морских и пресных водах. Некоторые саркодовые на поверхности тела имеют скелет в виде раковинки (раковинные корненожки, фораминиферы). Раковинки таких саркодовых пронизаны порами, из которых выпячиваются псевдоподии. У раковинных корненожек наблюдается размножение множественным делением — сгизогонией. Для морских корненожек (фораминифер) характерно чередование бесполого и полового поколений.

Обладающие скелетом саркодовые относятся к числу древнейших обитателей Земли. Из их скелетов образовались мел и известняки. Для каждого геологического периода характерны свои фораминиферы, поэтому они часто используются для определения возраста геологических пластов. Скелеты определенных видов раковинных корненожек сопутствуют отложению нефти, что используется при геологоразведочных изысканиях.

ПАЗАРИТИЧЕСКИЕ САРКОДОВЫЕ

Несколько видов амеб приспособилось к обитанию в кишечнике человека.

Дизентерийная амеба (*Entamoeba histolytica*) — возбудитель амебной дизентерии (амебиаза). Открыл его петербургский ученый Ф. А. Леш в 1875 г.

Локализация. Кишечник человека.

Географическое распространение. Повсеместно, но чаще в странах с жарким климатом.

Морфологические особенности и жизненный цикл. В кишечнике человека эта амеба встречается в трех формах: 1) тканевой, патогенной (*forma magna*); 2) вегетативной, обитающей в кишках (*forma minuta*); 3) цист (рис. 114).

Характерная особенность цист *Entamoeba histolytica* — наличие в них четырех ядер. Размеры цист от 8 до 16 μ . В кишечник человека амеба может попасть в стадии цисты. Здесь оболочка проглоченной цисты растворяется и из нее выходят четыре малые амебы (*E. histolytica forma minuta*). Ее размеры 12—25 μ в диаметре. Обитает она в содержимом кишечника. Питается бактериями. Видимого ущерба здоровью не наносит. Это основная форма существования *E. histolytica*. Если условия не благоприятствуют переходу в тканевую форму, то амебы, попадая на нижние отделы кишечника, инцистируются и выводятся во внешнюю среду с фекалиями.

Если же условия способствуют переходу в тканевую форму (*E. histolytica forma magna*), амеба увеличивается в размерах в среднем до 23 μ , достигая иногда 30 и даже 50 μ , и приобретает способность выделять протеолитический фермент. Вследствие этого разрушается эпителий слизистой оболочки, амебы проникают в ткань и образуют кровоточащие язвы. В цитоплазме амебы этой формы часто видны заглоченные эритроциты. Эта форма дизентерийной амебы может проникать в кровеносные сосуды, а по ним в печень и другие органы, вызывая там изъязвления и нарывы. В период затухания болезни *E. histolytica forma magna* перемещается в просвет кишки, где переходит в *E. histolytica forma minuta* и затем в цисты.

Условия, необходимые для превращения одних форм дизентерийной амебы в другие, изучены советским протистологом В. Гнездиловым. Оказалось, что большое значение имеет состояние больного. Различные неблагоприятные факторы — переохлаждение, перегревание, недоедание, переутомление и т. д. — способствуют переходу *forma minuta* в *forma magna*. Необходимым условием является также присутствие определенных видов кишечных бактерий.

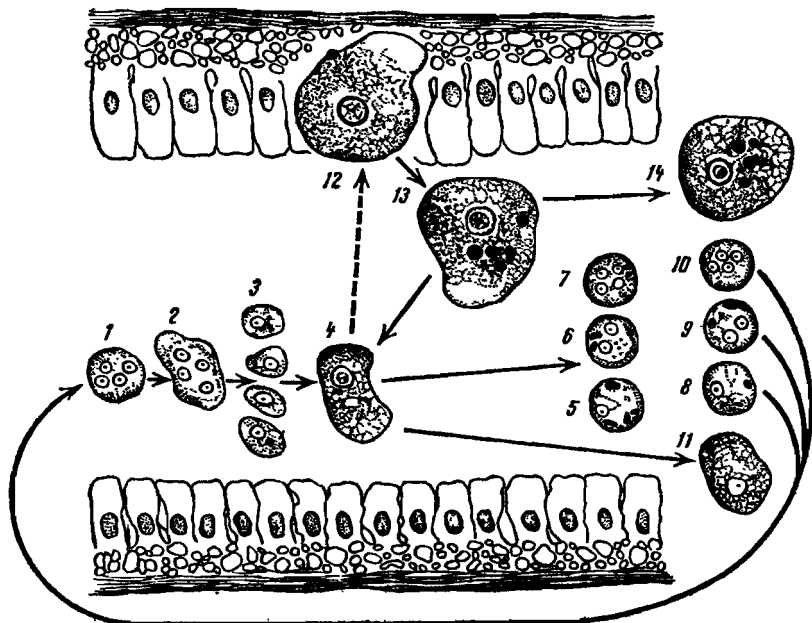


Рис. 114. Схема жизненного цикла дизентерийной амебы (*Entamoeba histolytica*).

1, 2 — цисты, попавшая в пищеварительный тракт; 3 — метацистические амебы, образующиеся при эксцистировании (т. е. выходе из цисты); 4 — мелкая вегетативная форма (*forma minuta*), являющаяся основным звеном в жизненном цикле амебы; 5—10 — цисты, выделяющиеся с фекалиями во внешнюю среду, которые вновь могут попасть в организм хозяина; 11 — вегетативная форма, встречающаяся в кровянисто-слизистых выделениях больного (во внешней среде гибнет); 12 — крупная вегетативная форма (*forma magna*), проникающая в ткани слизистой оболочки кишечника; 13, 14 — крупная вегетативная форма, выпадающая в просвет кишечника (при выведении во внешнюю среду погибает).

Вегетативные формы, выделяемые больными с фекалиями, быстро погибают, но цисты стойкие. Больные амebiазом и внешне здоровые носители дизентерийной амебы выделяют за сутки до 600 млн. цист. Цисты могут загрязнять воду и пищу. Механическими переносчиками могут быть мухи и тараканы.

Патогенное значение и диагностика. Амебы, внедряясь в стенки кишечника, образуют кровоточащие язвы. Характерен жидкий кровавый стул, частота которого достигает 3—10 раз и более в сутки. Болезнь может закончиться смертью. Диагноз ставится в случае нахождения вегетативных форм и цист в фекалиях, однако следует помнить, что цисты могут выделяться и практически здоровыми людьми. Цистоносительство без болезненных проявлений весьма распространено.

Профилактика. Та же, что и при других кишечных протозоозах (т. е. заболеваниях, вызываемых простейшими).

Кишечная амеба (*Entamoeba coli*). Непатогенна, морфологически сходна с дизентерийной амебой. Она также образует вегетативные формы и цисты, но протеолитического фермента не выделяет и в стенку кишечника не проникает. Заглоченных эритроцитов в ее протоплазме ни-

когда не наблюдается. Циста содержит обычно 8 ядер, но встречаются цисты и с другим числом ядер. Цисты *E. coli* отличаются от цист *E. histolytica* меньшими размерами и числом ядер (рис. 115).

Ротовая амeba (*Entamoeba gingivalis*). Первая паразитическая амeba найденная у человека. Эта амeba часто встречается в кариозных зубах и в белом налете, покрывающем зубы. Размеры тела колеблются от 6 до 60 μ . Питается бактериями и лейкоцитами. Патогенное действие неясно.

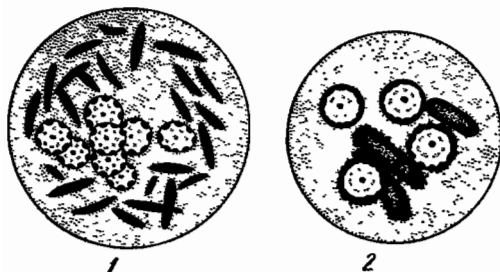


Рис. 115. Цисты амeb кишечника человека.
1 — *Entamoeba coli* (8-ядерная циста); 2 — *Entamoeba histolytica* (4-ядерная циста).

КЛАСС СПОРОВИКИ (SPOROZOA)

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Известно 1340 видов споровиков. Все споровики — исключительно паразитические организмы. Общей чертой для них является отсутствие у зрелых форм каких-либо органоидов движения, а также прохождение сложных жизненных циклов с чередованием поло-

вого и бесполого размножения. В одной из стадий цикла развития споровиков образуются споры (точнее — спорозоиты). Паразитический образ жизни споровиков сказался на упрощении их организации: они не имеют органоидов питания и пищеварения. Питание, дыхание, выделение осуществляются всей поверхностью тела.

К классу споровиков относится *нозема* — возбудитель пембии шелковичных червей. С ней связано открытие Л. Пастером паразитических микроорганизмов, вызывающих заразные болезни.

Ряд видов споровиков из отряда кокцидий — внутриклеточные паразиты кроликов, крупного рогатого скота, кур и других животных. Описано их паразитирование и у человека. В жизненном цикле кокцидий правильно чередуется половое и бесполое размножение. Хозяином заглатываются цисты со спорами. Последние проникают в клетки кишечника, печени и других органов, где размножаются бесполым путем. После нескольких поколений бесполого размножения происходит половой процесс, приводящий к образованию цист со спорами, удаляющимися из тела хозяина.

Отряд кровеспоровиков (*Haemosporidia*). К этому отряду относятся малярийные плазмодии — возбудители малярии.

Морфологические особенности и жизненный цикл (табл. V на вклейке). Окончательными хозяевами плазмодиев — возбудителей малярии человека являются комары рода *Anopheles*, получившие название малярийных; промежуточным хозяином служит человек.

Вместе со слюной зараженного комара в кровь человека попадают плазмодии в стадии спорозоитов. Спорозоиты проникают в клетки печени. Здесь происходит их рост и множественное деление (схизогония). Каждый из них делится на несколько тысяч дочерних особей. Новое поколение плазмодиев, развившихся в тканях человека из спорозоитов, носит название тканевых мерозоитов. Последние, проникнув снова в тканевые клетки, дают следующее поколение тканевых мерозоитов. Эта начальная часть цикла развития малярийного плазмодия, протекающая в тканях, получила название *экзоэритроцитарной* (т. е. протекающая вне эритроцитов), или тканевой, схизогонии. Повидимому, может быть несколько поколений тканевых мерозоитов.

Тканевые мерозоиты, попав в кровяное русло, проникают внутрь эритроцитов. Здесь одни из них развиваются в схизонты, а другие —

в гаметоциты. Молодой схизонт имеет большую вакуоль и напояет кольцо или перстень. При окраске по Романовскому цитоплазма его окрашивается в голубой цвет, а ядро — в вишнево-красный. Затем вакуоль уменьшается, количество цитоплазмы увеличивается, плазмодий начинает амебоидно двигаться и образует псевдоподии. Название описываемого плазмодия — *Plasmodium vivax* (т. е. живой) — связано с особенностями этой стадии его развития. Когда плазмодий разрастается настолько, что занимает почти весь эритроцит, он втягивает псевдоподии и приобретает округлую форму. Ядро его многократно делится, затем распадается и цитоплазма в соответствии с числом образовавшихся ядер. Этих дочерних особей, или мерозоитов, бывает от 12 до 20 (обычно 16), величина их около 1—2 μ .

Ко времени образования мерозоитов эритроцит разрушается и мерозоиты выходят в плазму крови. Сюда поступают и продукты жизнедеятельности плазмодиев, содержавшие ядовитые токсины, поэтому с моментом завершения схизогонии совпадает начало приступа малярии.

Мерозоиты снова проникают в эритроциты, цикл повторяется и образуется новое поколение мерозоитов. Это происходит многократно. У *Pl. vivax* для внутриэритроцитарного развития от мерозонта до нового поколения мерозоитов требуется 48 часов.

Ясно, что при заражении этим плазмодием приступы повторяются через 2 дня на 3-й. Такая форма малярии называется трехдневной.

Часть тканевых мерозоитов, проникнув в эритроциты, развивается в другом направлении и подготавливается к половому размножению. Внутри эритроцитов образуются гаметоциты, или незрелые половые особи, морфологически отличающиеся от схизонтов. Различают женские клетки — макрогаметоциты и мужские — микрогаметоциты. Дальнейшее их развитие возможно лишь в теле комара рода *Anopheles*. Гаметоциты попадают в кишечник самки комара в процессе питания кровью человека, больного малярией.

При созревании макрогаметоцитов образуются макрогаметы. Микрогаметоциты при созревании несколько раз делятся и дают микрогаметы. Осуществляется попарное слияние макро- и микрогамет. Оплодотворенная клетка (зигота) подвижная, откуда и ее название — оокинета. Ее размеры: около 15 μ в длину и 2 μ в ширину. Она проникает под эпителий желудка комара, сильно увеличивается в размерах и тогда уже носит название ооцисты. Вначале ее размеры не превышают 8—9 μ , а потом достигают 50—60 μ . Внутри ооцисты происходит множественное деление, приводящее к образованию огромного количества (до 10 000) спорозоитов. Каждый из них имеет в длину 13—14 μ . Созревшая ооциста лопается и спорозоиты проникают во все органы комара. Больше всего их скапливается в слюнных железах. При укусе вместе со слюной комара в кровь человека попадают и спорозоиты, которые затем внедряются в клетки печени.

Для развития плазмодия в теле комара необходима определенная минимальная температура. Для *Ph. vivax* — не ниже 14,5°, поэтому в районах с коротким и холодным летом отсутствуют местные заболевания малярией.

Другие виды малярийных плазмодиев. Возбудитель тропической малярии (*Pl. falciparum*), возбудитель четырехдневной малярии (*Pl. malariae*) и некоторые другие. От *Pl. vivax* они отличаются морфологически и рядом биологических особенностей, а именно: несколько иные требования к температурным условиям во время развития в теле комара и, следовательно, несколько отличающийся ареал; другие сроки протекания внутриэритроцитарного цикла развития (у *Pl. falciparum* — 48, у *Pl. malariae* — 72 часа), а отсюда и иные сроки в наступлении приступов.

Патогенное значение и диагностика. Малярия — тяжелое заболевание, характеризующееся периодическим наступлением изнурительных при-

ступов, связанных с ознобом и повышением температуры. Плазмолли разрушают большое число эритроцитов, что при отсутствии лечения может привести к анемии и даже к смерти.

С целью постановки лабораторного диагноза проводят микроскопирование мазков крови или толстой капли крови; при этом можно обнаружить схизонты и гаметоциты.

Малярия широко распространена. По числу заболеваний она стоит на втором месте после гриппа. На одних только Филиппинах ежегодно заболевает малярией около 2 млн. и умирает от нее 10 000—20 000 человек. Сильно было поражено малярией и население дореволюционной России. В СССР благодаря принятым Советским правительством энергичным мерам заболеваемость неуклонно снижалась и в настоящее время малярия в нашей стране практически не существует.

Однако ежегодно регистрируются больные малярией, приезжающие из других стран.

Профилактика. При выезде в районы, опасные в малярийном отношении, в качестве личной профилактики рекомендуется предохраняться от укусов комаров (спать под пологам, сетками, смазывать кожу отпугивающими комаров веществами). Кроме того, следует принимать внутрь лекарственные противомаларийные препараты, оказывающие профилактическое действие.

Предпосылками для проведения общественных противомаларийных мероприятий являются следующие соображения: люди заражаются малярией только от комаров рода *Anopheles*, комары заражаются, лишь кусая людей, больных малярией. Поэтому противомаларийные мероприятия осуществляются в двух направлениях:

1) выявление и излечение всех больных малярией (ликвидация источника инвазии);

2) уничтожение комаров (ликвидация переносчика).

В СССР проведением профилактических противомаларийных мероприятий ведают паразитологические отделы санитарно-эпидемиологических станций.

В нашей стране все больные малярией состояли на специальном учете. Лечение им проводилось в обязательном порядке. Противомаларийные препараты выдавались бесплатно. Осуществлялись многочисленные разнообразные мероприятия по борьбе с комарами (см. ниже).

Блестящие результаты дало применение ядов, к которым чувствительны насекомые,— инсектицидов, синтезированных советскими химиками.

Советским здравоохранением накоплен большой опыт по борьбе с малярией, благодаря чему наши специалисты оказывают всемерную помощь другим странам в борьбе с этой болезнью.

КЛАСС ИНFUZОРИИ (INFUSORIA)

Простейших, относящихся к классу ресничных, известно около 6000 видов. Этот класс широко распространен в природе. Большинство инфузорий — обитатели морских и пресных вод; некоторые виды живут во влажной почве и влажном песке. Ряд видов — паразиты животных и человека.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА НА ПРИМЕРЕ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ

Инфузории — наиболее сложно устроенные простейшие. Органоиды их движения — реснички, т. е. тонкие волосовидные выросты цитоплазмы. Реснички значительно короче жгутиков, число их велико, они покрывают

все тело животного. Реснички сохраняются всю жизнь или имеются в ранних стадиях развития.

Второй особенностью ресничных является присутствие в каждой особи двух ядер: большого (макронуклеус) и малого (микронуклеус).

Иногда может быть несколько макронуклеусов и несколько микронуклеусов.

Со строением и биологическими особенностями класса ресничных инфузорий мы познакомимся на примере инфузории туфельки, или парамеции.

Туфелька, или парамеция (*Paramecium caudatum*, рис. 116). Это типичный представитель класса. Инфузория имеет постоянную форму тела. Это обеспечивается тем, что снаружи эктоплазма покрыта плотной оболочкой — пелликулой, а под пелликулой в экто- и эндоплазме находятся скелетные опорные нити.

Органоиды движения. Это реснички, покрывающие все тело. При исследовании ресничек с помощью электронного микроскопа выяснено, что каждая из них состоит из нескольких (около 11) волоконцев. В основе каждой реснички лежит базальное тельце, расположенное в прозрачной эктоплазме. Между ресничками в разных местах парамеции расположены маленькие веретеновидные тельца — трихоцисты, которые при раздражении выбрасываются наружу. Трихоцисты служат как для защиты, так и для нападения. На фотографиях, сделанных с помощью электронного микроскопа, видно, что выброшенные трихоцисты снабжены гвоздеобразными наконечниками.

Органоиды питания. На так называемой брюшной стороне находится предротовое углубление — перистом, ведущее в клеточный рот, а из него в глотку (цитофаринкс), открывающуюся в эндоплазму. Вода с бактериями, которыми питается инфузория, загоняется ресничками перистома через рот и глотку в эндоплазму, где окружается пищеварительной вакуолью. Последняя постепенно передвигается вдоль тела инфузории. По мере передвижения вакуоли заглоченные бактерии перевариваются, а переваренный остаток выбрасывается наружу через порошицу, расположенную на заднем конце тела.

Органоиды осморегуляции. На переднем и заднем концах тела на границе экто- и эндоплазмы находится по одной пульсирующей вакуоли. Вакуоль наполняется жидкостью из приводящих каналов, расположенных вокруг нее. Наполненная жидкостью вакуоль (фаза диастолы) сокращается, изливает жидкость через маленькое отверстие наружу и спадается (фаза систолы). Вслед за этим жидкость, наполнившая приводящие каналы, изливается в вакуоль. Пульсирующим вакуолям приписывают двоякую функцию — отдачу излишней воды, что необходимо для поддержания постоянного осмотического давления в теле парамеции, и выделение продуктов диссимиляции.

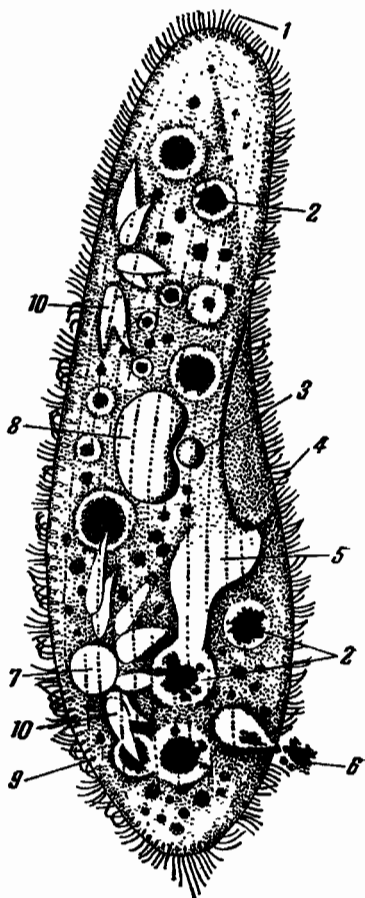


Рис. 116. Инфузория туфелька (*Paramecium caudatum*).

1 — реснички; 2 — пищеварительные вакуоли; 3 — микронуклеус; 4 — клеточный рот (цитостом); 5 — клеточная глотка (цитофаринкс); 6 — анальная пора; 7 — выделяющая (сократительная) вакуоль; 8 — макронуклеус; 9 — трихоцисты; 10 — проводящие каналы пульсирующей вакуоли.

Ядерный аппарат туфельки состоит из макро- и микронуклеусов.

Размножение инфузории туфельки происходит путем поперечного деления. Время от времени происходит половой процесс, называемый конъюгацией (см. главу VI).

ПАЗАРИТИЧЕСКАЯ ИНФУЗОРИЯ — БАЛАНТИДИЙ

Медицинское значение имеет *Balantidium coli* (рис. 117) — возбудитель балантидиаза.

Локализация. Эта инфузория обитает в толстом кишечнике.

Географическое распространение. Повсеместное, но преобладает в странах с жарким климатом.

Морфологические особенности. Балантидий относится к числу наиболее крупных простейших — его величина $30\text{--}200 \times 20\text{--}70$ м.

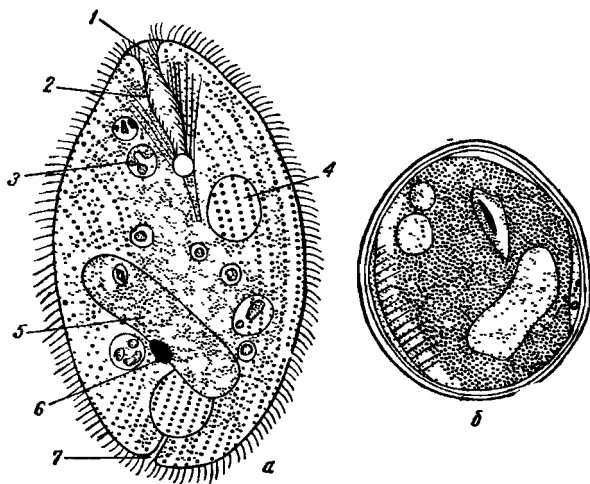


Рис. 117. Балантидий (*Balantidium coli*).

a — вегетативная форма; *б* — циста; 1 — цитостом; 2 — цитофаринкс; 3 — пищеварительная вакуоль; 4 — выделительная (сократительная) вакуоль; 5 — макронуклеус; 6 — микронуклеус; 7 — анальная пора.

Форма тела овальная. Вся инфузория покрыта короткими ресничками, длина которых вокруг перистомы несколько больше, чем в других частях тела. Имеются две пульсирующие вакуоли. Хорошо выражены микронуклеус и макронуклеус. Последний обычно имеет бобовидную форму. Размножается балантидий поперечным делением. Цисты овальные или шарообразные, диаметр их $50\text{--}60$ м.

Патогенное значение и диагностика. Заражение происходит цистами через загрязненную воду и пищу. Цисты могут разноситься мухами. Источни-

ком распространения балантидиаза могут быть свиньи, на которых также паразитирует балантидий. У человека не всегда паразитоносительство сопровождается заболеванием, но когда балантидии проникают в стенки кишечника, то вызывают кровоточащие язвы и развивается кровавый понос. В тяжелых случаях при отсутствии лечения он может закончиться смертельно. С диагностической целью проводят микроскопические исследования фекалий, в которых при балантидиазе обнаруживаются слизи, кровь, гной и масса паразитов.

Профилактика. Та же, что и при других кишечных протозойных заболеваниях.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ТИПЕ ПРОСТЕЙШИХ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Простейшие — древнейшие обитатели Земли. Эволюция животных не остановилась на одноклеточной стадии организации — в результате ароморфозов появились многочисленные многоклеточные формы. Однако простейшие благодаря идиоадаптациям хорошо и разнообразно приспособ-

собранны к условиям обитания и, по-видимому, без существенных морфо-физиологических изменений существуют миллионы лет, находясь в состоянии биологического прогресса.

В науке нет единой точки зрения о том, какой из классов простейших признать древнейшим.

Основательные аргументы имеются в пользу признания древнейшими саркодовых; они не имеют постоянной формы тела, напоминая этим первые примитивные живые существа.

В дальнейшем у части амeboобразных простейших псевдоподии превратились в жгутики. Первичные жгутиковые еще долго сохраняли амeboподобные черты, о чем свидетельствует тот факт, что даже современные мастигамебы способны образовывать псевдоподии.

В процессе эволюции первичные гетеротрофные жгутиковые дали начало ветви автотрофных жгутиковых, от которых произошли, возможно, растительные организмы.

Однако до сих пор многие зоологи склонны считать предками всех классов простейших (а следовательно, и всего органического мира) — первичножгутиковых (*Protoplagellata*). Во всяком случае, генетические связи между саркодовыми и жгутиковыми несомненны.

Споровики, очевидно, имеют двойственное происхождение. Те из них, которые в некоторых стадиях развития имеют жгутики, произошли, вероятно, от жгутиковых, способные же к амeboвидному движению — от саркодовых. В том и в другом случае свободноживущие формы перешли к паразитическому образу жизни.

Инфузории имеют сходство со жгутиковыми по ряду признаков: постоянная форма тела, общность в строении жгутиков и ресничек. Первичножгутиковых следует признать, по-видимому, также предками ресничных.

Происхождение многоклеточности связано с крупным ароморфозом в эволюции органического мира, выразившимся в образовании зародышевых слоев.

По-видимому, самая сложная колония простейших все же остается однослойной, а самые примитивные многоклеточные — двухслойные. Основная трудность заключается в объяснении перехода от однослойной колонии к двухслойным многоклеточным, к которым относятся губки и кишечнополостные как наиболее примитивные многоклеточные.

По гипотезе Геккеля (1872) у шарообразной колонии типа *Volvox* произошло впячивание (инвагинация) одной стороны тела внутрь полого шара, как при гастрюляции (см. главу VIII). В результате образовался двухслойный организм, имеющий первичный рот, первичную кишку и двухслойное тело. Этот предок многоклеточных был назван Геккелем гастреей (*Gastrea*), а сама гипотеза получила название гипотезы гастреи. От гастреи произошли губки и кишечнополостные. В пользу гипотезы Геккеля говорило то, что многоклеточные животные во время эмбрионального развития действительно проходят стадии, внешне напоминающие шарообразную колонию (бластулу) и гастрек (гаструлу). От термина «гаструла» и происходит название гастреи.

Поскольку образование гаструлы путем инвагинации свойственно далеко не всем животным, И. И. Мечников (1877) не согласился с теорией Геккеля и создал свою теорию паренхимеллы.

По теории Мечникова предком многоклеточных является гипотетический организм — паренхимелла (*Parenchimella*) или фагоцителла (*Fagocitella*), которая возникла из однослойной колонии жгутиковых. Образовалась она в результате того, что из отдельных особей колонии, переместившихся внутрь нее, сформировалась энтодерма. Именно так происходит гастрюляция у низших многоклеточных, а образование гаструлы путем инвагинации — явление позднейшее, появившееся лишь в типе хордовых.

Паренхимелла по представлению Мечникова — духслойный организм, построенный из наружного клеточного слоя — эктодермы — и внутреннего клеточного слоя — энтодермы. Клетки энтодермы захватывают и переваривают пищу, т. е. за ними сохранились те функции, которыми обладали поверхностные особи в колонии. Эта деятельность клеток, как известно, была названа Мечниковым фагоцитарной. В пользу теории Мечникова говорит ряд данных из области сравнительной эмбриологии, сравнительной анатомии и сравнительной физиологии, однако окончательный вопрос о строении предка многоклеточных животных не может считаться разрешенным.

ТИП ГУБКИ (SPONGIA)

Губки — очень своеобразные животные, поэтому исследователями долгое время решался вопрос, куда отнести эти организмы — к растениям или животным. Известно около 500 видов губок, все они, за исключением небольшого числа пресноводных, обитают в морях и океанах.

Губки — наиболее примитивные многоклеточные организмы, в теле которых образуются ткани, но они отличаются от тканей всех других многоклеточных животных по источникам развития. Исходя из этого, предложено всех многоклеточных разделить на *Parazoa* и *Eumetazoa*.

К *Parazoa* относят примитивных многоклеточных животных, тело которых еще не имеет настоящих тканей и органов. В современной фауне *Parazoa* представлены только одним типом губок.

Все остальные многоклеточные животные относятся к *Eumetazoa*.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Форма тела губок напоминает бокал или мешок (рис. 118). Это сидячие одиночные или, чаще, колоннальные формы. Все тело губки пронизано порами. Сквозь них в губку проникает вода с растворенным кислородом и плавающими мелкими организмами, которые губка использует как пищу. Выходит вода из губки через выводное отверстие — устье (*osculum*).

Наружный слой тела (эктодерма) состоит из плоских поверхностных клеток; внутренний слой (энтодерма) построен из жгутиковых воротничковых клеток (хоанацитов), подобных клеткам колоннальных жгутиковых Хоанациты захватывают пищу, которая переваривается внутри клеток. Кроме того, специальные подвижные амебовидные клетки также захватывают пищу и переваривают ее. Следовательно, пищеварение у губок внутриклеточное, пищеварительной системы еще нет. Между наружными и внутренними слоями клеток находится студенистое вещество — мезоглея. В ней разбросаны разные по функции клетки: амебовидные, служащие для пищеварения, зрелые и незрелые гаметы, скелетобласты, т. е. образующие скелет. Скелет построен из органического вещества спонгина либо из одно-, трех- и четырехосных известковых и кремневых иглолек (спикул), расположенных тоже в мезоглее.

Размножаются губки бесполым (почкованием) и половым путем. У них хорошо выражена способность к регенерации.

При развитии губок происходит своеобразный процесс. Образовавшиеся у личинок эктодерма и энтодерма в дальнейшем меняются местами, так что в конечном счете наружный слой клеток взрослой губки образуется из первоначальной энтодермы, а внутренний — из эктодермы. Ни в одном типе многоклеточных животных, кроме губок, такого явления не наблюдается.

Из приведенного описания видно, что в отличие от простейших, у которых все жизненные функции выполняются одной клеткой, в теле губки существует разделение функций между клетками и связанная с этим морфологическая дифференцировка. Но между клетками еще нет или почти нет связей, нет координации функций.

Наличие воротничковых клеток у губок дает основание предполагать их происхождение от каких-то древнейших воротничковых жгутиковых. По другой точке зрения, губки произошли от предка, подобного паренхимелле, общего с кишечнополостными. Прогрессивное развитие губок в связи

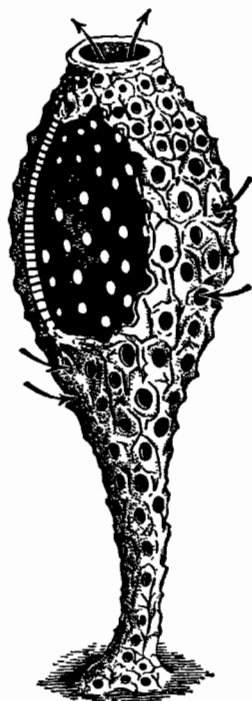


Рис. 118. Губка (полусхематично). Стрелками показано направление движения воды.

с сидячим образом жизни остановилось и строение их, возможно, упростилось. Своеобразное развитие и строение губок указывают, что они стоят особняком среди прочих типов многоклеточных и в филогенетическом отношении представляют собой слепую ветвь родословного древа животных.

Практическое значение губок невелико. Ряд морских губок, получивших название туалетных, с древнейших времен добывают со дна моря и после высушивания применяют для мытья тела. В наших пресных водах встречается губка бодяга, образующая наросты на подводных предметах. Она применяется в народной медицине как наружное противоревматическое средство.

В природе губки имеют существенное значение как биофильтраторы. Давно было замечено, что в водоемах со значительным органическим загрязнением развиваются многочисленные колонии губок, играющих немалую роль в биологической очистке водоемов.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (COELENTERATA)

Известно около 9000 видов кишечнополостных. Подавляющее большинство их обитает в морях и океанах и лишь небольшое число видов — в пресных водах.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Тело кишечнополостных по своей форме напоминает мешок, полость которого ротовым отверстием связана с внешней средой. Кишечнополостные двухслойные, радиально-симметричные организмы.

Филогенетическое становление типа кишечнополостных связано с рядом ароморфозов. В теле кишечнополостных можно отметить ряд следующих особенностей: между экто- и энтодермой у кишечнополостных, так же как и губок, находится бесструктурная масса — мезоглея — или образуется опорная пластинка. Но в отличие от губок наружный (эктодерма) и внутренний (энтодерма) слои хорошо развиты и клетки их морфологически дифференцированы; имеется нервная система. В эктодерме и энтодерме дифференцировались эпителиально-мышечные клетки, обеспечивающие подвижность кишечнополостных. Таким образом, по своему строению кишечнополостные значительно сложнее губок. Эпителиальная и нервная ткани, имеющиеся у кишечнополостных, получили дальнейшее развитие у всех вышестоящих в филогенетическом отношении организмов. За время длительной истории типа кишечнополостных его представители благодаря идиоадаптациям очень хорошо приспособились к самым разнообразным условиям обитания: они заселили весь океан от глубин до поверхности, от полярных до экваториальных широт, а также пресные воды.

Кишечнополостные входят в основной ствол эволюции органического мира. Происходят они от первичного многоклеточного гипотетического гастролообразного предка. По-видимому, этот предок был общим как для губок, так и для кишечнополостных, но предки последних длительный период эволюции вели свободноплавающий образ жизни. С этим связано появление у кишечнополостных ряда прогрессивных признаков. Радиальная симметрия, по-видимому, появилась у предков кишечнополостных в связи с переходом к сидячему образу жизни.

В систематическом отношении тип разделен на два подтипа: стрекающие (Cnidaria) и нестрекающие (Acnidaria). Стрекающих известно около 9000 видов, нестрекающих — всего 84 вида.

ПОДТИП СТРЕКАЮЩИЕ

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДТИПА

Кишечнополостные, названные стрекающими, обладают стрекательными клетками. К ним относятся классы: гидроидные (Hydrozoa), сцифоидные (Scyphozoa) и коралловые полипы (Anthozoa).

Обособление классов внутри подтипа стрекающих связано с дивергенцией и адаптацией (идеоадаптациями) к несколько различным условиям обитания.

Гидроидные. Типичным представителем гидроидных, а вместе с тем и всех стрекающих может служить пресноводный полип — гидра (Hydra). Несколько видов этих полипов широко распространено в прудах, озерах и небольших реках.

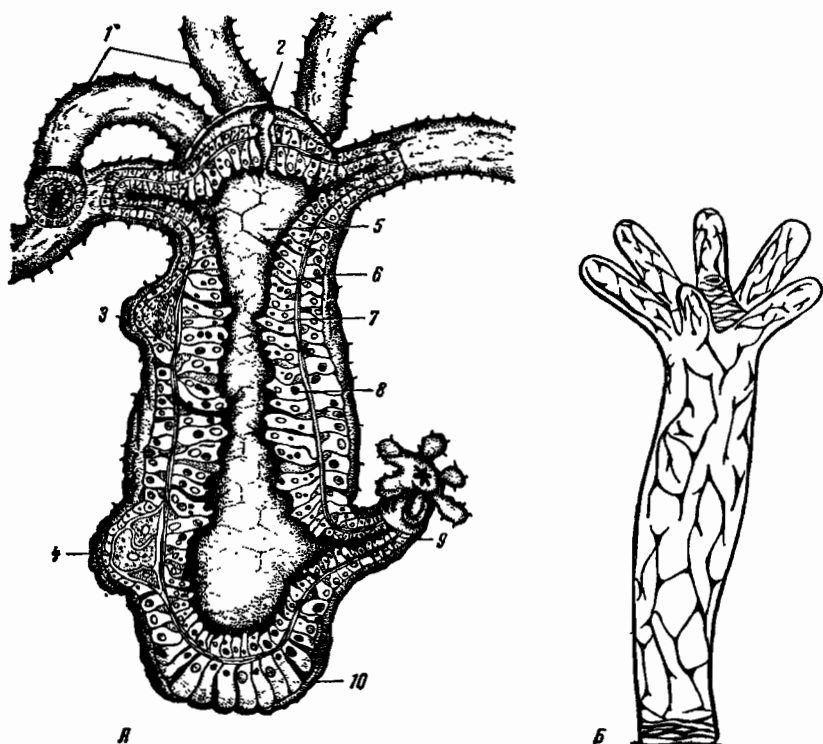


Рис. 119.

А — схема строения гидры (продольный разрез): 1 — щупальца; 2 — рот; 3 — мужская гонада; 4 — женская гонада; 5 — гастральная (кишечная) полость; 6 — эктодерма; 7 — мезоглея; 8 — энтодерма; 9 — отпочковывающаяся гидра; 10 — базальный диск. Б — схема нервной системы гидры.

Гидра — небольшое существо величиной около 1 см. Форма тела цилиндрическая. Рот окружен щупальцами, которых бывает у различных видов от 6 до 12. Они захватывают пищу — различных мелких ракообразных (дафний). Противоположным полюсом тела (подошвой) гидра прикрепляется к подводным предметам. Полюс, на котором расположен рот, называется оральным, противоположный — аборальным (рис. 119).

В наружном слое — эктодерме — прежде всего обращают на себя внимание так называемые стрекательные клетки, которые служат для защиты и нападения. Внутри такой клетки находится капсула, или пузырек, в котором спирально закручена нить. Снаружи этой клетки находится чувствительный шипик — книдоциль. При раздражении книдоциля нить с ядовитым содержимым энергично выбрасывается наружу. Во второй раз использовать стрекательные клетки гидра не может, так как они дегенерируют и вместо них развиваются новые. Благодаря присутствию стрекательных клеток рассматриваемый подтип кишечнополостных получал название стрекающих.

Рот (оскулум) ведет в гастроваскулярную (т. е. желудочно-сосудистую) полость, продолжающуюся в щупальцах. Гастроваскуляр-

ную полость выстилают энтодермальные клетки, имеющие в основном пищеварительную функцию.

Пищеварение. Начинается оно в гастроваскулярной полости, куда поступают ферменты. После того как пища уже раздроблена, отдельные частички ее захватываются клетками, имеющими псевдоподии. Одни из этих клеток находятся на своем постоянном месте в энтодерме, другие — амебоидные — подвижны и перемещаются. В этих клетках завершается переваривание пищи. Следовательно, у кишечнополостных существуют два способа пищеварения: наряду с более древним, внутриклеточным, появляется внеклеточный, более прогрессивный способ переработки пищи. Далее в связи с эволюционным прогрессом органического мира и развитием пищеварительной системы внутриклеточное пищеварение теряет свое значение в акте питания и усвоения пищи, но способность к нему сохраняется в отдельных клетках у животных, стоящих на всех ступенях развития, вплоть до самых высших и человека; эти клетки получили название фагоцитов.

В связи с тем что гастроваскулярная полость заканчивается слепо и анальное отверстие отсутствует, оскулум служит не только для приема пищи, но и для удаления непереваренных остатков пищи.

Гастроваскулярная полость выполняет функцию сосудов (перемещения питательных веществ по телу). Распределение веществ в гастроваскулярной полости обеспечивается движением жгутиков, которыми снабжены многие энтодермальные клетки. Той же цели служат и сокращения всего тела.

Ряд клеток энтодермы и эктодермы имеют мышечные отростки, обращенные к мезоглее. Это эпителиально-мышечные клетки. Эктодермальные отростки располагаются вдоль тела, а энтодермальные — поперек, по окружности. Мышечные отростки построены из сократительной плазмы, одетой эластичной оболочкой. Внутри плазмы находится тонкая спиральная нить. Путем сокращения мышечных отростков гидра меняет форму тела и может перемещаться. У коралловых полипов эпителиально-мышечные клетки целиком перемещаются под энтодерму и эктодерму, образуя два слоя мускульных клеток. Таким образом, в типе кишечнополостных можно проследить образование, подобное мышечной ткани, состоящее из эпителиально-мышечных клеток.

Дыхание и выделение. Осуществляются путем диффузии как эктодермальными, так и энтодермальными клетками.

Нервная система. Нервные, или ганглиозные, клетки образуют сеть по всему телу гидры (рис. 119, Б). Эта сеть получила название первичной диффузной нервной системы. Особенно много нервных клеток вокруг рта, на щупальцах и подошве. Таким образом, у кишечнополостных является простейшая координация функций.

Размножение. Гидры размножаются бесполым и половым путем.

В морях обитают колониальные гидроиды. Колонии образуются в результате почкования. Особи, развившиеся на полипе путем почкования, не отрываются, а остаются связанными с материнским организмом.

У некоторых гидроидных происходит чередование поколений: полиплоидной и медузоидного (см. главу VI). Медуза имеет форму колокола или зонтика, из середины которого свешивается хобот с ротовым отверстием на конце. По краю зонта расположены щупальцы. Мезоглея развита значительно больше, чем у полипа, и содержит много воды. Этим обусловлена большая прозрачность тела. В связи со свободным образом жизни нервная система у медуз развита лучше, чем у полипов, и имеет вид кольца, расположенного по краю зонтика. Здесь же расположены и органы чувств, представленные светочувствительными глазками и статоцистами (органами равновесия). Каждый статоцист состоит из пузырька с известковым тельцем — статолитом, расположенным на упругих волокнах, идущих от чувствительных клеток пузырька. Когда положение

тела медузы в пространстве изменяется, происходит смещение статолита, которое воспринимается чувствительными клетками.

Медузы раздельнополы, их гонады располагаются под эктодермой, а созревшие половые клетки выводятся через разрыв стенки тела. Развившаяся далее личинка — планула — имеет овальную форму и покрыта ресничками. Планула некоторое время плавает, а затем прикрепляется к подводным предметам и превращается в полип.

Сцифоидные. Это морские кишечнополостные, имеющие форму медуз. Строение их более сложно, чем гидроидных. В нервной системе появляются скопления нервных клеток в виде узелков — ганглиев. За ртом образуется глотка (начало кишечника), желудочная полость разделена на камеры. Половые клетки образуются в половых железах — гонадах, расположенных в энтодерме. Гаметы удаляются через оскулум, из оплодотворенных яиц развивается планула; далее развитие идет с чередованием поколений. В морях, омывающих нашу страну, распространена сцифоидная медуза — аурелия. В Атлантическом океане водится медуза цианеа, достигающая в диаметре 4 м, со щупальцами длиной до 30 м. Это одно из наиболее крупных животных.

Щупальцы медуз снабжены большим количеством стрекательных клеток. Ожоги многих медуз чувствительны для крупных животных и человека. Сильные ожоги с тяжелыми последствиями может вызвать полярная медуза из рода *Cyanea*. Купальщики в Черном море иногда подвергаются ожогу медузы *Pilema pulmo*, а в Японском море — гонионемы (*Gonionemus vertens*).

Коралловые полипы. Тоже исключительно морские животные. По ряду признаков они устроены более сложно, чем гидроидные, например у них образуются мускульные слои. Клетки эктодермы коралловых полипов вырабатывают роговое вещество или выделяют углекислую известь, из которой строится наружный или внутренний скелет. Среди коралловых полипов встречаются построенные по принципу восьмилучевой симметрии, другие — по шестилучевой, а у некоторых намечаются признаки двубоковой симметрии.

Одиночными коралловыми полипами являются актинии; некоторые из них достигают в диаметре 1 м. Окраска актиний очень яркая, форма тела различна и зависит от условий жизни. Живущие на скалах имеют мощную и широкую подошву, живущие на песчаном грунте — заостренный аборальный полюс тела. Актинии раздельнополы, оплодотворение происходит внутри тела, молодые актинии выходят через ротовое отверстие. Некоторые виды актиний поселяются на раках, моллюсках, китообразных.

Большинство коралловых полипов — колониальные организмы. Колонии кораллов достигают огромных размеров, образуя рифы, барьеры, окружающие острова и так называемые атоллы, т. е. коралловые острова в форме кольца с лагуной посередине. Наиболее мощный барьерный риф простирается на 1400 км вдоль восточного берега Австралии.

ПОДТИП НЕСТРЕКАЮЩИЕ

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДТИПА

Нестрекающие кишечнополостные вместо стрекательных имеют особые клейкие клетки, помещающиеся на щупальцах и служащие для захвата добычи. К этому подтипу относится единственный класс гребневники (*Ctenophora*).

Гребневники (*Ctenophora*). Это мелкие морские прозрачные животные. У них на аборальном полюсе расположен особый орган чувства равновесия, называемый аборальным органом. Он построен по тому же прин-

ципу, что и статисты медуз. По бокам тела расположено по одному щупальцу, при помощи которых гребневики ловят добычу. Гребневики всегда плывут вперед оральным полюсом, пользуясь как органом движения гребневидными пластинками.

Пластинки построены из клеток эктодермы и сросшихся длинных ресничек.

Ротовое отверстие ведет в эктодермальную глотку и дальше в пищевод, за которым расположен энтодермальный желудок с радиальными каналами, отходящими от него.

Гребневики — гермафродиты. Половые железы расположены на отростках желудка под гребневидными пластинками. Гаметы выводятся наружу через рот.

Гребневики представляют большой филогенетический интерес. У личинок этих животных можно проследить формирование третьего зародышевого листка — мезодермы, из которой, кроме других органов, развивается мускулатура. Так, в хорошо развитой мезоглее, расположенной между экто- и энтодермой, имеются мускульные клетки, собранные в пучки. Эти мускульные образования можно рассматривать как начало развития мезодермы. У зародышей гребневиков они образуются сходно с развитием таковых у зародышей трехслойных животных.

Некоторые из гребневиков имеют уплощенную форму, во взрослом состоянии лишены гребневидных пластинок, а потому могут только ползать. Переход к ползанию это одновременно переход от лучевой симметрии тела к билатеральной (двубоковой). К таким гребневику относятся виды: *Coeloplana metschnikowi*, открытый А. О. Ковалевским, *Ctenoplana kowalevskyi*, открытый А. А. Кортневым (1851—1915) и др. Билатеральная симметрия свойственна огромному большинству трехслойных организмов. Образование ее было обусловлено переходом радиально-симметричных, ведущих прикрепленный образ жизни животных к ползанию. Сравнительно быстрое продвижение — ползание вперед одним и тем же концом — повлекло за собой дифференцировку на передний и задний концы, а также брюшную и спинную стороны тела.

Таким образом, с большой достоверностью можно считать, что билатерально-симметричные животные произошли от ктенофороподобных предков, близких к современным гребневику.

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES)

Плоских червей известно около 7300 видов. Они встречаются во всех средах обитания: морских и пресных водах, почве; многие перешли к паразитическому образу жизни.

Как уже говорилось, все многоклеточные животные, стоящие по своей организации выше кишечнополостных, являются билатерально-симметричными. Ткани и органы их развиваются из всех трех зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы.

Благодаря приспособлению к передвижению у них появились правая и левая, спинная и брюшная стороны, передний и задний конец тела. Появление указанных признаков — следствие ароморфозов, происшедших у предков плоских червей.

Плоские черви — первичноротые животные. Многие виды плоских червей ведут паразитический образ жизни.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Для животных, относящихся к типу плоских червей, характерны: трехслойность, т. е. развитие экто-, энто- и мезодермы у эмбрионов; отсутствие полости тела;

наличие кожно-мускульного мешка;
двубоковая симметрия;
форма тела, сплюснутая в спинно-брюшном (дорсо-вентральном) направлении;
наличие развитых систем органов: мышечной, пищеварительной, выделительной, нервной и половой.

Большое сходство некоторых плоских червей с гребневиками указывает на происхождение их от древних кишечнополостных или от общих с ними предков. Становление этого типа было связано с рядом ароморфозов.

Дивергентное развитие плоских червей привело к делению на классы и появлению идиоадаптаций, связанных с обитанием в разных условиях среды.

Тип делится на три класса: ресничные (Turbellaria), сосальщики (Trematodes) и ленточные (Cestoidea).

КЛАСС РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ (TURBELLARIA)

Известно около 1500 видов ресничных червей. Это пресноводные и морские животные. Ресничные черви, или турбеллярии, интересны тем, что их строение указывает на пути исторического развития билатеральной симметрии тела и перехода от кишечнополостных к червям. Турбеллярии имеют сходство с древними ползающими гребневиками, подобными *Scolecoplana*. У тех и других имеются ресничный покров, рот посередине тела на брюшной стороне и сходная по строению пищеварительная система.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Типичными представителями ресничных червей являются планарии.

Планария (рис. 120). Это небольшие, величиной 10—15 мм, похожие на удлинённый листочек черви, обитающие в прудах и слабoproточных водоёмах. Планарий можно отыскать на гниющих под водой кусках дерева, опавшей древесной листве и стеблях растений.

Покровы тела и аппарат движения. Тело планарии покрыто ресничками. В коже развиты впервые у них появившиеся одноклеточные слизистые железы. Мышцы представлены волокнами, расположенными в три слоя: кольцевой, косой и продольный. Это позволяет планариям передвигаться и несколько менять форму тела.

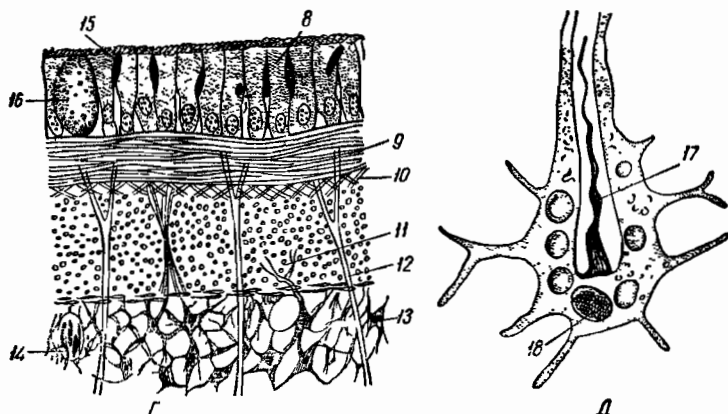
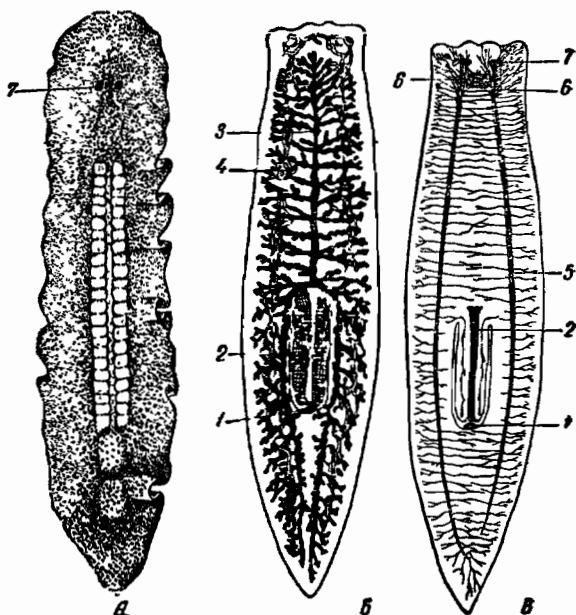
Стенка тела планарии, как и всех плоских червей, образована кожей и мускулатурой, которые, плотно срастаясь, составляют кожно-мускульный мешок. Полость тела отсутствует. Кожно-мускульный мешок заполнен губчатой тканью — паренхимой, состоящей из массы клеток, в небольших промежутках между которыми находится тканевая жидкость. Паренхима заполняет пространство между всеми органами, поэтому плоских червей называют бесполостными, паренхиматозными животными.

Пищеварительная система. Рот расположен на брюшной стороне, в середине или в задней трети тела. Пищеварительная система состоит из переднего отдела — эктодермальной глотки, за которой следует энтодермальный кишечник, заканчивающийся слепо, т. е. без анального отверстия. В этом обнаруживается сходство кишечника турбеллярий с гастроваскулярной полостью кишечнополостных. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот. У ресничных червей наряду с внеклеточным ещё большую роль играет внутриклеточное пищеварение. Некоторые планарии совсем не имеют кишечника и пищеварение у них выполняется только фагоцитарными клетками. Эти бескишечные турбеллярии представляют значительный филогенетический интерес (см. ниже).

Выделительная система. У ресничных червей появились органы выделения, получившие название протонефридиев. Протонефридии начинаются в глубине паренхимы конечными или терминальными клетками звездчатой формы. В терминальных клетках имеются каналцы с пуч-

Рис. 120 Морфология плоских червей на примере молочной планарии.

А — внешний вид молочной планарии. Б, В — внутренние органы (схема); Г — часть поперечного разреза через тело молочной планарии. Д — терминальная клетка протонефридной выделительной системы.
1 — ротовое отверстие; 2 — глотка; 3 — кишечник; 4 — протонефридии; 5 — левый боковой нервный ствол; 6 — головной нервный узел; 7 — глазок; 8 — ресничный эпителий; 9 — кольцевые мышцы; 10 — косые мышцы; 11 — поперечные мышцы; 12 — доло-вентральные мышцы; 13 — клетки паренхимы; 14 — клетки, образующие рабдиты; 15 — рабдиты; 16 — одноклеточная железа; 17 — пучок ресничек (мерцательное пламя); 18 — ядро клетки.



ком ресничек, колеблющихся подобно пламени свечи. Отсюда и название их мерцательное, или ресничное, пламя. Терминальные клетки впадают в каналцы, стенки которых состоят уже из многих клеток. Эти каналцы многочисленны, пронизывают все тело. Они открываются в боковые каналы, обладающие большим просветом, и, наконец, сообщаются с внешней средой выделительными порами. Протонефридии выполняют функции осморегуляции и удаления из организма продуктов диссимиляции. Осуществляется это благодаря тому, что терминальные клетки вибрают из паренхимы жидкость; мерцательное же пламя содействует продвижению ее по каналам к выделительным порам.

Нервная система. По сравнению с кишечнополостными существенный прогресс имеется в строении нервной системы. У ресничных червей в головном конце появляется парный мозговой ганглий и идущие от него нервные стволы, из которых наибольшего развития достигают два боковых ствола, состоящих из нервных клеток и их отростков.

Органы чувств еще примитивны. Они представлены осязательными клетками, которыми богата вся кожа, одной или несколькими парами пигментированных глазков, а у некоторых и органами равновесия — статоцистами.

Размножение. Планарии — гермафродиты со сложно построенной половой системой. У них широко развито бесполое размножение, они служат классическими объектами для изучения процессов регенерации (см. главу XI).

По вопросу о происхождении ресничных червей существуют две точки зрения. Согласно одной из них, эти черви произошли от ктенофор. По другой теории, получившей свое развитие в работах В. П. Беклемишева (1937), наиболее древними из турбеллярий следует считать бескишечных. Паренхимеллоподобный предок турбеллярий перешел, по Беклемишеву, к ползающему образу жизни, в связи с чем приобрел билатеральную симметрию.

КЛАСС СОСАЛЬЩИКИ (TREMATODES)

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Известно около 3000 видов сосальщиков. Все сосальщики — паразитические организмы. Некоторые из них являются эктопаразитами, обитающими во взрослой стадии на рыбах и земноводных, но большинство — эндопаразиты, поселяющиеся в теле беспозвоночных и позвоночных животных. В своем строении они сходны с ресничными червями, а отличия их в основном связаны с паразитическим образом жизни сосальщиков. Тело сосальщиков, сплющенное в виде листочка, покрыто плотной кутикулой. Рот расположен с брюшной стороны на переднем конце тела и вооружен мощной мускулистой присоской, которая служит для прикрепления. Кроме этой присоски, могут быть еще одна или несколько, также служащих для прикрепления к органам хозяина.

Покровы тела и аппарат движения. Под кутикулой расположен обычный для плоских червей кожно-мускульный мешок. Мышцы гладкие, залегают в три слоя.

Пищеварительная система. Ротовое отверстие ведет в мускулистую глотку, которая представляет собой мощный сосущий аппарат. За глоткой следует пищевод и обычно разветвленный, слепо заканчивающийся кишечник.

Нервная система. Расположена в виде окологлоточного нервного кольца и отходящих от него трех пар нервных стволов, связанных перемычками, из которых лучше развиты боковые стволы.

Выделительная система. Представлена мощно развитыми ветвящимися протонефридиями.

Половая система. Почти все сосальщики — гермафродиты (рис. 121). Мужская половая система состоит из пары семенников, двух семяпроводов, сливающихся в семяизвергательный канал, и копулятивного органа (цир-

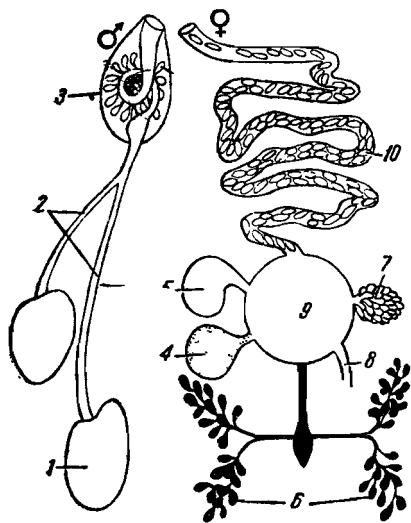


Рис. 121. Строение гермафродитной половой системы сосальщиков (схема).

1 — семенник; 2 — семяпровод; 3 — циррусная сумка с циррусом; 4 — яичник; 5 — семяприемник; 6 — желточники; 7 — тельце Мелиса; 8 — лауреров канал; 9 — оотип; 10 — матка.

рус). К женской половой системе относятся яичник, желточники, семяприемник. Три последних образования открываются в оотип, где совершается оплодотворение и окончательное формирование оплодотворенных яиц. Сюда же поступают выделения специальных желез — телец Мелиса. Из оотипа яйца поступают в матку и выводятся наружу через половое отверстие. У некоторых сосальщиков оплодотворение происходит в семяприемнике.

Осеменение бывает обычно перекрестным; реже наблюдается самоосеменение.

Для сосальщиков характерны определенная специализация и упрощение в строении некоторых органов, связанные с паразитическим образом жизни. Специализация (идиоадаптации) выражается в появлении кутикулы, в развитии на ней прикрепительных присосок, крючьев и шипиков, в мощном развитии половых органов и связанной с этим большой плодовитостью. Морфологическая дегенерация (упрощение организации) выражается в отсутствии органов чувств у половозрелых эндопаразитов.

Сосальщики произошли, по-видимому, от ресничных червей, перешедших к паразитическому образу жизни. У человека и домашних животных паразитирует несколько видов сосальщиков. Заболевания, вызванные ими, носят общее название **трематодозов**.

СОСАЛЬЩИКИ — ПАРАЗИТЫ ЧЕЛОВЕКА

Печеночный сосальщик, или фасциола (*Fasciola hepatica*) (рис. 122), — возбудитель **фасциоза**.

Локализация. Фасциола обитает в желчных протоках печени, желчном пузыре, а иногда в поджелудочной железе и других органах.

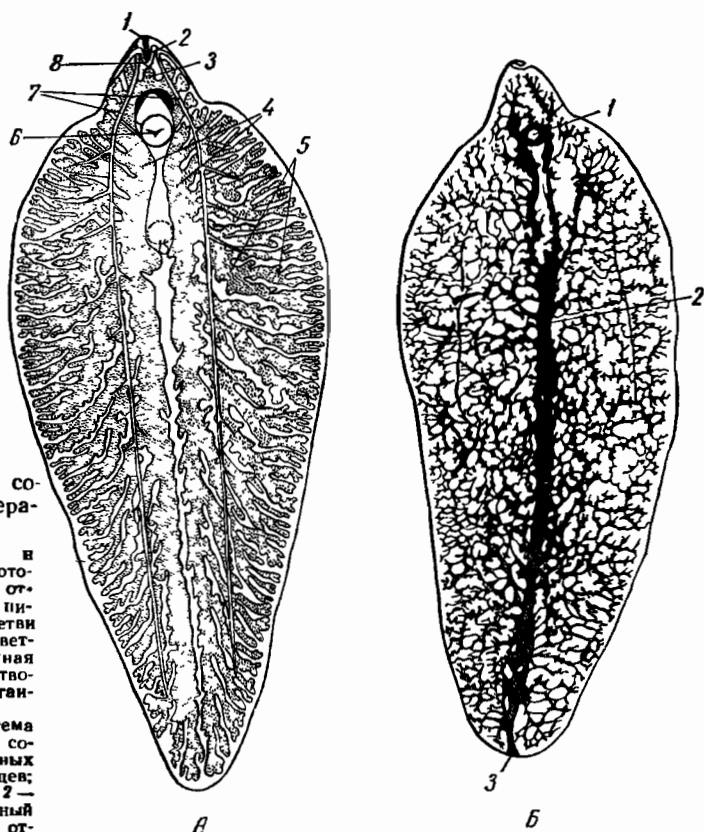


Рис. 122. Печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*).

А — пищеварительная и нервная системы: 1 — ротовая присоска и ротовое отверстие; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — главные ветви кишечника; 5 — боковые ветви кишечника; 6 — брюшная присоска; 7 — нервные стволы; 8 — окологлоточный ганглий.

Б — выделительная система печеночного сосальщика, состоящая из многочисленных выделительных канальцев; 1 — брюшная присоска; 2 — главный выделительный ствол; 3 — выделительное отверстие.

Морфофизиологические особенности. Фасциола достигает в длину 3—5 см. Чтобы отличить ее от других сосальщиков, прежде всего следует обратить внимание на размеры тела, а также на строение половых органов. Многолопастная матка находится непосредственно позади брюшной присоски, ниже матки лежит яичник, по бокам тела расположены многочисленные желточники, а всю среднюю часть тела занимают семенники. Яйца желтовато-коричневые, овальные, на одном из полюсов легко различима крышечка; размеры их около $135 \times 80 \mu$.

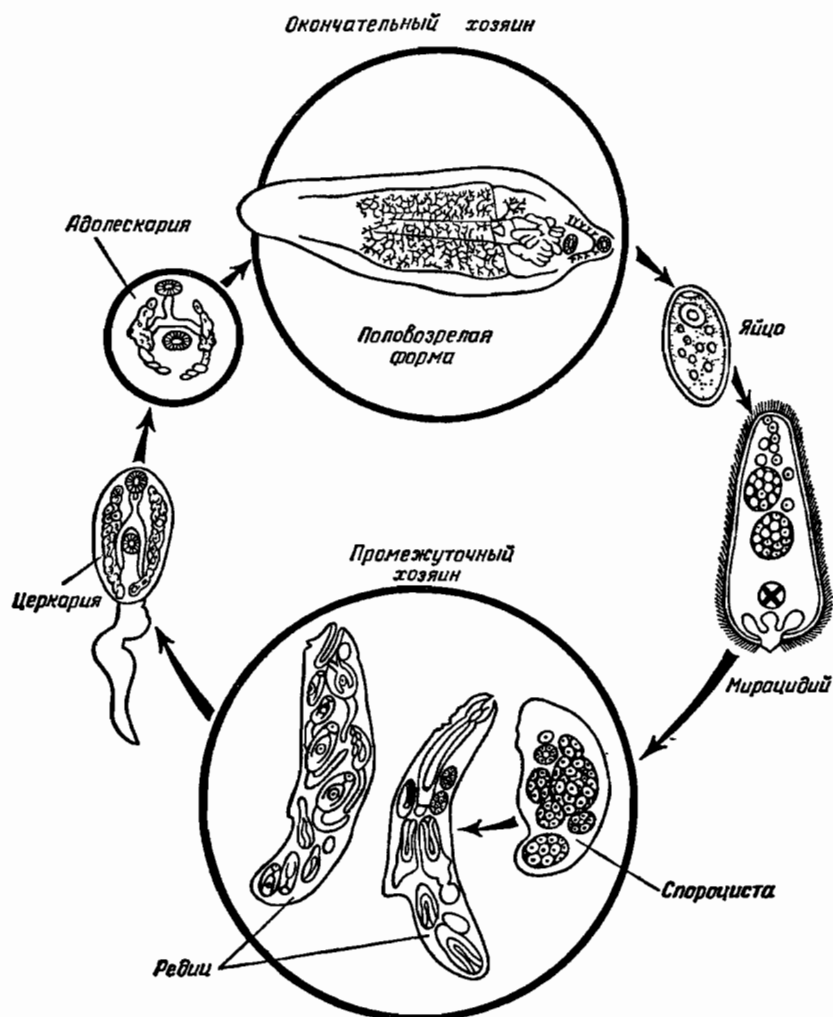


Рис. 123. Жизненный цикл печеночного сосальщика.

Жизненный цикл (рис. 123). Фасциола развивается со сменой хозяев. Окончательными хозяевами ее являются травоядные млекопитающие (крупный и мелкий рогатый скот, лошади, свиньи, кролики и др.). Изредка фасциола встречается у человека. Промежуточный хозяин — прудовик малый (*Galba truncatula*).

Яйцо фасциолы начинает развиваться, только попав в воду, где из него выходит личинка — **Мирацидий**. Мирацидий имеет светочувствительный орган — «глазок» — и снабжен ресничками, благодаря которым плавает в воде. Мирацидий активно внедряется в тело промежуточного хозяина: одного из пресноводных моллюсков — прудовика малого (*Galba truncatula*). В теле моллюска мирацидий сбрасывает ресничный покров

и проникает в печень хозяина. Далее паразит превращается в следующую личиночную стадию — спороцисту. Спороцисты напоминают бесформенный мешок, лишенный каких-либо органов, включая выделительную систему. В спороцисте партеногенетическим путем развивается новое личиночное поколение — реди и. Редии выходят из спороцисты, но продолжают паразитировать в том же хозяине. У редий уже формируется ряд органов: рот, глотка, пищеварительная трубка. Внутри редий также партеногенетически образуется последующее личиночное поколение — церкарии. В теле церкарии развиты многие органы, характерные для взрослого сосальщика. В этой стадии паразит покидает моллюска и активно передвигается в воде.

Далее свободноплавающая церкария прикрепляется к какому-либо предмету, например стеблям растений, и покрывается оболочкой. В этой личиночной стадии, называемой адолескарией, фасциола имеет шарообразную форму. Если адолескария будет заглочена животным из числа тех, которые являются окончательными хозяевами фасциолы, то в кишечнике хозяина оболочка растворяется и паразит проникает в печень, где достигает половозрелого состояния.

Таким образом, в жизненном цикле фасциолы инвазионной (т. е. способной заразить) для промежуточного хозяина стадией является мирацидий; для окончательного хозяина такой стадией является адолескария.

Скот чаще всего инвазируется, поедая траву на заливных лугах и при питье из водоемов, где могут быть адолескарии. Люди обычно заражаются через овощи (чаще всего салат), которые поливаются водой из водоемов, содержащих адолескарии.

Интересно отметить, что в жизненном цикле фасциолы имеется свободноживущая стадия — мирацидий, по своей морфологии близкая к ресничным червям, что служит одним из доказательств происхождения сосальщиков от ресничных червей.

Патогенное значение и диагностика. Фасциолы шипиками кутикулы и присосками разрушают клетки печени, что вызывает кровотечения и перерождение ткани этого органа, в результате чего может развиться цирроз. Печень увеличивается, становится бугристой. При закупорке желчных ходов появляется желтуха. Тяжесть заболевания зависит от интенсивности поражения и индивидуальной чувствительности организма людей к токсинам и другим воздействиям фасциолы. Лабораторный диагноз ставится в случае нахождения яиц фасциолы в фекалиях.

Профилактика. Знание биологических особенностей и жизненного цикла необходимо для организации борьбы и разработки рациональных профилактических мероприятий. Меры личного предупреждения заражения фасциолезом сводятся к следующему: 1) не пользоваться для питья нефильтрованной водой из опасных в этом отношении водоемов и 2) тщательно мыть овощи, употребляемые в пищу в сыром виде. Меры общественной профилактики должны быть тесно связаны с ветеринарной службой. Для предохранения скота от заражения проводят смену пастбищ, уничтожают промежуточных хозяев. Для предупреждения заражения людей большое значение имеет санитарно-просветительная работа.

Ланцетовидный сосальщик (*Dicrocoelium lanceatum*) (рис. 124, А) — возбудитель дикроelioза.

Локализация. Ланцетовидный сосальщик паразитирует в печени крупного и мелкого рогатого скота и некоторых других животных; очень редко встречается у человека.

Географическое распространение. Встречается повсеместно.

Морфология. Величина ланцетовидного сосальщика около 10 мм в длину, форма тела ланцетовидная. Отличается от *Fasciola hepatica* строением кишечника и полового аппарата. Кишечник имеет две ветви, которые гнутся по бокам тела далеко назад, где слепо заканчиваются. Два круглых семенника расположены позади брюшной присоски. Женский

аппарат состоит из маленького округлого яичника (расположенного позади семенников), парных желточников, лежащих по бокам тела, семяприемника и сильно развитой матки, занимающей заднюю часть тела. Яйца этого гельминта по окраске варьируют от желтоватых до темно-коричневых, имеют овальную форму, на одной из сторон снабжены маленькой крышечкой. Размеры $38-45 \times 22-30 \mu$.

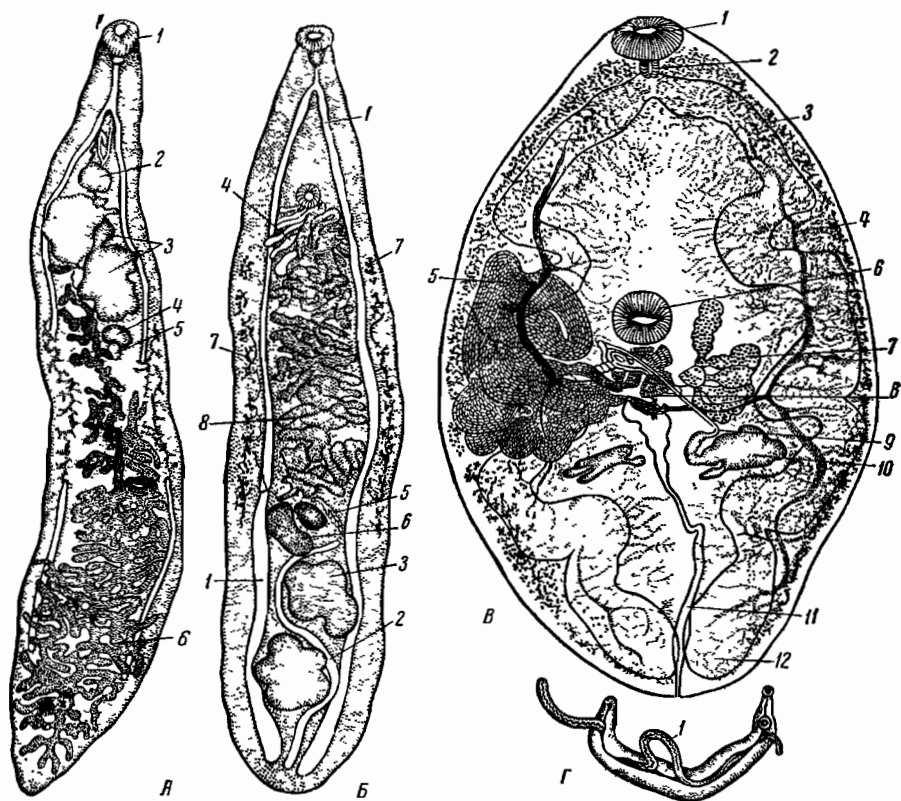


Рис. 124. Сосальщики, паразитирующие у человека.

А — ланцетовидный сосальщик *Dicrocoelium lanceatum*. 1 — ротовая присоска; 2 — брюшная присоска; 3 — семенники; 4 — яичник; 5 — семяприемник; 6 — матка; 7 — боковые ветви кишечника; 8 — главный выделительный канал; 9 — семенник; 10 — семяпровод; 11 — яичник; 12 — семяприемник; 13 — желточники; 14 — матка. Б — сибирский сосальщик (*Opisthorchis felinus*). 1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — желточники; 4 — кишечник; 5 — матка; 6 — брюшная присоска; 7 — яичник; 8 — тельце Меллиса; 9 — семявыносящий канал; 10 — семенник; 11 — выделительный канал. Г — кровяной сосальщик (*Schistosoma haematobium*). Самец держит самку в своем брюшном желобе.

Жизненный цикл. Развитие происходит со сменой двух промежуточных хозяев. Окончательные хозяева — травоядные млекопитающие; первый промежуточный хозяин — наземные моллюски, второй — муравьи. Во внешнюю среду яйца этого сосальщика попадают с фекалиями окончательного хозяина. Они к этому времени содержат внутри яйцевых оболочек уже развившийся мирацидий. Для дальнейшего развития яйцо должно быть проглочено первым промежуточным хозяином. Таким образом являются наземные моллюски из родов *Zebrina*, *Helicella* и некоторые другие. В пищеварительном тракте моллюска мирацидий освобождается из яйцевых оболочек, проникает в печень и превращается в спороцисту первого порядка, в которой развиваются спороцисты второго порядка. В последних развиваются церкарии, которые выходят из спороцист и проникают в легкое моллюска, где инцистируются, склеиваются по нескольку вместе, образуя сборные цисты. Последние выделяются со слизью наружу и попадают на растения. Если они будут съедены вторым промежу-

точным хозяином — муравьями рода *Formica*, то каждая церкария, выйдя из оболочки, превращается в следующую личиночную стадию — метациркурию. Метациркуриями инвазируются окончательные хозяева.

Заражение человека и животных происходит при случайном проглатывании муравьев с травой. Инвазированные муравьи при понижении температуры перебираются на верхушки растений и выпадают в своеобразное оцепенение, что способствует поеданию их окончательными хозяевами.

Патогенное значение и диагностика. По характеру течения заболевания дикроцелиоз сходен с фасциолезом. С целью лабораторной диагностики исследуют фекалии. При лабораторной диагностике следует помнить о возможности транзитных яиц, попавших в кишечник человека вместе со съеденной печенью домашних животных, больных дикроцелиозом.

Профилактика. Меры профилактики дикроцелиоза разработаны недостаточно. Иногда в местах выпаса скота проводят борьбу с муравьями. Однако такие мероприятия могут привести к другим нежелательным последствиям, так как муравьи являются важными почвообразователями и помощниками человека в борьбе с насекомыми-вредителями. Имеет значение также уничтожение моллюсков и дегельминтизация скота.

Кошачий, или сибирский, сосальщик (*Opisthorchis felineus*) (рис. 124, Б) — возбудитель описторхоза. Это заболевание впервые описал К. Н. Виноградов в 1891 г.

Локализация. Кошачий сосальщик — паразит печени, желчного пузыря и поджелудочной железы человека, кошки, собаки и диких плотоядных животных, поедающих сырую рыбу.

Географическое распространение. В нашей стране очаги описторхоза распространены по рекам Сибири, особенно по берегам рек Обь-Иртышского бассейна. В некоторых населенных пунктах этого географического района заболеваемость населения описторхозом достигает 90—100%. Отдельные очаги зарегистрированы в Прибалтике, по берегам Волги и на Украине, по берегам Днепра и его притокам, по Южному Бугу.

Морфологические особенности. Кошачий сосальщик — червь бледно-желтого цвета, длиной 4—13 мм. В средней части тела находится разветвленная матка, за ней следует округлый яичник и в задней части тела — два розетковидных семенника. Яйца кошачьего сосальщика желтоватые, овальной формы, на переднем конце имеют крышечку, размеры их 26—30×10—15 м.

Жизненный цикл (рис. 125). Окончательными хозяевами кошачьего сосальщика могут быть человек и плотоядные млекопитающие. Яйцо с мирацидием должно попасть в пресную воду. Если здесь оно будет заглочено моллюском, то в задней кишке его мирацидий выходит из яйца, проникает в печень и превращается в спороцисту. В последней развивается поколение редий, а в них — поколение церкарий. Церкарии имеют хвост, который служит органом поступательного движения при плавании. Церкарии покидают моллюска, выходят в воду, плавают в ней и активно вбуравливаются в тело рыбы или заглатываются ею и далее проникают в подкожную клетчатку и мышцы. Вокруг паразита формируются две оболочки: гиалиновая, образуемая паразитом, и соединительнотканная, выделяемая хозяином. Эта стадия развития сосальщика носит название метациркурии. При поедании окончательным хозяином (например, человеком) сырой или вяленой рыбы метациркурии попадают в его пищеварительный тракт. Здесь метациркурии освобождаются из оболочек: соединительнотканная оболочка переваривается пепсином в желудке, а гиалиновая — растворяется в двенадцатиперстной кишке. Далее паразит проникает в желчный пузырь и печень, где достигает половой зрелости.

Таким образом, для первого промежуточного хозяина инвазионной стадией является яйцо, содержащее мирацидий, для второго — церкарий, для окончательного хозяина — метациркурий.

Описторхоз — природноочаговая болезнь. Очаги ее связаны с местами обитания моллюска *Bithynia leachi*. В заражении описторхозом наибольшую роль играют бытовые факторы, например широко распространенная в Сибири привычка употреблять в пищу сырую рыбу. В очагах опис-

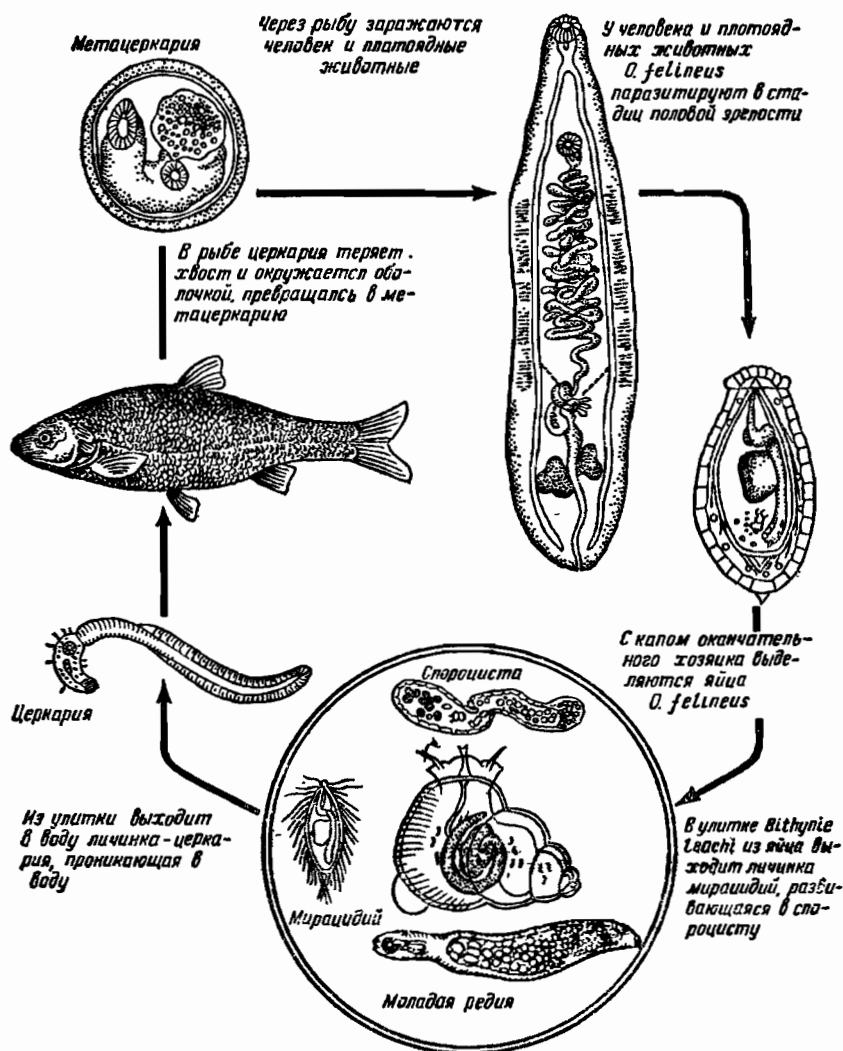


Рис. 125. Жизненный цикл кошачьего сосальщика.

торхоза рыба бывает весьма часто интенсивно поражена метацеркариями описторхиса. В эпидемиологии описторхоза ведущую роль играет уровень разлива реки. При небольшом разливе моллюски и мальки рыб либо совсем остаются свободными от личинок кошачьего сосальщика, либо заражены ими незначительно.

Патогенное значение и диагностика. Описторхоз — тяжелое заболевание; при большом числе паразитов оно может закончиться смертью. Известны случаи нахождения в печени человека до 25 000 этих сосальщиков. У части больных зарегистрирован рак печени, развитие которого, возможно, в какой-то мере провоцируется систематическим раздражением этого органа сосальщиками. Лабораторный диагноз ставится в случае обнаружения яиц в фекалиях и дуоденальном соке. Яйца желтоватые, овальной формы, суженные к полюсу, на котором находится крышечка.

Профилактика. Употребление в пищу только хорошо проваренной или прожаренной рыбы. Необходимо проведение санитарно-просветительной работы, направленной на внедрение мер личной профилактики.

Клонорхис (*Clonorchis sinensis*) — возбудитель клонорхоза, встречающийся на Дальнем Востоке, в Китае и Японии. По морфологии и биологии клонорхис очень близок к кошачьему сосальщику. Промежуточными хозяевами для этого сосальщика служат дальневосточные моллюски и рыба, от которых и происходит заражение. При диагностических лабораторных исследованиях яйца *Opisthorchis felinus* и *Clonorchis sinensis* практически почти неотличимы.

Кровяные сосальщики, или шистосомы (см. рис. 124, Г) — возбудители шистоматозов.

Локализация. Все шистосомы живут в кровеносных сосудах, как правило, в венах.

Географическое распространение. Шистосомы встречаются в ряде стран (см. ниже) с тропическим и субтропическим климатом.

Морфологические особенности. В отличие от других видов кровяные сосальщики раздельнополы. Молодые особи живут раздельно, но по достижении половой зрелости (примерно в возрасте 6 месяцев) соединяются попарно. У самца тело шире и короче, чем у самки. Так, длина его у самцов 10—15 мм, у самок — до 20 мм. На брюшной стороне самца находится желобок, в котором лежит самка.

Жизненный цикл. Для некоторых видов шистосом окончательным хозяином является только человек, для других наряду с человеком окончательными хозяевами могут быть и другие млекопитающие. Промежуточные хозяева — несколько видов пресноводных моллюсков. Из яйца, попавшего в воду, выходит мирацидий, который является инвазионной стадией для моллюсков. В теле моллюсков у шистосом последовательно проходят два поколения спороцист, после чего образуются церкарии, являющиеся инвазионной стадией для окончательного хозяина. Церкарии выходят из промежуточного хозяина, плавают в воде и активно вбуравливаются в тело человека обычно при купании, работе в воде и на рисовых полях, питье воды из рек и оросительных систем и т. д. Одежда не препятствует проникновению церкарий в окончательного хозяина.

Известно три вида кровяных трематод, паразитирующих у человека. Они отличаются рядом биологических особенностей, местами локализации в теле хозяина и географическим распространением. Шистозоматозы — природноочаговые заболевания.

Schistosoma haematobium — возбудитель урогенитального шистозоматоза (или бильгарциоза), паразит крупных вен брюшной полости и органов выделительной системы. Эта трематода распространена в ОАР, Южной Африке, Иране, Австралии и других странах. Обызвествленные яйца этой шистосомы обнаружены в египетских мумиях, что говорит о значительной древности этого паразита человека. Окончательным хозяином для него является только человек. Яйца паразита, разрушая стенку кровеносных сосудов, попадают в мочеточники или мочевой пузырь и с мочой выводятся во внешнюю среду. Дальнейшее развитие и пути заражения изложены выше.

Диагноз ставится на основании окрашивания мочи в кровавый цвет и нахождения яиц паразита при микроскопическом исследовании мочи.

Schistosoma mansoni — возбудитель кишечного шистозоматоза (или бильгарциоза) — паразитирует в венах брыжейки и кишечника. Распространен в Африке, Индонезии, Южной Америке. Яйца попадают в кишечник хозяина и с фекалиями выводятся во внешнюю среду. Лабораторный диагноз ставится в случае нахождения яиц в фекалиях.

Schistosoma japonicum — возбудитель японского шистозоматоза. Как и предыдущая шистосома, паразитирует в кровеносных сосудах кишечника. Распространена в Южной Японии, Южном Китае, на Филиппинах.

Окончательными хозяевами наряду с человеком могут быть дикие и домашние млекопитающие. Заболевание очень тяжелое и часто заканчивается смертью. Лабораторный диагноз ставится в случае нахождения яиц трематоды в фекалиях.

Профилактика. Методы личной профилактики сводятся к тому, чтобы не купаться и не иметь контакта с водой в тех водоемах, где могут быть церкарии шистосом. Общественная профилактика состоит в предохранении водоемов от загрязнения человеческими выделениями.

Легочный сосальщик (*Paragonimus ringeri*, рис. 124, В) вызывает заболевание — **парагонимоз**.

Локализация. Легочный сосальщик паразитирует в легких человека, плотоядных животных и свиней.

Географическое распространение. Парагонимоз — природноочаговое заболевание, распространенное в странах Восточной Азии; в СССР встречается на Дальнем Востоке.

Морфология. Тело сосальщика имеет яйцевидную форму и покрыто шипиками; длина его от 7,5 до 16 мм.

Жизненный цикл. Легочный сосальщик развивается со сменой двух промежуточных хозяев. Первый — пресноводные моллюски, второй — пресноводные раки и крабы. Заражение окончательного хозяина наступает при употреблении в пищу раков и крабов, не подвергавшихся термической обработке.

Патогенное значение и диагностика. Парагонимоз по характеру течения заболевания может напоминать туберкулез. При этом заболевании обильно отходит ржаво-коричневая мокрота, в которой обнаруживаются яйца двуустки. Они сравнительно крупные (около 0,1 мм), овальные, окрашены в золотисто-коричневый цвет.

Профилактика. Личная — не употреблять в пищу сырых пресноводных крабов, общественная — санитарное просвещение.

КЛАСС ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ (CESTOIDEA)

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Известно около 1800 видов ленточных червей. Все они — облигатные эндопаразиты, в половозрелой стадии паразитирующие в кишечнике. Их тело сплющено в дорсо-вентральном направлении, имеет форму ленты. На переднем конце его находится головка — **сколекс**, далее — **шейка** и **стробила**, состоящая из члеников — **проглоттид**.

Сколекс может быть различной формы, более или менее округлый либо уплощенный; он снабжен приспособлениями для прикрепления к стенке кишечника — присосками, присасывательными щелями и крючьями. Наличие тех или иных органов прикрепления и их число характеризуют различные виды цестод. Новые проглоттиды отпочковываются от шейки, в силу чего образовавшиеся ранее членики отодвигаются назад. Таким образом, чем дальше от шейки, тем членики старше.

Покровы тела. Снаружи тело червя покрыто кожно-мускульным мешком; внешняя часть его — кутикула, под ней — слой эпителиальных клеток, затем мышцы. Паразит остается целым и не подвергается перевариванию в кишечнике хозяина вследствие того, что кутикула цестод выделяет антипротеолитический фермент.

Пищеварительная система отсутствует. Цестоды живут в кишечнике хозяина, где окружены жидким питательным материалом, который они всасывают осмотически всей поверхностью тела.

У ленточных червей в связи с обитанием в бескислородной среде биологические процессы протекают по типу брожения.

Выделительная система построена по типу протонефридиев. Главные стволы протонефридиев расположены по два с каждой стороны тела.

Нервная система состоит из переднего нервного узла (ганглия), расположенного в сколексе, и двух главных боковых стволов, тянущихся вдоль всего тела. Органы чувств, кроме осязания, отсутствуют.

Половая система. В проглоттидах, ближайших к шейке, еще отсутствует, но по мере роста члеников начинает развиваться; вначале появляются мужские, а затем и женские органы. Гермафродитные проглоттиды в средней части стробилы достигают половой зрелости. В них находятся яичник, желточник, влагалище, оотип и обычно еще недоразвитая матка, а также семенники, протоки которых сливаются в семязвергательный канал. Конец семязвергательного канала представляет собой копулятивный орган — циррус (рис. 126).

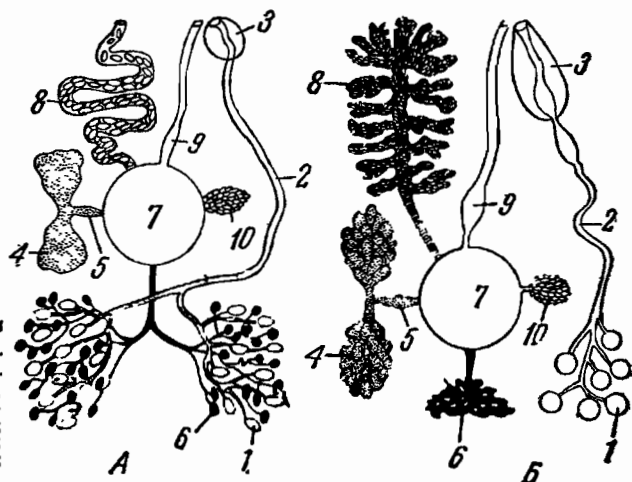


Рис. 126. Схема строения половой системы цестод.

А — лентецы; Б — цепни; 1 — семенники; 2 — семяпроводы; 3 — циррус в циррусной сумке; 4 — яичник; 5 — яйцевод; 6 — желточник; 7 — оотип; 8 — матка; 9 — влагалище; 10 — тельце Мелиса.

У многих видов цестод матка наружного отверстия не имеет. В таких случаях она сильно разрастается, а к этому времени другие части полового аппарата заканчивают свою функцию и подвергаются обратному развитию. Их место занимают разветвления матки. Задние членики стробилы отрываются и выводятся во внешнюю среду. Строение матки у цестод различных видов весьма характерно и является систематическим признаком, используемым также при диагностике заболеваний. У некоторых цестод выводное отверстие матки имеется и через него яйца с онкосферами выводятся наружу.

Осеменение перекрестное, но иногда наблюдается слияние половых клеток, образовавшихся в одном и том же членике или разных члениках одного и того же червя.

Развитие. Первые стадии развития оплодотворенного яйца, вплоть до образования зародыша, протекают в матке. Здесь внутри оболочки яйца развивается шестикрючный зародыш — онкосфера.

Для дальнейшего развития онкосфера должна попасть в промежуточного хозяина, в органах которого она развивается в личинку — финку. Строение финок различно и характерно для каждого вида цестод. Различают: 1) плероциркоид, похожий на червяка и не имеющий пузыря в задней части; на переднем конце его тела находятся две присасывательные бороздки; 2) цистицерк, имеющий форму пузыря, заполненного жидкостью, внутри которого ввернута головка с присосками; головка может выворачиваться наружу; 3) цистицеркоид, у которого спереди имеется вздутая часть с ввернутой головкой, а на заднем конце находится хвостовидный придаток с крючьями; 4) ценур — пузырь с несколькими ввернутыми головками; 5) эхинококк — большой материнский пузырь с дочерними и внучатыми пузырями внутри; в по-

следних развиваются сколексы; полость пузыря заполнена жидкостью, содержащей продукты жизнедеятельности паразита.

Развитие личинок во взрослую половозрелую форму происходит в кишечнике окончательного хозяина, где пузырь распадается, головка под влиянием пищеварительных соков выворачивается и прикрепляется к стенке кишечника. Позади шейки начинается развитие проглоттид. Окончательные хозяева заражаются обычно, поедая зараженных промежуточных хозяев. Теми и другими в большинстве случаев являются позвоночные.

Произошли ленточные черви, по-видимому, от ресничных. Отсутствие кишечника сближает их с бескишечными турбелляриями. Паразитический образ жизни сохранил эту примитивную черту, а наряду с ней обусловил развитие специализированных признаков (идеоадаптаций), таких, как органы фиксации, сильное развитие половой системы, расчленение тела на проглоттиды. Другой точки зрения на филогению ленточных придерживается советский исследователь Б. Е. Быховский, высказавший предположение, что ленточные черви произошли от одной из групп древних сосальщиков.

ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ — ПАРАЗИТЫ ЧЕЛОВЕКА

Цепень вооруженный (*Taenia solium*) — возбудитель заболевания, называемого тениозом (рис. 127, А, Б).

Локализация. В ленточной стадии паразит кишечника в стадии финки изредка может находиться в мышцах человека.

Географическое распространение. Повсеместное.

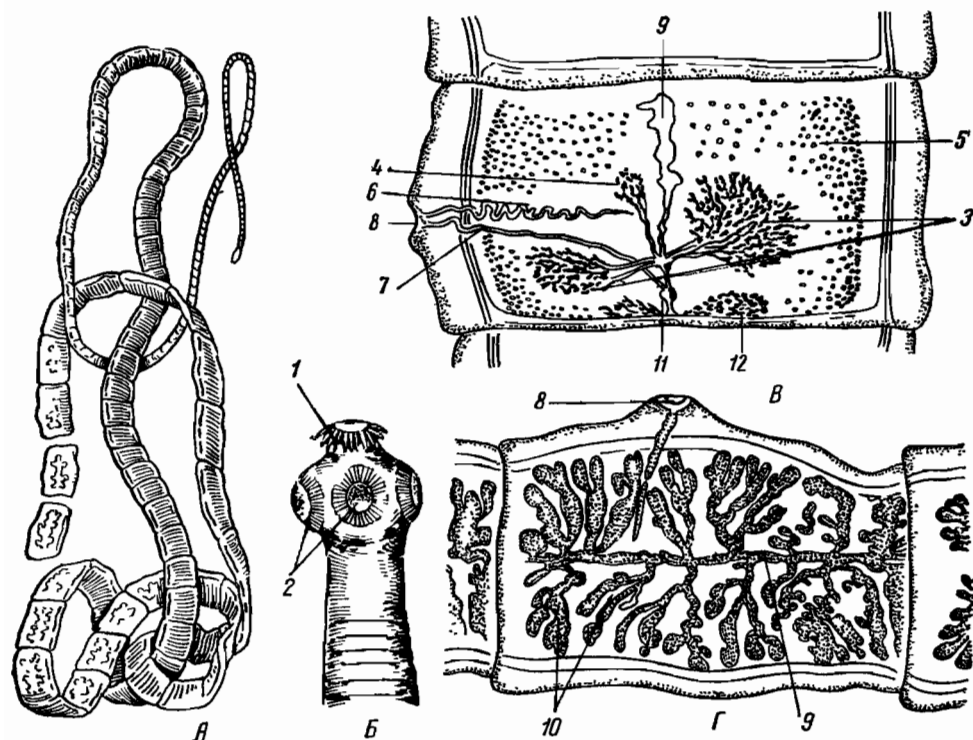


Рис. 127. Цепень вооруженный (*Taenia solium*).

А — Стробила; Б — сколекс; В — гермафродитная проглоттида; Г — зрелая проглоттида. 1 — крючья на сколексе; 2 — присоски; 3 — яичник; 4 — третья (добавочная) доля яичника; 5 — семенники; 6 — семяпровод; 7 — влагалище; 8 — циркулярная сумка; 9 — главный ствол матки; 10 — боковые ответвления матки; 11 — тельце Мелы; 12 — желточник.

Морфологические особенности. Половозрелые формы, достигающие в длину 2—3 м, имеют 800—900 члеников. У гермафродитных проглоттид (рис. 127, В) мужской половой аппарат состоит из нескольких сот семенников, извилистого семяизвергательного канала, расположенного поперек членика, переходящего в циррус; последний на боку членика может выворачиваться наружу. К женской половой системе относятся трехдольчатый яичник, матка и желточник. Матка не имеет выводного отвер-

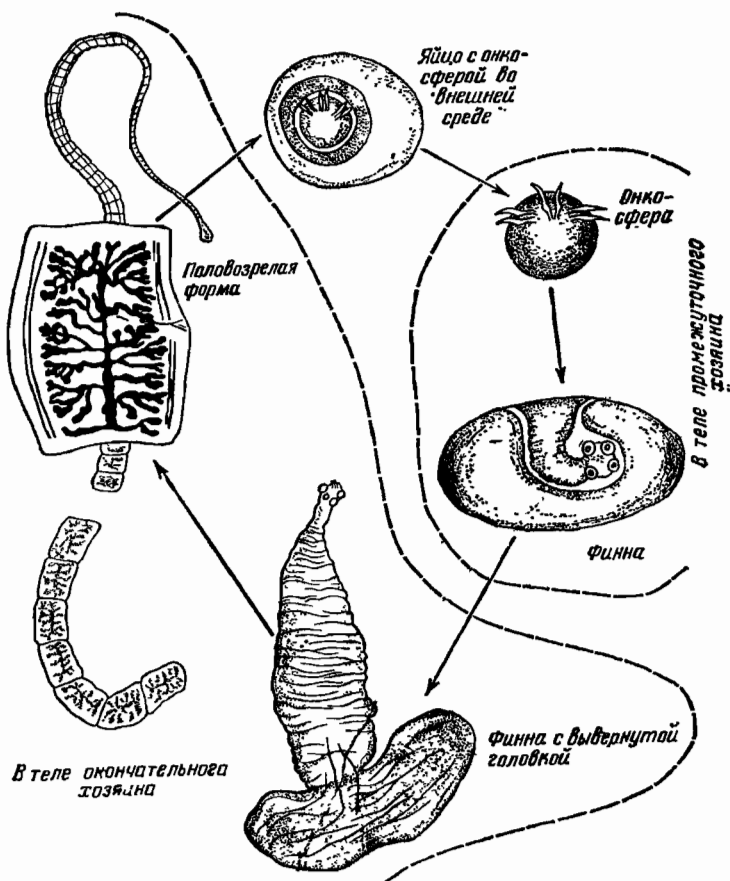


Рис. 128. Цикл развития вооруженного цепня.

стия; по мере наполнения яйцами в ней образуются боковые ветви Проглоттиды, находящиеся на конце стробилы, содержат матки с 7—12 боковыми ветвями. Эти членики отрываются и с фекалиями выносятся в окружающую среду. В каждой проглоттиде содержится до 55 000 онкосфер, окруженных яйцевыми оболочками.

Жизненный цикл (рис. 128). Окончательный хозяин — человек. Промежуточный хозяин — свинья, изредка человек. Заражение свиней происходит при поедании нечистот, в которых могут оказаться проглоттиды цепня вооруженного. В желудке свиньи из яиц выходят шестикрючные зародыши — онкосферы, которые проникают в мышцы, где через 2 месяца превращаются в финку — цистицерк. В свином мясе цистицерки, имеющие величину рисового зерна, видны невооруженным глазом. В цистицерке находится свернутый сколекс.

Заражение человека происходит при употреблении в пищу сырой или термически недостаточно обработанной свинины. Под действием пищеварительных соков из цистицерка выворачивается сколекс, позади него начинают отпочковываться членики. Через 2—3 месяца гельминт достигает

половой зрелости. Таким образом, инвазионной стадией для промежуточного хозяина являются яйца, содержащие онкосферы, для окончательно-го хозяина — финки.

Патогенное значение и диагностика. Тениоз проявляется в расстройст-вах функции пищеварительной системы, появлении малокровия, общей слабости. Диагноз ставится в случае нахождения зрелых проглоттид во-оруженного цепня в фекалиях человека.

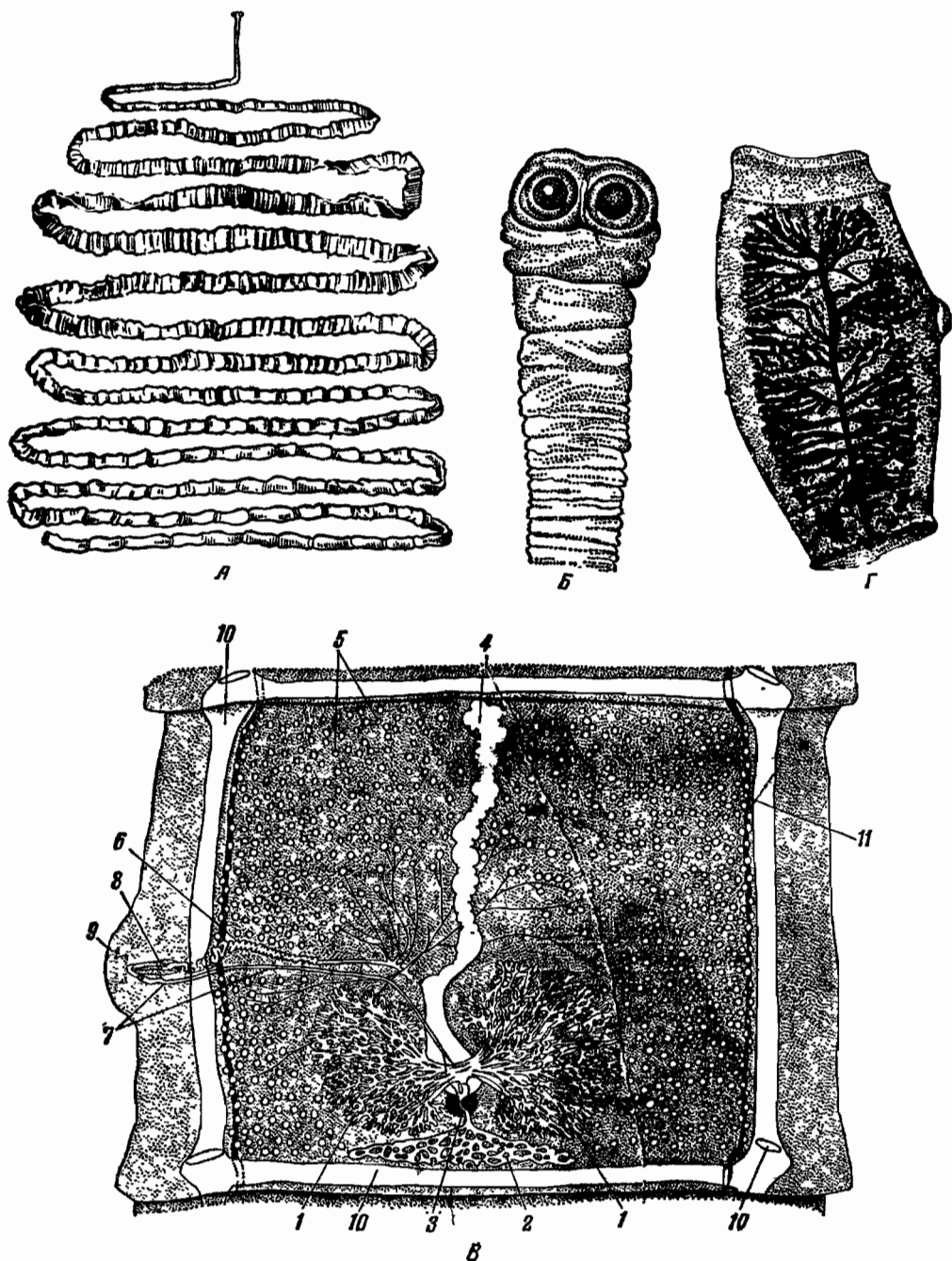


Рис 129. Цепень невооруженный (*Taeniarrhynchus saginatus*).

А — весь червь; Б — сколекс; В — гермафродитная проглоттида; Г — зрелая проглоттида. 1 — яичник; 2 — желточник; 3 — тельце Меллиса; 4 — матка; 5 — семенники; 6 — семяпровод; 7 — влагалище; 8 — циррусная сумка; 9 — половая клоака.

Человек может стать промежуточным хозяином вооруженного цепня, если яйца этого гельминта окажутся случайно проглоченными. Кроме того, у больных тениозом при рвоте возможно попадание проглоттид *Taenia solium* в желудок. Здесь они подвергаются перевариванию, и из яиц выходят онкосферы, которые могут образовать цистицерки в тканях глаза, мозга, мышцах и т. д. Цистицеркоз мозга бывает причиной смерти, цистицеркоз глаз — потери зрения. Цистицерки из глаз удаляются хирургическим путем.

Профилактика. Личная — не употреблять в пищу сырой и полусырой свинины, общественная — согласованная работа санитарной и ветеринарной служб. Для предупреждения заражения свиней необходимо санитарное благоустройство населенных мест, обследование работников, занятых в животноводстве. Для предупреждения заражения людей мерой общественной профилактики является обязательная ветеринарная экспертиза свинины.

Цепень невооруженный (*Taeniarhynchus saginatus*). Возбудитель тениаринхоза (рис. 129).

Локализация. В ленточной стадии паразитирует в кишечнике человека.

Географическое распространение. Повсеместное.

Морфологические особенности. Цепень невооруженный в половозрелом состоянии достигает в длину 12 м, число проглоттид достигает 2000. На сколексе 4 присоски, крючьев нет, поэтому цепень называется невооруженным.

В средней части стробилы каждый гермафродитный членик (рис. 129, В) имеет до 1000 пузыревидных семенников. В яичнике две дольки. Матка постепенно наполняется оплодотворенными яйцами и образует боковые ветви. Число их в зрелых члениках варьирует от 17 до 35 с каждой стороны (рис. 129, Г). Число яиц в каждой из таких проглоттид достигает 175 000.

Жизненный цикл. Окончательный хозяин для цепня невооруженного — человек, промежуточный хозяин — крупный рогатый скот; последний заражается, поедая проглоттиды, которые могут попасть на траву, в сено или другой корм. В желудке скота из яиц выходят шестикрючные онкосферы, образующие в мышцах финнозную стадию, в виде цистицерков. Человек заражается при употреблении сырой или полусырой говядины. Таким образом, инвазионной стадией для промежуточного хозяина являются яйца, содержащие онкосферы, для окончательного хозяина — финки.

Патогенное значение и диагностика. По своему характеру заболевание сходно с тениозом. Диагноз ставится на основании нахождения проглоттид, которые можно обнаружить не только в фекалиях, — они активно выползают из анального отверстия и ползают по телу и белью, привлекая внимание больного.

Профилактика. Личная — не есть сырой и полусырой говядины, общественная — аналогична мерам, проводимым при тениозе.

В Советском Союзе поставлена задача в ближайшие годы ликвидировать тениаринхоз. Реальность этой задачи обоснована тем, что больные тениаринхозом выявляются сравнительно легко, имеются радикальные средства лечения и разработаны профилактические мероприятия, которые заключаются в разрыве эпидемической цепи. Во избежание заражения скота проводится активное выявление больных поголовно среди всего населения страны. Особенно тщательно обследуются работники, связанные с животноводством. Проводится обязательное лечение больных. Осуществляются мероприятия по санитарному благоустройству населенных пунктов.

Для предохранения людей от заражения усилена ветеринарная экспертиза всех туш на мясокомбинатах, бойнях и рынках. Проводится большая санитарно-просветительная работа.

Цепень карликовый (*Hymenolepis nana*). Возбудитель гименолепидоза (рис. 130, А).

Локализация. Тонкий кишечник.

Географическое распространение. Повсеместное.

Морфофизиологические особенности. Карликовый цепень имеет величину от 1 до 3 см. В стробиле до 200 члеников и больше. На грушевидном сколексе расположены 4 присоски и хоботок с венчиком из 24—30 крючьев.

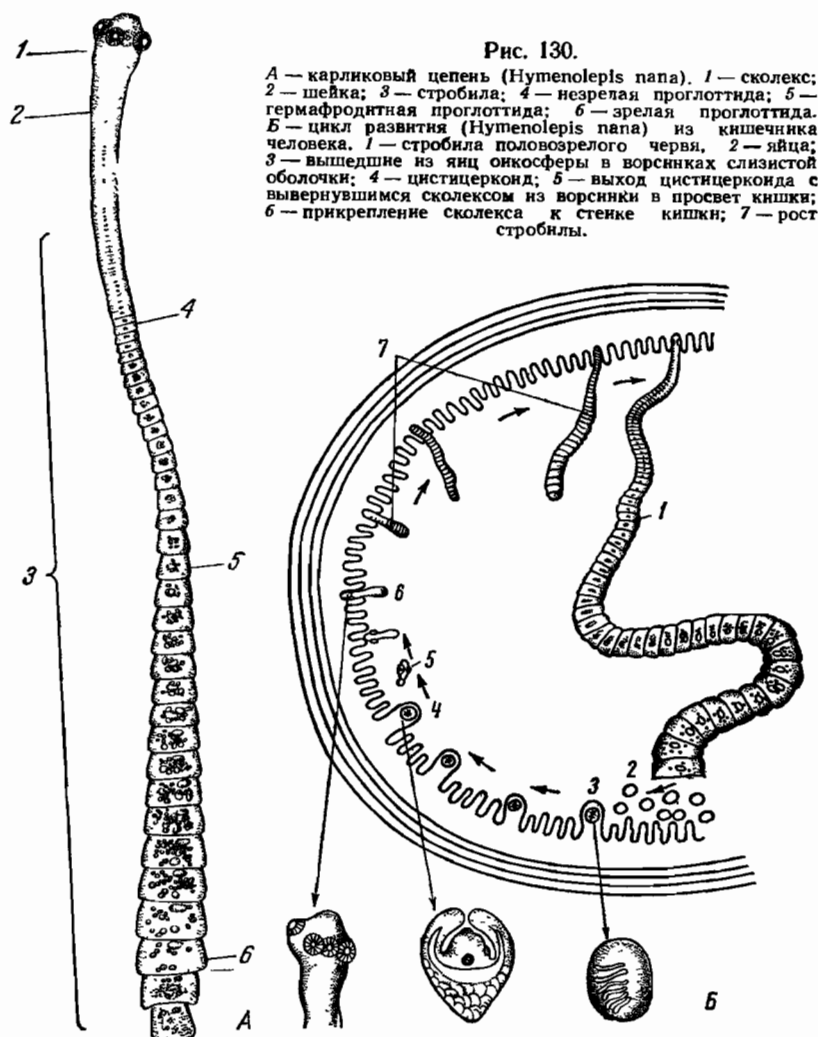


Рис. 130.

А — карликовый цепень (*Hymenolepis nana*). 1 — сколекс; 2 — шейка; 3 — стробила; 4 — незрелая проглоттида; 5 — гермафродитная проглоттида; 6 — зрелая проглоттида. Б — цикл развития (*Hymenolepis nana*) из кишечника человека. 1 — стробила половозрелого червя, 2 — яйца; 3 — вышедшие из яиц онкосферы в ворсинках слизистой оболочки; 4 — цистицерк; 5 — выход цистицерка с вывернувшимся сколексом из ворсинки в просвет кишки; 6 — прикрепление сколекса к стенке кишки; 7 — рост стробилы.

Жизненный цикл (рис. 130, Б). Для карликового цепня человек одновременно является окончательным и промежуточным хозяином. Из кишечника человека яйца этого паразита выделяются уже вполне зрелыми. При проглатывании их под действием пищеварительных соков выходят онкосферы, внедряющиеся в ворсинки кишечника. Здесь развиваются цистицерки. Пораженные ворсинки через несколько дней разрушаются и цистицерки попадают в просвет кишки. Молодые цепни прикрепляются к слизистой оболочке кишечника и достигают половой зрелости. Известны случаи, когда в кишечнике человека находили до 1500 карликовых цепней.

Патогенное значение и диагностика. Карликовым цепнем поражаются преимущественно дети дошкольного возраста. У детей от 7 до 14 лет гименолепидоз наблюдается реже, а в более старшем возрасте почти не

встречается. Патогенное действие выражается в разрушении большого числа ворсинок кишечника и токсическом действии продуктов жизнедеятельности гельминтов. При гименолепидозе появляются головные боли и боли в животе, расстройство кишечника и нервной системы, характерны жалобы на общую слабость и быструю утомляемость. Дети становятся капризными и раздражительными.

Заражение происходит при проглатывании яиц. Заносятся они в рот главным образом загрязненными руками, поэтому очень часто имеет место аутоинвазия (самозаражение). Диагноз ставится в случае нахождения яиц в фекалиях.

Профилактика. Основные меры общественной и личной профилактики — строжайшее соблюдение правил личной гигиены, привитие гигиенических навыков детям, мытье рук перед едой и после посещения уборной, санитарно-просветительная работа, проводимая среди родителей и работников детских учреждений, тщательная уборка детских учреждений, особенно уборных, стерилизация игрушек.

Эхинококк (*Echinococcus granulosus*). Возбудитель эхинококкоза (рис. 131).

Локализация. В личиночной стадии различные внутренние органы.

Географическое распространение. По всему земному шару, но неравномерно. У нас в стране на юго-востоке встречается чаще, чем в других районах.

Морфологические особенности. Половозрелая форма эхинококка имеет в длину 2—6 мм, состоит из 3—4 члеников. Предпоследний из них — гермафродитный, последний — зрелый, матка которого содержит до 5000 яиц с развитыми онкосферами. На сколексе 4 присоски и хоботок с двумя венчиками крючьев.

Жизненный цикл (рис. 132). Окончательные хозяева — собака, волк, шакал, промежуточные хозяева — человек, крупный и мелкий рогатый скот, свиньи, верблюды, кролики и многие другие млекопитающие. В фекалиях окончательных хозяев, пораженных цепнем эхинококка, находятся яйца паразитов. Кроме того, половозрелые членики могут выползать из анального отверстия и ползать по шерсти собаки, оставляя на ней яйца, которыми загрязняются пастбища. Овцы, ложась на землю, загрязняют шерсть яйцами гельминта.

Человек заражается, проглатывая яйца. Чаще всего они попадают на руки с шерсти собак или овец, а затем заносятся в рот. В желудке из яйца эхинококка выходит онкосфера, которая проникает в кровеносные сосуды и током крови заносится в различные органы. Известны случаи, когда эхинококк у человека достигал размеров детской головки, а у животных — веса до 64 кг. Стенка пузыря включает наружную слоистую капсулу и внутреннюю паренхиматозную оболочку. На последней образуются дочерние пузыри с выводковыми камерами, содержащими сколексы. Полость пузыря заполнена жидкостью, содержащей продукты жизнедеятельности паразита.

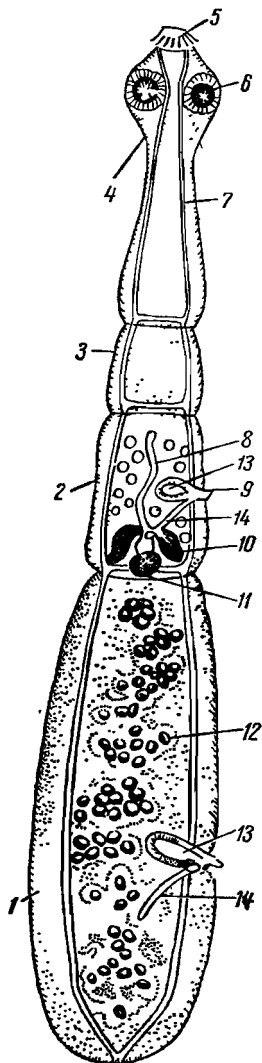


Рис. 131. Цепень эхинококка (*Echinococcus granulosus*).

1 — зрелая проглоттида с яйцами; 2 — гермафродитная проглоттида; 3 — незрелая проглоттида; 4 — головка; 5 — хоботок; 6 — присоска; 7 — канал выделительной системы; 8 — зачаток матки; 9 — половое отверстие; 10 — яичник; 11 — желточник; 12 — зрелые яйца в матке; 13 — мешок копулятивного органа; 14 — влажная галица.

В биологическом цикле развития эхинококка человек — слепая ветвь. С ним не связано поддержание существования вида, так как трупы людей лишь в исключительных случаях могут стать добычей окончательных хозяев. Последние заражаются эхинококком, поедая пораженные органы травоядных животных; промежуточные хозяева инвазируются, заглатывая яйца эхинококка, которые могут находиться на траве пастбища, что бывает когда собаки, охраняющие стадо, заражены эхинококкозом. Итак, инвазионной стадией для промежуточного хозяина являются яйца гельминта, содержащие онкосферы, для окончательного хозяина — финнозная стадия — пузыри эхинококка.

Патогенное значение и диагностика. Болезнетворное действие эхинококка на организм человека значительно. Оно связано с разрушением тканей и затруднением функционирования органов, где паразитирует эхинококк, а также с общей интоксикацией. Лечение только хирургическое. Диагноз ставится путем прощупывания опухоли и постановки специальной реакции Казони, заключающейся в следующем: в кожу руки вводят 0,2 мл жидкости из пузыря эхинококка; если на месте инъекции в течение 15—20 минут появится образование похожее на прыщ, это говорит о положительной реакции. Для выявления больных собак исследуют фекалии.

Профилактика. Личная — соблюдение правил личной гигиены, мытье рук перед едой, после контакта с собаками, крупным и мелким рогатым скотом. Меры общественной профилактики: нельзя допускать скармливания собакам органов животных, пораженных эхинококком; необходимо уничтожение бродячих, а также обследование и лечение служебных и используемых в хозяйственных целях собак.

Альвеококк (*Alveococcus multilocularis*). Возбудитель многокамерного, или альвеолярного, эхинококкоза.

Локализация. Та же, что и у эхинококка.

Географическое распространение. Альвеолярный эхинококкоз регистрируется значительно реже эхинококкоза. Очаги альвеолярного эхинококкоза отмечены в Европе, Азии, Северной Америке. В нашей стране встречается преимущественно в Сибири.

Морфология. У взрослых гельминтов — возбудителей эхинококкоза и альвеококкоза сходна.

Жизненный цикл. Окончательными хозяевами альвеококка являются лисицы, собаки и кошки, промежуточные хозяева — мышевидные грызуны, изредка человек. Альвеококкоз — природноочаговый гельминтоз. Существование его связано с циркуляцией паразита среди диких животных.

Патогенное значение и диагностика. Альвеолярный эхинококкоз поражает печень, легкие, иногда встречается и в других органах. Личиночная стадия альвеококка представляет собой мелкобугристый пузырь, состоящий из большого числа более мелких пузырьков. Пузырь способен к прорастанию в близлежащие ткани. Отмечаются метастазы в легких, центральной нервной системе, лимфатических узлах. С успехом применяется иммунодиагностика. Лечение только хирургическое.

Профилактика. Соблюдение правил личной гигиены. К мерам общественной профилактики следует отнести распространение гигиенических знаний.

Лентец широкий (*Diphyllobothrium latum*). Возбудитель дифиллоботриоза (рис. 133).

Локализация. Паразит тонкого кишечника человека.

Географическое распространение. По всему земному шару очаги дифиллоботриоза приурочены к местностям с большим количеством водоемов. В нашей стране дифиллоботриоз наиболее распространен в Карелии, Ленинградской области, Прибалтике; отдельные очаги отмечены по Волге, Днестру и другим крупным рекам.

Морфофизиологические особенности. Лентец широкий в половозрелом состоянии достигает в длину 10 м и более, стробила может иметь до 4000 проглоттид. Сколекс лишен присосок, паразит прикрепляется к стенкам кишечника при помощи присасывательных бороздок — ботрий

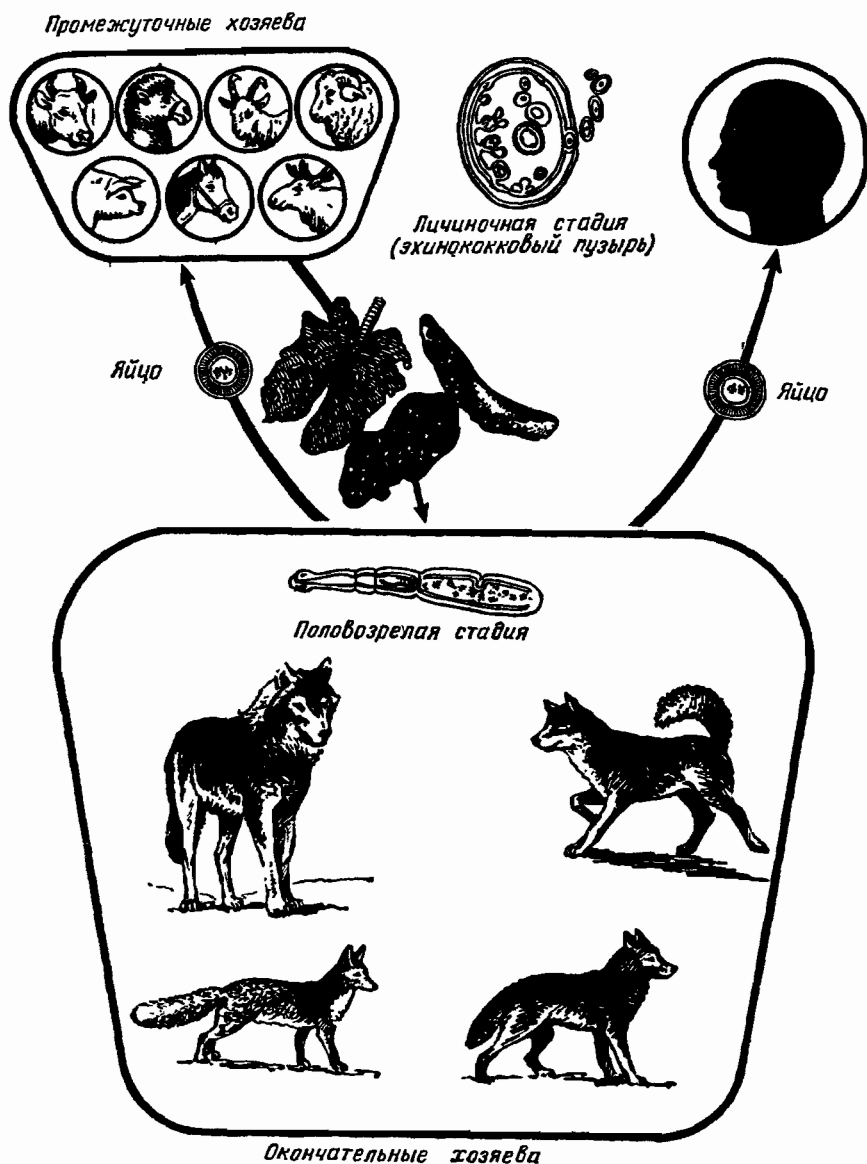


Рис. 132. Цикл развития эхинококка.

(рис. 133, б). Проглоттиды в ширину больше, чем в длину. В зрелых члениках матка имеет характерную форму в виде петель, образующих розетку (рис. 133, в). Половые отверстия расположены с брюшной стороны близ переднего края проглоттиды. Через эти отверстия яйца выделяются наружу.

Яйца лентеца широкого овальные, желтовато-коричневого цвета, на одном из полюсов видна крышечка, размер яиц около 70×45 м.

Жизненный цикл. Связан со сменой двух промежуточных хозяев. Окончательный хозяин — человек или другие млекопитающие; первый промежуточный хозяин — циклоп; второй промежуточный хозяин — рыба. Выбрасываемые с испражнениями человека яйца должны попасть

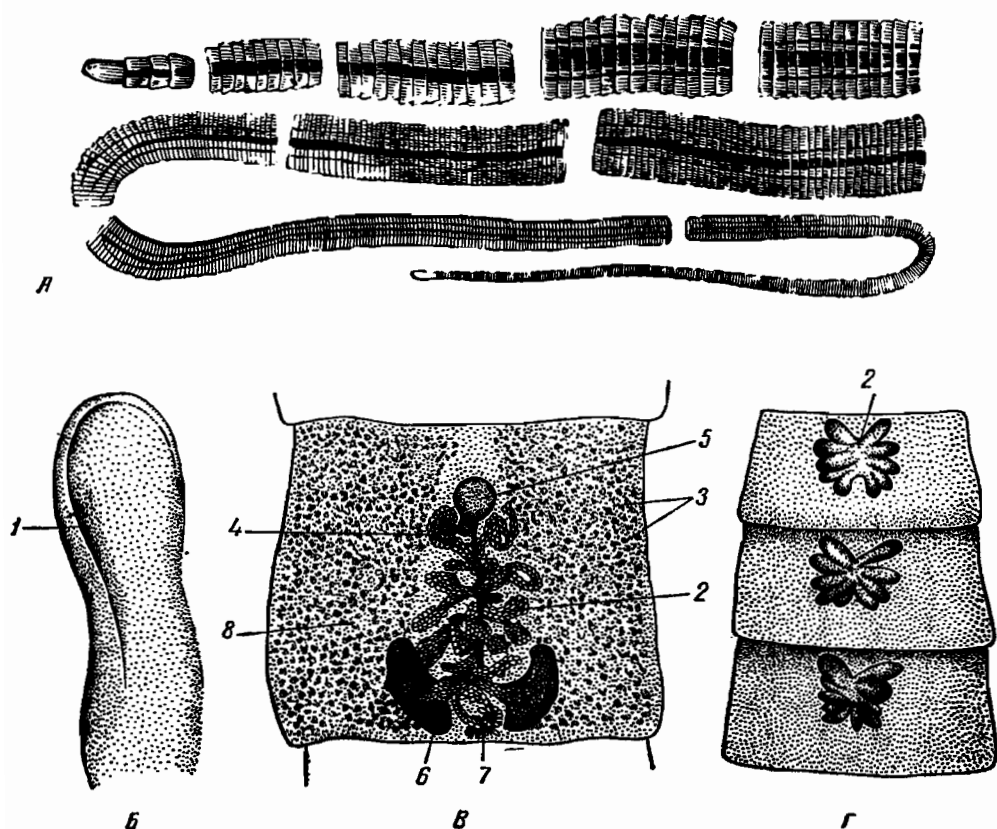


Рис. 133. Широкий лентец (*Diphyllobothrium latum*).

А — стробида; Б — сколекс, видны ботрии (1); В — гермафродитный членик; Г — зрелые членики; 2 — розетковидная матка; 3 и 8 — семенники; 4 — яичники; 5 — циррусный мешок; 6 — желточники; 7 — тельце Мелиса.

в воду (рис. 134). В воде из яйца через 3—5 недель освобождается свободно плавающая, покрытая ресничками личинка — корацидий, снабженная тремя парами крючьев. Для дальнейшего развития корацидий должен быть проглочен первым промежуточным хозяином — рачками, циклопом или диаптомусом. В кишечнике рачка корацидий теряет реснички и в виде онкосферы проникает в полость тела. Здесь он превращается в личинку процеркоид, который имеет удлиненную форму тела и снабжен шестью крючьями на заднем конце тела. Если рачок будет проглочен дополнительным хозяином — рыбой, то в мускулатуре последний процеркоид превращается в следующую личиночную стадию — плероцеркоид.

Вторым промежуточным хозяином лентеца широкого являются рыбы: щука, окунь, ерш, налим, форель, лосось, судак и др. Если пораженную плероцеркоидом рыбу съест другая хищная рыба, плероцеркоиды остаются живыми и переходят в ее органы (мышцы, половые железы). Сле-

довательно, хищные рыбы являются резервуарными хозяевами. Хищные рыбы могут концентрировать в себе большое число плероцеркоидов. Заражение человека происходит при употреблении в пищу свежесобранной икры, а также сырой или полусырой (недостаточно прожаренной или проваренной) рыбы. Соление и маринование, так же как

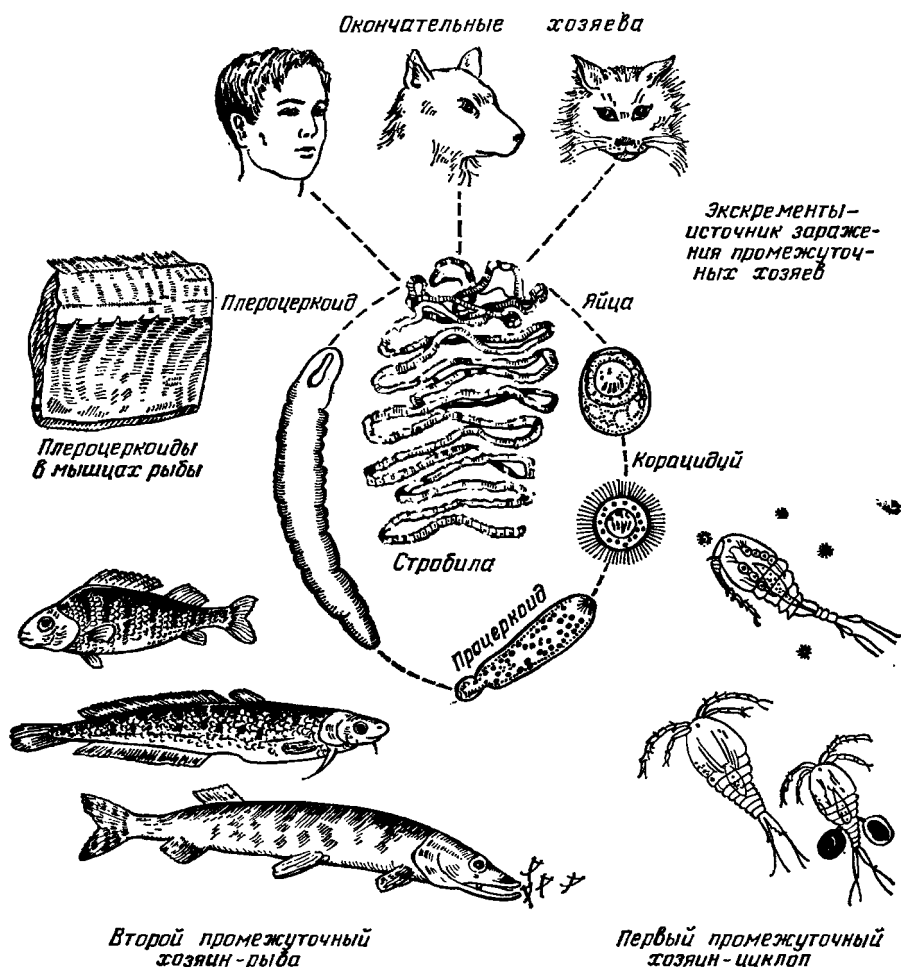


Рис. 134. Цикл развития лентеца широкого.

и термическая обработка, убивают плероцеркоиды. Дифиллоботриоз встречается не только у человека, но также у собак, кошек, медведей и других млекопитающих, питающихся рыбой. Таким образом, инвазионной стадией для первого промежуточного хозяина является корацидий, для второго — процеркоид, для окончательного хозяина — плероцеркоид.

Патогенное значение и диагностика. Присасывательными ботриями лентец ущемляет слизистую оболочку кишечника, что приводит к омертвлению тканей. У больного вследствие использования паразитом части переваренной пищи и главным образом в результате действия токсинов развивается общая слабость, истощение, иногда злокачественное малокровие; при отсутствии лечения болезнь может закончиться смертью. Диагноз ставится при нахождении яиц лентецов в фекалиях.

Профилактика. Личная — не употреблять в пищу сырой и полусырой рыбы. Как мера общественной профилактики большое значение имеет санитарно-просветительная работа.

ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ (NEMATHELMINTHES)

Известно около 10 000 видов круглых червей, обитающих в самых различных средах: морских и пресных водах, почве, в разлагающихся и бродящих органических веществах. Многие приспособились к паразитическому образу жизни; ряд видов представляет медицинский интерес, являясь паразитами человека.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Для животных, относящихся к типу круглых червей, характерны: трехслойность, т. е. развитие экто-, энто- и мезодермы у эмбрионов; наличие первичной полости тела и кожно-мускульного мешка; двубоковая симметрия;

вытянутое несегментированное тело, имеющее в поперечном сечении более или менее округлую форму;

наличие систем органов — мышечной, пищеварительной, выделительной, нервной и половой;

разделение полов (мужского и женского);

пищеварительная система, заканчивающаяся анальным отверстием;

отсутствие ресничек и жгутиков.

В систематическом отношении тип Круглые черви делится на несколько классов, из которых мы рассмотрим лишь основной — класс Собственно круглые черви — нематоды (Nematoda). Все круглые черви, паразитирующие у человека, относятся к этому классу.

КЛАСС СОБСТВЕННО КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ (NEMATODA)

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Покровы тела и аппарат движения. Тело нематод покрыто сверху кутикулой, под которой расположен особый вид эпидермиса — гиподерма, состоящая из сплошной массы протоплазмы с включенными в нее ядрами. Таким образом, гиподерма нематод не имеет клеточного строения и представляет собой синцитий.

Под гиподермой расположена очень своеобразная продольная мускулатура. Она состоит из четырех тяжей продольных мышц, отделенных друг от друга валиками гиподермы — спинным, брюшным и двумя боковыми.

Внутри кожно-мускульного мешка имеется заполненная жидкостью первичная полость тела, или псевдоцель (в индивидуальном развитии организмов она образуется из бластоцеля). Морфологическая особенность этой полости состоит в том, что она не выстлана мезодермальным эпителием. В ней располагаются все внутренние органы нематод (рис. 135). В состав органов входит небольшое, как правило, постоянное число клеток.

Пищеварительная система. Начинается ротовым отверстием, расположенным на переднем конце тела. Рот окружен тремя губами. Пищеварительная система представляет собой прямую трубку, которая делится на три отдела — передний, средний и задний. Передний и задний отделы эктодермального происхождения, средний — энтодермального. Заканчивается кишечник анальным отверстием, расположенным на заднем конце тела с брюшной стороны. У некоторых видов анус отсутствует.

Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют, что указывает на примитивность организации нематод. Дыхание совершается через кожу либо биоэнергетический процесс протекает по типу анаксиибиоза (брожения).

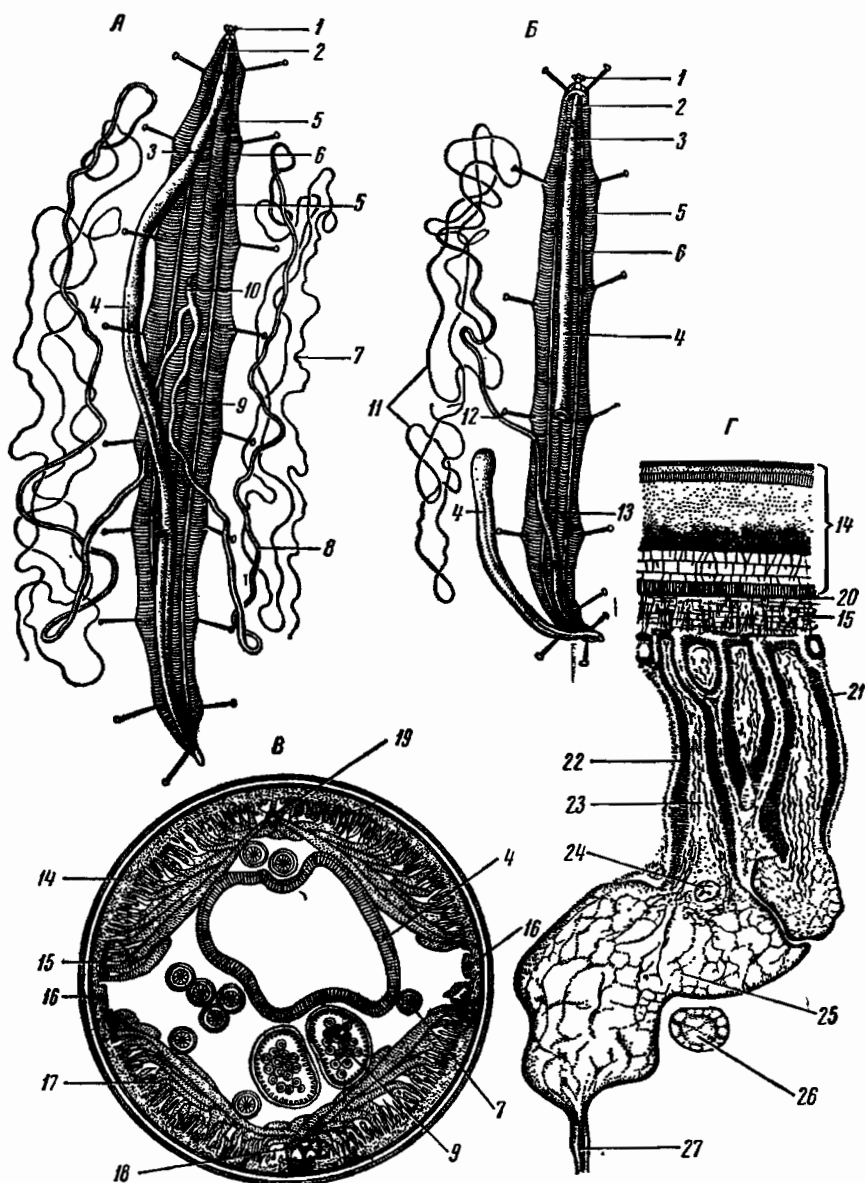


Рис. 135. Морфология круглых червей на примере аскариды

А — вскрытая самка; Б — вскрытый самец; В — поперечный разрез через тело самки аскариды, Г — часть поперечного разреза через кожно-мускульный мешок. 1 — ротовые сосочки; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — кишка; 5 — фаллоцитарные клетки; 6 — боковой валик гиподермы; 7 — яичник; 8 — яйцевод; 9 — матка; 10 — влагалище; 11 — семенник; 12 — семяпровод; 13 — семяизвергательный канал открывающийся в заднюю кишку; 14 — кутикула; 15 — гиподерма; 16 — ~~сальные каналы~~ ~~сальные железы~~ ~~железы~~; 17 — мышцы; 18 — брюшной нервный ствол; 19 — ~~сегментный мышечный ствол~~; 20 — пограничная мембрана; 21 — мышечные клетки; 22 — сократимые фибриллы; 23 — саркоплазма сократительной части мышечного волокна; 24 — ядро; 25 — саркоплазматический мешок; 26 — то же в поперечном разрезе; 27 — плазматический отросток.

Выделительная система. Представляет собой видоизмененные протонефридии. Она состоит из двух боковых каналов, лежащих в боковых валиках гиподермы. Сзади каналы оканчиваются слепо, а в передней ча-

сти соединяются в один непарный канал, открывающийся наружу порой позади губ. Боковые каналы у некоторых видов, например у аскариды, представляют собой выросты одной единственной клетки с крупным ядром. Функцией выделения обладают еще особые фагоцитарные клетки, расположенные на боковых валиках. В клетках накапливаются нерастворимые продукты диссимиляции, а также инородные тела, попадающие в полость тела.

Нервная система. Состоит из окологлоточного кольца, от которого отходят нервные стволы — спинной, брюшной и два боковых. Стволы соединены друг с другом комиссурами. Органы чувств развиты очень слабо; они представлены органами осязания и, вероятно, органами химического чувства — бугорками, расположенными преимущественно вокруг рта, а у самцов — и осязательными бугорками на заднем конце тела.

Половая система. Половые органы (гонады) трубчатого строения. У самки они обычно парные, у самца — непарные (рис. 135, А, Б, В).

Мужской половой аппарат имеет трубчатое строение и состоит из семенника; за ним следует семяпровод, переходящий в семяизвергательный канал, открывающийся в заднюю кишку.

Женский половой аппарат начинается правым и левым яичниками, далее идут правый и левый яйцеводы, правая и левая матки. Обе матки соединяются в общее влагалище, открывающееся наружу на брюшной стороне. Размножение только половое.

Развитие. Оплодотворенное яйцо начинает развиваться в матке, но окончательное формирование происходит только во внешней среде при доступе кислорода воздуха. У некоторых нематод наблюдается живорождение. Рост и развитие личинок сопровождаются рядом последовательных линек, при которых личинка освобождается от старой кутикулы, заменяемой новой. Для жизненного цикла паразитических круглых червей типично отсутствие смены хозяев.

Вопрос о происхождении круглых червей не может считаться полностью решенным.

Своеобразная организация круглых червей говорит о том, что они являются обособленной ветвью в филогенетическом древе животного мира. Для решения вопроса о происхождении этого типа большой интерес представляет небольшая группа свободнживущих круглых червей объединяемых в класс брюхоресничных. Это очень мелкие черви, обитающие в воде. По своему строению они занимают промежуточное положение между турбелляриями и нематодами. С первыми их сближают ресничный покров, выделительная система в виде протонефридиев, особенности строения полового аппарата, со вторыми — наличие первичной полости тела и задней кишки. Это дает основание предполагать происхождение круглых червей от турбеллярий. Брюхоресничные являются боковой ветвью этого ствола эволюции.

Происхождение круглых червей связано с рядом ароморфозов, к числу которых следует отнести первичную полость тела, прогрессивное развитие пищеварительной системы, появление особей мужского и женского пола. Биологическому прогрессу круглых червей благоприятствуют также идиоадаптации, в том числе плотная кутикула, позволяющая им обитать в самых различных условиях внешней среды.

КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ — ПАРАЗИТЫ ЧЕЛОВЕКА

Аскарида человеческая (*Ascaris lumbricoides*) — возбудитель аскаридоза (рис. 136, А, Б).

Локализация. Тонкий кишечник.

Географическое распространение. Практически повсеместное.

Морфологические особенности. Половозрелые самки аскариды достигают в длину 40 см, самцы — 15—25 см. Тело цилиндрическое, суженное

к концам. У самца задний конец тела спирально закружен на брюшную сторону, вследствие чего самца легко отличить от самки. Яйца аскариды, окруженные толстой бугристой оболочкой, овальной формы, длиной 50—75 м.

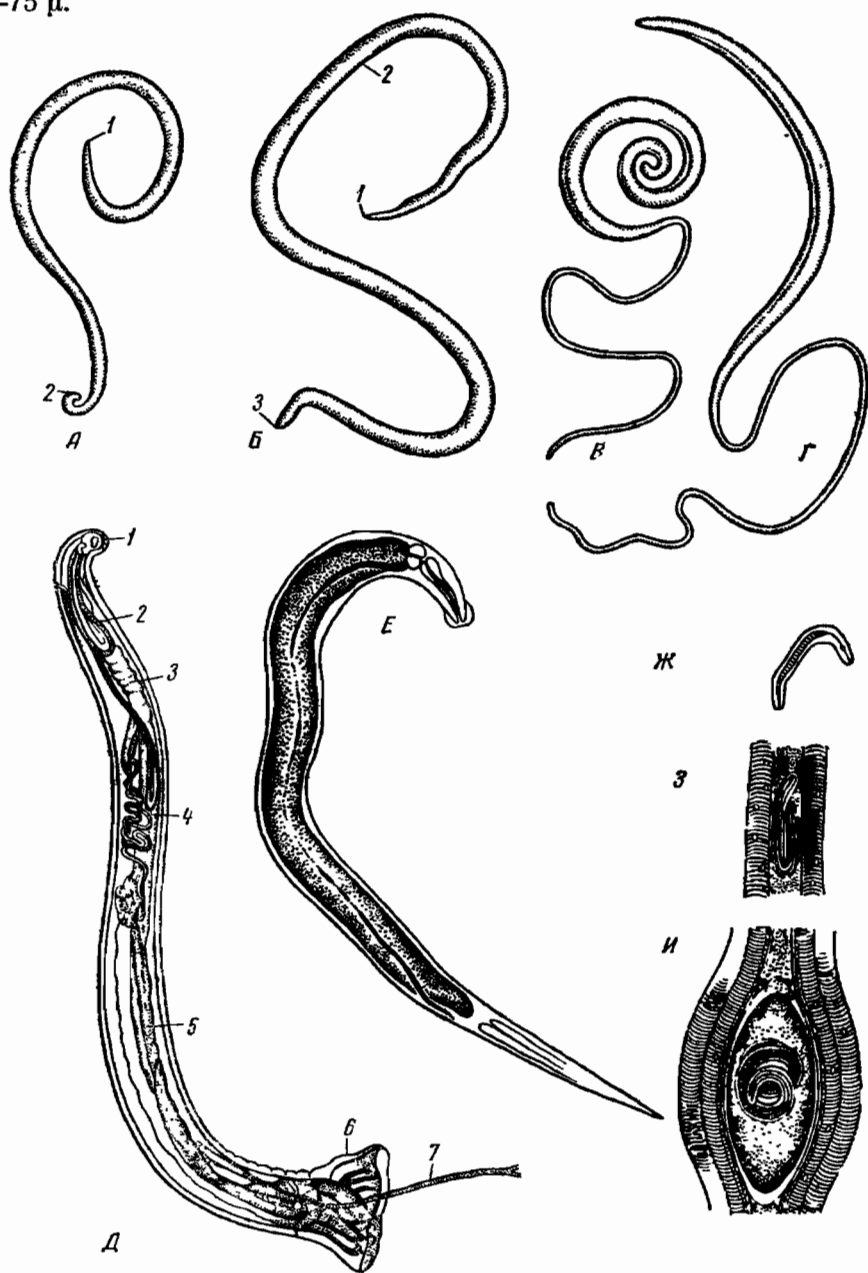


Рис. 136. Круглые черви — паразиты человека.

А, Б — человеческая аскарида: А — самец; Б — самка; 1 — рот; 2 — половое отверстие, у самца совпадающее с анальным (3). Н, Г — власоглав: В — самец; Г — самка. Д — кривоголовка двенадцатиперстной кишки, самец: 1 — рот с зубцами; 2 — пищевод; 3 — средняя кишка; 4 — семенник; 5 — семяизвергательный канал; 6 — половая сумка; 7 — спикуды. Е — острица; Ж, З, И — трихинелла: Ж — личинка; З — личинка, проникшая в мускулатуру; И — инкапсулированная личинка.

Жизненный цикл (рис. 137). В жизненном цикле аскариды нет смены хозяев. Аскарида человеческая паразитирует только у человека. Оплодотворенные яйца аскариды выводятся с фекальными массами из организма хозяина. Для их развития необходим свободный кислород. Во

внешней среде они достигают инвазионной зрелости за 2—3 недели, а иногда в течение более длительного времени в зависимости от температурных условий (оптимальная температура 24—25°), влажности и наличия кислорода. К этому времени в яйце заканчивается формирование подвижной личинки. Яйца аскариды очень стойки к неблагоприятным внешним условиям и могут сохранять жизнеспособность, находясь в почве до 6 лет. Они устойчивы к разным химическим веществам, но быстро

погибают от высокой температуры. Температура в 60° убивает их в течение 1—2 минут, 70° — за несколько секунд.

Инвазионное яйцо аскариды может проглатываться человеком чаще всего с невымытыми овощами или ягодами. В кишечнике из яйца освобождается личинка, которая совершает миграцию в организме человека. В результате пробыдения кишечника она попадает в кровеносные сосуды и с током венозной крови через печень, правые предсердия и желудочек проникает в легкие. В этой стадии личинке аскариды для дальнейшего развития снова нужен свободный кислород, которого нет или очень мало в кишечнике человека. В легких из капилляров личинка проникает в легочные альвеолы. Отсюда личинка по ме-

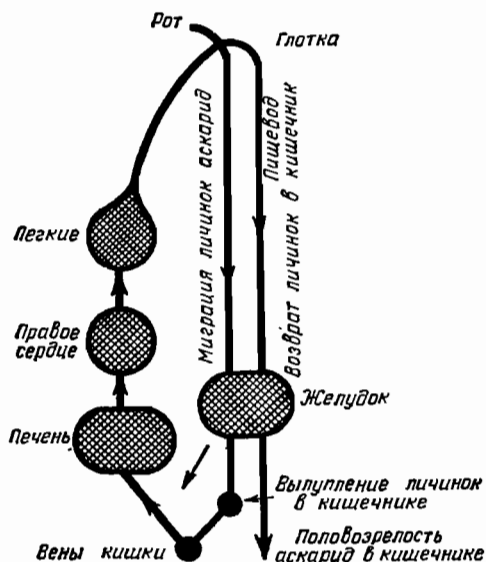


Рис. 137. Схема миграции личинок аскариды в теле человека.

ре роста поднимается в глотку и со слюной может быть проглочена вторично. Попадая вторично в кишечник человека, личинка аскариды заканчивает развитие, превращается в половозрелую форму и живет около года. Число аскарид, одновременно паразитирующих в кишечнике человека, может достигать нескольких сотен. Каждая самка аскариды ежедневно выделяет до 240 000 яиц.

Патогенное значение и диагностика. Продукты жизнедеятельности аскарид весьма токсичны. У больных аскаридозом отмечаются головные боли, общая слабость, головокружение, раздражительность, снижение работоспособности и памяти. Кроме того, клубки из аскарид могут стать причиной кишечной непроходимости, что требует хирургического вмешательства. Спастическая кишечная непроходимость может быть вызвана токсинами или механическим раздражением даже от одной аскариды. Проникновение аскарид в желчный проток влечет за собой развитие желтухи, заполнение в печень — абсцессы. Мигрирующие личинки разрушают ткань легкого. Диагноз ставится при нахождении яиц в фекалиях.

Профилактика. Меры личной профилактики: соблюдение правил личной гигиены, тщательная очистка и мытье овощей и ягод перед употреблением в пищу. Овощи и ягоды, употребляемые в пищу сырыми, рекомендуются на несколько секунд погружать в кипяток. Меры общественной профилактики: санитарно-просветительная работа, благоустройство уборных, запрещение удобрения огородов и ягодников свежими человеческими фекалиями, не прошедшими компостирования. Следует также запрещать удобрение огородов и ягодников свежими свиными фекалиями: хотя свиная аскарида в кишечнике человека не паразитирует, но личинки свиной аскариды могут совершать миграцию в организме человека.

Острица (*Enterobius vermicularis*) — возбудитель энтеробиоза (см. рис. 136, Е).

Локализация. Паразитирует в нижнем отделе тонких кишок.

Географическое распространение. Повсеместное.

Морфофизиологические особенности. Острица — небольшой червь белого цвета. Длина самок около 10 мм, самцов — 2—5 мм. Задний конец тела самца спирально закручен. Яйца острицы бесцветны, несимметричны, одна из сторон их уплощенная; размеры яйца 50—60×20—32 м.

Питаются острицы содержимым кишечника.

Жизненный цикл. Смены хозяев нет. Острица — паразит только человека. Самка со зрелыми оплодотворенными яйцами спускается к анусу и преимущественно ночью, когда ослабевает тонус его сфинктера, выходит наружу и откладывает от 10 000 до 15 000 яиц на кожу промежности человека, после чего погибает. Ползание острицы по коже вызывает нестерпимый зуд.

Яйца острицы во внешней среде достигают инвазионной зрелости уже через 6 часов. Лица, страдающие энтеробиозом, во сне расчесывают зудящие места. Яйца острицы попадают на пальцы, особенно скопляются под ногтями. С рук они могут быть занесены в рот самим же больным (аутоинвазия), а также рассеиваются по белью и окружающим предметам. Продолжительность жизни острицы около месяца. Следовательно, если в течение этого срока не наступит нового заражения, возможно избавление от остриц и без специального лечения.

Патогенное значение и диагностика. Энтеробиоз влечет за собой беспокойный сон, недосыпание, а отсюда ухудшение самочувствия больного, понижение его трудоспособности, ухудшение успеваемости и поведения школьников, иногда приводит к нервным расстройствам. Энтеробиоз может быть и одной из причин сексуальной патологии детей. В случае проникновения в червеобразный отросток (аппендикс) острицы могут стать причиной аппендицита. Диагноз ставится при нахождении выползающих остриц, а также яиц в соскобах с перианальных складок. Острицы и их яйца в испражнениях больных энтеробиозом чаще всего отсутствуют.

Профилактика. Тщательное соблюдение правил личной гигиены, санитарное просвещение. Особенно важно прививать гигиенические навыки детям, следить за чистотой их рук и ногтей. Больным детям на ночь рекомендуется надевать трусики, которые утром необходимо простирать в кипятке или прогладить горячим утюгом. В комнатах, где спят больные энтеробиозом, и в классных комнатах, если есть в школе больные энтеромощью профилактических мероприятий, проводимых в высшей степени тщательно, можно достигнуть значительного успеха в борьбе с энтеробиозом.

Власоглав человеческий (*Trichocephalus trichiurus*) — возбудитель трихоцефалеза (см. рис. 136, В, Г):

Локализация. Толстый кишечник.

Географическое распространение. Широкое, практически повсеместное.

Морфофизиологические особенности. Власоглав имеет 3—5 см в длину. Головной конец значительно уже заднего и нитевидно вытянут, откуда и название этого гельминта — власоглав. Задний конец самца спирально закручен. Яйца власоглава напоминают бочончки, закрытые пробками на обоих концах, размером 50×22 м. Паразитирует власоглав в толстых кишках, преимущественно в слепой кишке, питается кровью, поэтому передний конец тела его глубоко погружен в слизистую оболочку кишки. Продолжительность жизни власоглава 5—6 лет.

Жизненный цикл. Смены хозяев нет. Власоглав человеческий — паразит только человека. Яйца власоглава с фекалиями больного трихоцефалезом выносятся во внешнюю среду. Наиболее благоприятной средой

для развития яиц власоглава является почва. В яйце развивается личинка, вследствие чего оно достигает инвазионной зрелости. Но выходит личинка из яйцевых оболочек только в кишечнике человека, когда он проглатывает инвазионное яйцо. Развитие власоглава в отличие от аскариды происходит без миграции. Заражение происходит главным образом при проглатывании яиц с загрязненными овощами, ягодами и другой загрязненной пищей или водой.

Патогенное значение и диагностика. Болезнетворное действие власоглава заключается в интоксикации, вызывающей нервные расстройства, малокровие; больные испытывают боли в области живота. Нарушение целостности стенки кишечника благоприятствует всасыванию токсинов из кишечника. Власоглавы могут вызвать воспалительный процесс в червеобразном отростке (аппендицит).

При лечении трихоцефалеза от врача требуется настойчивость, так как власоглав не питается веществами из кишечника и вводимые в него препараты на власоглава не действуют.

Диагноз. Ставится по нахождении яиц в фекалиях.

Профилактика. Та же, что и при аскаридозе.

Кривоголовка (*Ancylostoma duodenale*) — возбудитель анкилостомидоза (см. рис. 136, Д).

Локализация. Двенадцатиперстная кишка.

Географическое распространение. Анкилостомидоз распространен преимущественно в странах с субтропическим и тропическим климатом. В СССР встречается в Закавказье, Средней Азии. В умеренном климате очаги анкилостомидоза могут возникать в шахтах.

Морфологические особенности. Анкилостомы — черви красноватого цвета. Длина самки 10—18 мм, самца — 8—10 мм. Передний конец искривлен на спинную сторону, откуда и название кривоголовка. Паразитирует она в двенадцатиперстной кишке человека. На головном конце червя расположена ротовая капсула с четырьмя зубцами. Капсулой кривоголовка захватывает небольшой участок слизистой оболочки кишечника, прикрепляясь к ней, и питается кровью. Яйца анкилостомы овальные, с притупленными полюсами, покрыты тонкой, прозрачной оболочкой; размеры яйца 60×40 м. Продолжительность жизни паразита 4—5 лет.

Жизненный цикл. Смены хозяев нет. Анкилостома паразитирует только у человека. Оплодотворенные яйца с фекальными массами выводятся во внешнюю среду. При благоприятной температуре уже через сутки из яиц выходят личинки. Личинки питаются фекалиями и другими гниющими органическими веществами, два раза линяют, после чего становятся инвазионными. В организм человека личинки могут попасть через рот с загрязненной пищей и водой. Но чаще всего они активно внедряются через кожу при соприкосновении ее с почвой, загрязненной личинками. Попадая в человеческий организм, личинки через кровеносные сосуды проникают в сердце, затем в легкие дыхательные пути, глотку, проглатываются со слюной и попадают в пищевод, желудок, а затем в двенадцатиперстную кишку. Поскольку заражение происходит при соприкосновении с почвой, поражаются преимущественно лица тех профессий, которые постоянно соприкасаются с землей: рабочие чайных плантаций, огородники, землекопы, шахтеры и др.

Для развития яиц и личинок анкилостомы необходимы определенные условия. Помимо доступа кислорода, обязательна высокая влажность и сравнительно высокая температура (оптимум $30-32^\circ$). Все это ограничивает географическое распространение анкилостомидоза местностями с жарким и влажным климатом. Кроме того, как сказано выше, благоприятные для анкилостомы микроклиматические условия (тепло и влажность) могут создаваться в шахтах.

Патогенное значение и диагностика. Болезнетворное действие анкилостом обусловлено потерей крови и интоксикацией продуктами жизнедеятельности.

тельности паразита. Появляются также боли в области двенадцатиперстной кишки, расстройства пищеварения, общее недомогание, головные боли, апатия, ослабление памяти, истощение, у детей — задержка в развитии. При отсутствии лечения возможен смертельный исход. С диагностической целью проводят копрологическое обследование (исследование фекалий) на наличие яиц и личинок гельминта.

Профилактика. Личная — не ходить по земле без обуви в очагах анкилостомидоза, общественная — выявление и лечение больных в районах распространения анкилостомидоза, благоустройство уборных и общее благоустройство населенных пунктов (канализация, водопровод), соответствующие санитарные условия труда в шахтах.

В горнорудной и каменноугольной промышленности СССР систематически проводятся следующие мероприятия: обследуются все принимаемые на работу шахтеры; больные анкилостомидозом не допускаются к работе до излечения; периодически все горнорабочие обследуются на гельминтозы; осуществляются мероприятия по благоустройству подземной ассенизации и водоснабжению; шахтеры снабжаются индивидуальными флягами с кипяченой водой.

На шахтах Советского Союза в настоящее время анкилостомидоза нет. На ряде шахт Средней Азии для ликвидации анкилостомидоза были использованы хищные грибы (см. главу XVIII).

Некатор (*Necator americanus*) — возбудитель некатороза — заболевания, клинически не отличимого от анкилостомидоза. Распространен в тропическом и субтропическом поясах преимущественно в Азии и Южной Америке. Морфологически и биологически имеет большое сходство с *Ancylostoma duodenale*, но размеры его несколько меньше: самки 8—13 мм, самцы 5—10 мм. Яйца морфологически не отличимы от яиц кривоголовки.

Диагноз. Ставится так же, как и при анкилостомидозе.

Профилактика. Та же, что и при анкилостомидозе.

Угрица кишечная (*Strongyloides stercoralis*) — возбудитель стронгилодоза.

Локализация. Кишечник.

Географическое распространение. Заболевание, вызываемое угрицей, широко распространено в странах с жарким климатом, но встречается и в умеренном поясе. Оно сравнительно часто регистрируется в Закавказье, Средней Азии, а по новейшим данным, также в Молдавии, на Украине, в ряде районов РСФСР.

Морфологические особенности. Угрица — очень мелкий червь. Самка паразитического поколения имеет в длину 2—3 мм, самцы — 0,7 мм. У самцов задний конец тела заострен и загнут на брюшную сторону. Из яиц еще в кишечнике хозяина выходят личинки, имеющие пищевод с двумя расширениями. Размер личинок 0,20—0,25×0,016 мм.

Жизненный цикл. Очень сложен, связан с существованием свободноживущих и паразитических поколений, но смены хозяев не бывает. Угрица паразитирует только у человека.

Инвазионные личинки проникают через кожу или, реже, проглатываются с загрязненной пищей. Проникшие через кожу личинки попадают в кровеносные сосуды и с током крови заносятся в сердце и в легкие. Уже в альвеолах часть личинок превращается во взрослых червей. Оплодотворение происходит в бронхах, трахее или кишечнике. Из дыхательных путей личинки попадают в рот и в результате проглатывания оказываются в кишечнике. Взрослые угрицы паразитируют в тонком кишечнике и двенадцатиперстной кишке. Оплодотворенные самки откладывают яйца, из которых в кишечнике человека выходят личинки. С фекалиями они выбрасываются наружу. Во внешней среде личинки достигают инвазионной зрелости и способны заразить человека. Помимо этого пути развития, у кишечной угрицы возможны еще два. Первый — часть личинок

в почве превращается в самцов и самок свободноживущего поколения. Самки оплодотворяются, рожают личинок, которые и заражают человека, т. е. может происходить чередование свободноживущего и паразитического поколения. Второй путь — некоторые личинки, не выходя наружу из кишечника человека, могут проделывать весь цикл развития в его органах.

Патогенное значение и диагностика. В результате проникновения личинок через кожу на ней могут возникать воспалительные процессы. У больных стронгилоидозом нарушается нормальная работа пищеварительной системы, иногда наступает истощение. Диагноз ставится при обнаружении личинок в свежих, еще теплых фекалиях.

Трихинелла (*Trichinella spiralis*) — возбудитель трихинеллеза (см. рис. 136, Ж, З, И).

Локализация. Личинки трихинелл живут в поперечнополосатой мускулатуре, а половозрелые трихинеллы (рис. 136, И) — в тонком кишечнике человека и животных, залегая между ворсинками и лишь передним концом проникая в лимфатические сосуды.

Географическое распространение. Эпизодически трихинеллез встречается повсеместно, но преимущественно в определенных природных очагах (см. ниже).

Морфологические особенности. Трихинелла — очень мелкий, почти нитевидный гельминт. Самка имеет в длину 2,6—3,6 мм, самец — 1,4—1,6 мм.

Жизненный цикл. Кроме человека, трихинеллы паразитируют у свиней, крыс, собак, кошек, волков, медведей, лис и многих других млекопитающих. Любой организм, в котором живут трихинеллы, является одновременно и окончательным, и промежуточным хозяином. После копуляции самцы погибают, а самки на протяжении 2 месяцев рожают около 1500—2000 живых личинок, после чего также погибают. Личинки проникают в лимфатическую систему, а затем разносятся током крови по всему организму. Период миграции продолжается от 2 до 6 недель. Проникнув в мышечные волокна, личинка свертывается спиралью и через 2—3 недели окружается оболочкой, которая в дальнейшем обызвествляется. В формировании оболочки принимают участие и ткани организма хозяина. Личинки сохраняют жизнеспособность в обызвествленных капсулах на протяжении многих лет.

Человек заражается, употребляя в пищу трихинеллезную свинину или мясо других животных, зараженных трихинеллезом: медведя, дикого кабана, барсука и др. Термическое воздействие, которому подвергается мясо при обычной кулинарной обработке, трихинелл не убивает.

До недавнего времени принято было считать, что свиньи заражаются трихинеллезом, поедая трихинеллезных крыс, а среди крыс трихинеллез поддерживается в результате каннибализма. Однако обнаружение трихинеллеза у многих диких животных, а также преимущественная приуроченность его к определенным географическим районам заставили пересмотреть прежнюю точку зрения. В СССР почти все зарегистрированные случаи трихинеллеза приходится на зону лесов, причем около 90% — на Белоруссию. Все это говорит о том, что трихинеллез является природноочаговым гельминтозом, связанным с определенными видами диких животных, от которых трихинеллы попадают к животным, окружающим человека.

Патогенное значение и диагностика. У человека клинические проявления трихинеллеза бывают различными: от бессимптомных форм до смертельного исхода, что зависит главным образом от числа проглоченных личинок. Инкубационный период длится от 5 до 45 дней. Диагноз заболевания ставится на основании клинических симптомов (отеки век и лица, лихорадка, эозинофилия, мышечные боли), а также исследования куточков икроножных мышц на наличие паразитов. Применяются также

иммунобиологические реакции. Для трихинеллеза характерна высокая температура, головные и мышечные боли, кишечные расстройства, общая слабость.

Профилактика. Личная — не употреблять в пищу мяса, не прошедшего ветеринарно-санитарной экспертизы. Меры общественной профилактики определяются тем, что заражение трихинеллезом происходит главным образом через мясо свиней; поэтому необходимо такое содержание свиней, при котором для них были бы недоступны трупы крыс, кошек, собаки диких животных. Убой свиней должен производиться под ветеринарным надзором. Свинина и мясо диких животных должны исследоваться на трихинеллез. Необходимо проводить санитарно-просветительную работу.

Ришта (*Dracunculus medinensis*) — возбудитель дракункулеза.

Локализация. Подкожная клетчатка, преимущественно нижних конечностей.

Географическое распространение. Ирак, Индия, тропическая Африка и ряд других стран. В нашей стране очагом дракункулеза была Старая Бухара.

Морфологические особенности. Нитевидная самка имеет в длину от 32 до 150 мм при толщине 1—1,7 мм; длина самца 12—29 мм, толщина — 0,4 мм.

Жизненный цикл. Связан со сменой хозяев. Окончательный хозяин — человек, иногда собака, промежуточный — циклоп.

Находясь в подкожной клетчатке окончательного хозяина, ришта вызывает образование нарывов. Самки ришты живородящие. При обмывании язвы водой ришта рождает множество личинок, выбрасываемых струей. Дальнейшее развитие личинок происходит, если они попадают в водоем и проглатываются циклопом. В теле циклопа осуществляется дальнейшее развитие и образуются личинки — микрофилярии. При питье сырой воды окончательный хозяин может проглотить циклопа, пораженного микрофилярией. В желудке этого хозяина циклоп переваривается, а микрофилярии ришты прободают стенку кишечника и по кровяному руслу проникают в подкожную клетчатку, где достигают половой зрелости примерно через год.

Цикл развития ришты был установлен русским зоологом и путешественником А. П. Федченко (1868).

Патогенное значение и диагностика. Дракункулез проявляется в виде зуда и затвердения в местах локализации паразита; при локализации возле суставов больной лишается возможности ходить. Язвы болезненны; кроме того, они могут сопровождаться вторичной инфекцией. До появления язв, в поздней фазе заболевания, диагноз может быть поставлен по хорошо заметным извитым валикам под кожей в местах локализации паразита.

Профилактика. Личная — в очагах дракункулеза не пить некипяченой или нефильтованной воды, общественная — охрана мест водоснабжения (хаузов), запрещение купания в них, коммунальное благоустройство населенных мест (водопровод).

Благодаря принятым мерам дракункулез в СССР полностью ликвидирован в 1932 г. Большую роль в этом сыграла плодотворная исследовательская и практическая деятельность Л. М. Исаева (1886—1964).

ДЕГЕЛЬМИНТИЗАЦИЯ И ДЕВАСТАЦИЯ

Комплекс мероприятий, направленных на излечение больного от гельминтов и на предохранение внешней среды от загрязнения инвазионным материалом, по предложению К. И. Скрябина (1925) называется дегельминтизацией (от лат. de — извлечение и греч. helmins — червь).

Однако конечная цель изучения возбудителей и переносчиков паразитарных болезней человека сводится к полной ликвидации их и избавлению человечества от биологических паразитов. Комплекс активных методов борьбы с заразными болезнями человека, животных и растений, предусматривающий полное истребление возбудителей болезней на всем земном шаре или в отдельных его зонах, получил название **дева-стация**. Учение о дева-стации было разработано К. И. Скрябиным в 1944 г.

Дева-стация (от лат. *devastate* — опустошать, истреблять) предусматривает активное уничтожение паразита как зоологического вида. Дева-стация может быть осуществлена лишь в отношении паразитов, которые хорошо изучены: известны стадии их развития в организме хозяина и во внешней среде, пути распространения, характер заболевания, разработаны методы диагностики, лечения и предупреждения заболевания (профилактика), существуют технические приемы, способные пресечь распространение болезни. Имеются примеры дева-стации некоторых паразитарных болезней на территории Советского Союза (дракункулез, малярия).

Как уже было сказано, в нашей стране поставлена задача в ближайшие годы провести дева-стацию невооруженного цепня. Решение данной задачи основывается на том, что жизненный цикл этого паразита хорошо изучен, разработаны способы диагностики, лечения и профилактики заболевания. Для выявления всех больных и предупреждения новых заражений проводится большая санитарно-просветительная работа. Выявлению больных способствуют массовые обследования населения. Все выявленные больные тениаринхозом получают надлежащее лечение. На мясокомбинатах, бойнях и рынках осуществляется тщательная ветеринарная экспертиза мяса. Во всех случаях обнаружения финноза крупного рогатого скота проводится эпидемиологическое обследование с целью выявления источника заражения. Одновременно принимаются меры по коммунальному благоустройству населенных пунктов и животноводческих ферм (строительство уборных).

При осуществлении дева-стации в отношении любых паразитов необходима тщательная разработка комплекса мероприятий и внедрение их в жизнь.

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (ANNELIDES)

Известно около 6800 видов кольчатых червей, обитающих в пресных и морских водах и почве; несколько видов обитает в воздушной среде. Изучение кольчатых червей важно для понимания путей филогенеза животного мира. Медицинский интерес представляют некоторые виды.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Для животных, относящихся к типу кольчатых червей, или кольчецов, характерны:

- трехслойность, т. е. развитие экто-, энто- и мезодермы у эмбрионов;
- вторичная (целомическая) полость тела;
- кожно-мускульный мешок;
- двубоковая симметрия;
- наружная и внутренняя метамерия (сегментация) тела;
- четкое подразделение тела на три отдела: голову, туловище и анальную лопасть;

наличие всех основных систем органов: движения (мышечной), внешнего обмена (пищеварительной, дыхательной, выделительной), внутреннего обмена (кровеносной), регуляции (нервной), воспроизведения (половой);

замкнутая кровеносная система;
выделительная система в виде метанефридиев;
нервная система, состоящая из надглоточного ганглия, окологлоточных комиссур и парной или непарной брюшной нервной цепочки;
наличие конечностей (параподий).

Вопрос о происхождении кольчатых червей не может считаться полностью решенным. По одной из гипотез предполагается их происхождение от турбеллярий, по другой — от предка, близкого к гребневику.

Филогенетическое происхождение кольчатых червей связано с рядом ароморфозов, к числу которых относится появление метамерии, целома, кровеносной и дыхательной систем, параподиев, а также прогрессивное развитие выделительной и нервной системы.

Кольчатые черви представляют собой узел в родословном древе животного мира, с ними филогенетически связаны типы членистоногих и мягкотелых.

Главнейшими классами типа кольчатых червей являются многощетинковые (Polichaeta), малощетинковые (Oligochaeta) и пиявки (Hirundinea). Первые два класса имеют много общих черт в своем строении, поэтому характеристика их будет дана совместно.

КЛАССЫ МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ (POLICHAETA) И МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ (OLIGOCHAETA)

ХАРАКТЕРИСТИКА ЩЕТИНКОНОГИХ КОЛЬЦЕЦОВ

Щетинконогие кольцецы имеют от 1 мм до 1 м в длину. Большинство многощетинковых — обитатели морей, малощетинковых — пресных вод и почвы. Типичный представитель малощетинковых — дождевой червь (*Lumbricus terrestris*) (рис. 138).

Покровы тела и аппарат движения. Тело кольчатых червей покрыто кожно-мускульным мешком, состоящим из однослойного эпителия и двух слоев мышц: наружного слоя кольцевых мышц и внутреннего слоя, состоящего из продольных мышечных волокон. На каждом членике туловища большинства кольчатых червей расположены параподии — боковые мускулистые выросты тела, являющиеся прообразом конечностей членистоногих. Параподия состоит из спинной и брюшной ветвей. На вершине каждой ветви торчит пучок щетинок, а посредине каждой ветви расположено по одной крупной опорной щетинке. Малощетинковые черви параподий не имеют.

Полость тела. Между кишечником и кожно-мускульным мешком находится вторичная полость тела, или целом.

Вторичная полость тела в эмбриогенезе образуется внутри разрастающихся мезодермальных мешков. Морфологически целом отличается от первичной полости наличием целомической стенки. С одной стороны она прилегает к стенке тела, образуя соматоплевру, с другой — к стенкам кишечной трубки, образуя спланхноплевру. Над кишечником и под ним листки спланхноплевры срастаются, образуя брыжейку. Она делит целом на правую и левую стороны. Поперечные перегородки (диссепименты) делят полость тела на камеры, соответствующие границам наружных колец. Целом наполнен жидкостью, в которой плавают фагоциты, яйца, спермии.

Появление целома обеспечивает аннелидам более высокий, чем у других червей, уровень процессов жизнедеятельности. Целомическая жидкость, омывая органы тела, наряду с кровеносной системой снабжает их кислородом и питательными веществами, а также способствует удалению продуктов диссимиляции и передвижению фагоцитов.

Пищеварительная система. Начинается ротовым отверстием на переднем конце тела и заканчивается сзади анусом. Кишечник состоит из трех отделов: переднего (эктодермального), среднего (энтодермального) и заднего (эктодермального). У некоторых анелид имеются кути-

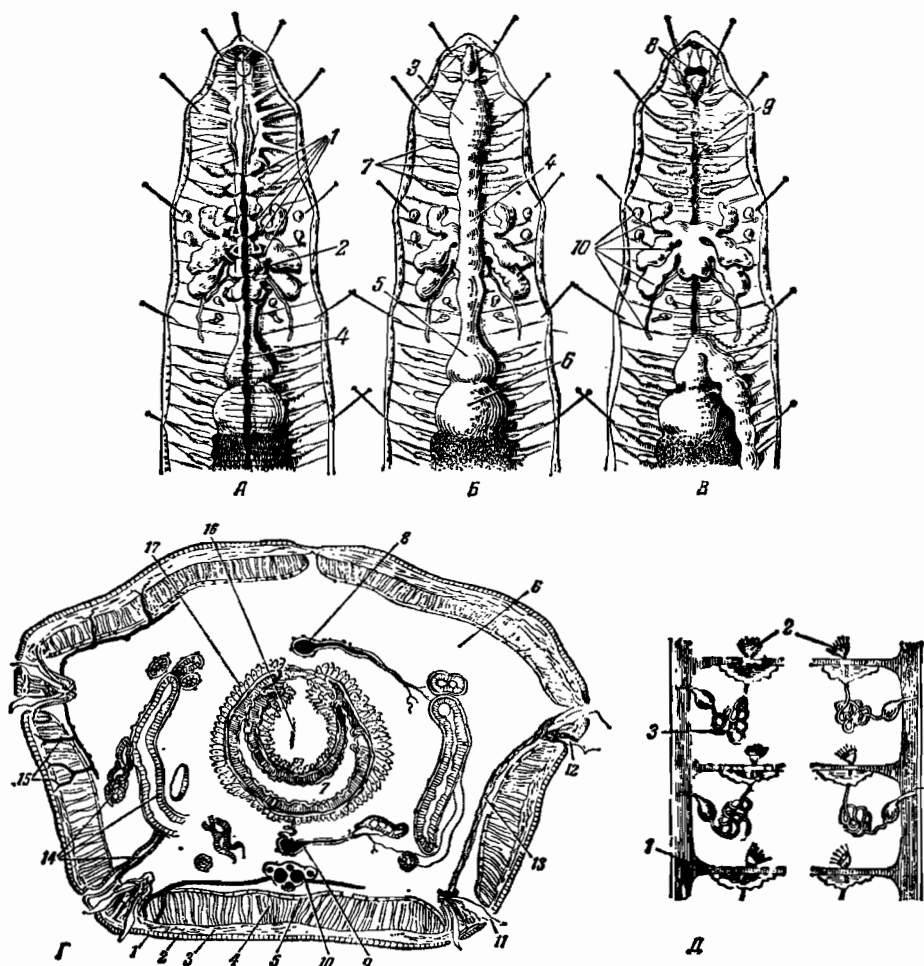


Рис. 138. Морфология кольчатых червей на примере дождевого червя.

А, Б, В — вскрытый дождевой червь: *А* — отвернута стенка тела, виден спинной кровеносный сосуд; *Б* — кровеносный сосуд удален — виден кишечник; *В* — кишечник перерезан и отогнут; *1* — «сердца» (боковые полукольцевые сосуды); *2* — спинной кровеносный сосуд; *3* — глотка; *4* — пищевод с известковыми железами; *5* — зоб; *6* — желудок; *7* — метанефридии; *8* — окологлоточное нервное кольцо; *9* — нервная цепочка; *10* — три пары семенных мешков, вверху, справа и слева по два шаровидных семенника, внизу семяпровод.

Г — поперечный разрез тела дождевого червя: *1* — кутикула; *2* — эпителий; *3* — кольцевые мышцы; *4* — продольные мышцы; *5* — целом; *6* — целом; *7* — просвет кишечника; *8* — спинной кровеносный сосуд; *9* — брюшной сосуд; *10* — нервная цепочка и нервные сосуды; *11, 12* — щетинки; *13* — боковые мышцы; *14* — метанефридий и его выводной проток; *15* — капилляры; *16* — кавал стенка в стенке кишечника; *17* — хлорогеновые клетки.

Д — схема строения выделительной системы метанефридального типа: *1* — перегородки между сегментами; *2* — метанефридии с мерцательными воронками; *3* — извитой канал; *4* — нефропора.

кулярные «зубы», служащие для схватывания добычи. Ротовое отверстие ведет в глотку, в стенке которой помещаются так называемые слюнные железы. В стенке кишечника появляется слой мышц, что обеспечивает ее самостоятельную перистальтику.

Дыхательная система. Впервые она встречается у некоторых морских анелид. У них на спинной ветви параподии расположены жабры. Кроме

этого, у кольчатых червей газообмен происходит через богатую кровеносными сосудами кожу.

Выделительная система. Представлена метанефридиями. Метанефридий (рис. 138, Д) начинается в полости тела воронкой (нефростомом). От воронки идет проток, который прободает диссепимент, входит в соседний сегмент, образует несколько петель и открывается наружу выделительной порой в боковой стенке тела. В каждом сегменте червя пара метанефридиев — правый и левый. Как воронка, так и проток снабжены ресничками, вызывающими движение экскреторной жидкости.

У некоторых кольчатых червей выделительная система представляет собой видоизмененные протонефридии. В таких случаях ее внутренний конец замкнут слепо и на нем располагается пучок тонких отростков с булавовидными вздутиями на концах. Это особые выделительные клетки — соленоциты. В соленоцитах находятся внутриклеточные каналы с мерцающим жгутиком. Атрофия пучка соленоцитов, очевидно, привела к образованию метанефридиев.

Кровеносная система. У большинства кольчатых червей она замкнутая, состоит из брюшного и спинного сосудов, на переднем и заднем концах тела переходящих друг в друга. В каждом сегменте передний кольцевой сосуд соединяет спинной и брюшной сосуды. Кровь движется по сосудам благодаря ритмичным сокращениям спинного и передних кольцевых сосудов.

Нервная система. Значительно усложнена по сравнению с таковой у других червей. Вокруг глотки имеется окологлоточное нервное кольцо, состоящее из надглоточного и подглоточного узлов, соединенных комиссурами. На вентральной стороне находятся два нервных ствола, имеющих в каждом сегменте утолщения — ганглии, которые соединяются между собой перемычками-комиссурами. Благодаря этому вся нервная система приобретает сходство с лестницей. У многих видов кольчецов происходит сближение правого и левого нервных стволов, вследствие чего образуется брюшная нервная цепочка.

Из органов чувств у аннелид есть усики, глазки, органы равновесия.

Половая система. Состоит из женских гонад (яичников), которые представляют собой комплекс половых клеток, окруженных перитонеальным эпителием, и мужских гонад (семенников), лежащих внутри объемистых семенных мешков. Половые клетки из гонад попадают в полость тела, а из нее выводятся наружу. Среди аннелид встречаются как раздельно-половые группы, так и гермафродиты.

Развитие. Из оплодотворенного яйца развивается личинка трохофора, для которой характерно наличие венчиков ресничек и органа выделения протонефридиального типа; это указывает на генетическую связь кольчецов с ресничными червями.

Значение кольчатых червей в природе. Многие из полихет служат основной пищей рыб, в связи с чем имеют большое значение в круговороте веществ в природе. Один из видов кольчатых червей — нереис, водящийся в Азовском море, служит пищей промысловых рыб. Советскими зоологами он был акклиматизирован в Каспийском море, здесь интенсивно размножился и ныне является важной составной частью в питании осетровых рыб. Многощетинковый червь «палоло» употребляется в пищу туземцами островов Полинезийского архипелага.

Дождевые черви питаются растительными остатками, находящимися в почве, которую пропускают через кишечник, оставляя на поверхности кучки экскрементов, состоящих из земли. Этим они способствуют перемешиванию и, следовательно, разрыхлению почвы, а также обогащению ее органическими веществами, улучшению водного и газового баланса почвы.

КЛАСС ПИЯВКИ (HIRUDINEA)

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

К классу пиявок относятся хищные и полупаразитические аннелиды, вторичная полость тела которых сильно редуцирована до небольших участков, называемых лакунами. Параподии и щетинки отсутствуют. Как паразиты они снабжены присосками — передней и задней. В ротовой полости медицинской пиявки (*Hirudo medicinalis*, рис. 139) имеются три подвижные челюсти; их движением она наносит три ранки в коже жертвы, кровью которой питается. Ротовая полость переходит в глотку, снабженную железами, выделяющими особый секрет — гирудин. Он препятствует свертыванию крови. За глоткой следует объемистый зоб, продолжающийся в короткий желудок, переходящий в снабженную боковыми карманами кишку. Кишечник заканчивается прямой кишкой, открывающейся наружу анальным отверстием. Кровеносные сосуды отсутствуют. Функцию их принимают на себя пульсирующие лакуны.

Половой аппарат гермофродитный. Оплодотворенные яйца откладываются в виде кокона.

Медицинская пиявка распространена в южных районах СССР: на Украине, в Молдавии, на Кавказе. Излюбленные места обитания медицинской пиявки — неглубокие болота, густо заросшие растительностью. Встречается она также в озерах, прудах, в тихих заводях рек, в арыках. Питается медицинская пиявка кровью рыб, лягушек и млекопитающих. При пересыхании водоемов пиявки зарываются в землю и впадают в состояние летнего оцепенения.

В связи с широким использованием пиявок с лечебной целью их не только вылавливают в природных водоемах, но и специально разводят.

Медицинское применение пиявок известно с глубокой древности. В настоящее время их используют для снижения артериального давления при гипертонической болезни. При тромбозах и тромбфлебитах гирудин понижает свертываемость крови и способствует растворению тромбов. Применяются пиявки и при ряде других заболеваний.

Известны случаи паразитирования пиявок в носовой полости и носоглотке человека, куда они могут заползти, если человек пьет из водоемов ночью, непосредственно наклонившись к воде, как говорят, «ничком».

Произошли пиявки от малощетинковых червей.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA)

К членистоногим относится более 1 000 000 видов. Это наиболее богатый представителями тип животных. Обилие форм объясняется хорошей приспособленностью членистоногих к жизни на Земле, во всех средах обитания. Этому способствовало появление ряда прогрессивных признаков — ароморфозов и идиоадаптаций, характерных для членистоногих. Вместе с тем у членистоногих имеется много общих признаков с кольчатыми червями, что указывает на их филогенетическое родство.

Роль членистоногих в природе, в круговороте веществ в биосфере огромна. Велико также их экономическое значение как вредителей и опылителей культурных растений, как животных, употребляемых в пищу, и др.

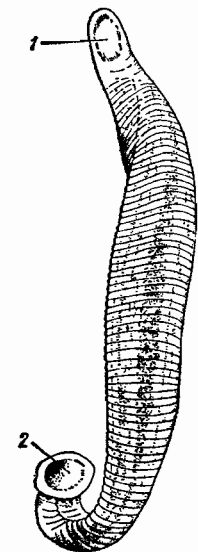


Рис. 139. Медицинская пиявка.

1 — ротовая присоска; 2 — задняя присоска.

Членистоногие представляют большой медицинский интерес, так как в этом типе встречаются паразиты человека, промежуточные хозяева паразитов, переносчики трансмиссивных болезней и ядовитые животные. Большинство членистоногих, имеющих медицинское значение, относится к классам паукообразных (их изучает арахнология) и насекомых (их изучает энтомология). Паукообразные и насекомые, имеющие медицинское значение, составляют предмет изучения медицинской арахноэнтомологии, являющейся разделом медицинской паразитологии.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Для животных, относящихся к типу членистоногих, характерны: трехслойность, т. е. развитие трех зародышевых листков у эмбриона; двубоковая симметрия; гетерономная членистость тела, выражающаяся в том, что членики тела имеют разное строение и выполняют различные функции; выделение в теле трех отделов — головы, груди, брюшка; членистость конечностей, представляющих собой многоколенный рычаг;

обособление мышц и появление поперечнополосатой мускулатуры, обеспечивающей подвижность и выносливость мышечной системы;

наружный хитинизированный скелет, защищающий от внешних вредных воздействий и служащий для прикрепления мышц;

полость тела — миксоцель, образующаяся во время эмбрионального развития в результате слияния первичной и вторичной полости тела;

наличие всех основных систем органов: движения (мышечной), внешнего обмена (пищеварительной, дыхательной, выделительной), внутреннего обмена (кровеносной), регуляции (нервной и эндокринной), воспроизведения (половой).

Пищеварительная система. Состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего, заканчивающегося анальным отверстием. Средний отдел снабжен пищеварительными железами.

Органы дыхания. Строение их зависит от условий обитания. У водных форм — жабры, способные использовать кислород, растворенный в воде; у наземных — легкие и трахеи, приспособленные к использованию кислорода воздуха.

Органы выделения. Представляют собой видоизмененные метанефридии и у различных классов построены по-разному.

Кровеносная система. По сравнению с кольчатыми червями обнаруживает повышение организации, выражающееся в том, что появляется пульсирующий орган — сердце, расположенное на спинной стороне тела.

Нервная система. Так же как и у аннелид, состоит из надглоточного ганглия, окологлоточных комиссур, брюшной нервной цепочки. Однако у членистоногих следует отметить усложнение этого общего типа строения нервной системы, заключающееся в слиянии нервных узлов в головном отделе, где возникает центральная нервная система. Кроме нервной системы, функцию регуляции выполняют эндокринные железы.

Сходство членистоногих с кольчатыми червями говорит об их филогенетическом родстве. Происхождение членистоногих было связано с рядом ароморфозов, из которых следует отметить: гетерономную метамерию, членистость конечностей, развитие мышечной системы, прогрессивное развитие нервной системы, появление сердца, наружный хитинизированный скелет, служащий как для защиты, так и для прикрепления мышц. Хорошо выраженный биологический прогресс в типе членистоногих явился причиной интенсивной дивергенции. Членистоногие характеризуются многочисленными приспособлениями (идиоадаптациями) к раз-

личным условиям среды. К числу идиоадаптаций должно быть отнесено разнообразное строение органов дыхания у различных представителей этого типа.

Благодаря дивергенции в типе членистоногих сформировалось три подтипа, в свою очередь имеющих большое число классов. Эти подтипы следующие: жабернодышащие (Branchiata), хелицероносные (Chelicerata), трахейнодышащие (Tracheata). Из каждого подтипа мы рассмотрим по главному классу.

ПОДТИП ЖАБЕРНОДЫШАЩИЕ (BRANCHIATA)

КЛАСС РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Класс ракообразных включает около 25 000 видов животных, обитающих в морских и пресных водах (рис. 140, 141).

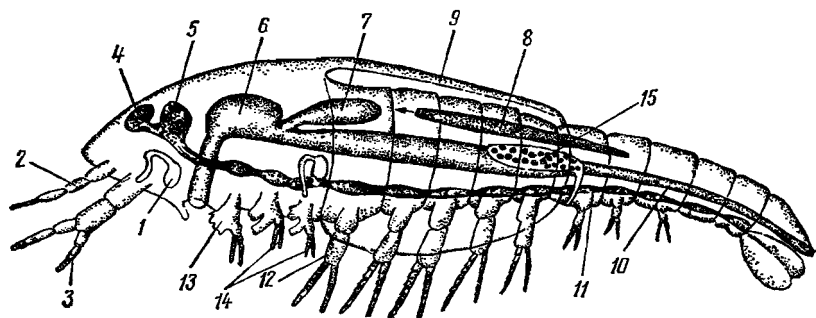


Рис. 140. Морфология ракообразных (схема).

1 — орган выделения; 2 — антеннула (первая пара антен); 3 — антенна (вторая пара); 4 — глаз; 5 — «мозг» (парный головной узел); 6 — передний отдел кишечника; 7 — пищеварительная железа — печень (гепатопанкреас); 8 — трубка кровеносной системы — сердце; 9 — грудной отдел; 10 — задняя кишка; 11 — брюшная нервная цепочка; 12 — первая парная грудная двуветвистая ножка; 13 — мандибула (верхняя челюсть); 14 — максиллы нижние челюсти; 15 — гонада.

Покровы тела и аппарат движения. Тело покрыто хитинизированной кутикулой и подстилающей ее гиподермой, имеющей клеточное строение. У ракообразных голова и грудь обычно слиты в головогрудь и покрыты хитиновым щитом. Характерной чертой ракообразных является превращение передних туловищных сегментов в головные. Это явление носит название *цефализации*.

На каждом сегменте, кроме последнего, как правило, находится пара конечностей. Все конечности, кроме щупалец (антеннул), гомологичны параподиям кольцецов. Конечности ракообразных, так же как и параподии аннелид, имеют основную часть (протоподит) и две ветви: наружную (экзоподит) и внутреннюю (эндоподит). Однако в связи с различными функциями форма конечностей ракообразных весьма разнообразна. Конечности цефализованных сегментов обычно утрачивают локомоторную (двигательную) функцию, превращаясь либо в часть ротового аппарата, либо в органы чувств.

На голове соответственно числу образующих сегментов имеется 5 пар конечностей. Первая из них — длинные антеннулы, выполняющие функцию органа осязания или химического чувства, могут служить также для плавания и парения в воде или прикрепления. Вторая пара — щупальца (антенны) — у большинства ракообразных является органом

чувств, но у некоторых из них служит для плавания. Третья пара — мандибулы — представляют собой главные органы измельчения пищи. Четвертая и пятая пары — максиллы — также являются жевательным аппаратом. Локомоторную функцию несут грудные, а у некоторых ракообразных — и брюшные конечности. Грудные конечности, кроме того, на своем основании несут органы дыхания — жабры. У самцов высших раков две первые конечности брюшка приобретают функцию совокупительного органа.

Пищеварительная система. Начинается ротовым отверстием, затем идет короткий пищевод и далее желудок, в котором происходит перетирание пищи и частичное ее переваривание. В короткую среднюю кишку открывается проток железы, которую называют гепатopancreas, так как она выполняет функции и печени, и поджелудочной железы высших животных. Ферменты этой железы расщепляют белки, жиры и углеводы. Задняя кишка оканчивается анальным отверстием.

Органы дыхания. Жабры расположены на основных члениках ножек и ногочелюстей, под боковыми складками головогрудного щита, где постоянно омываются водой.

Выделительная система. Представляет собой измененные метанефридии; она состоит из двух пар желез, расположенных в головном отделе.

Кровеносная система. На спинной стороне тела расположено сердце — мускулистый мешок, имеющий ряд отверстий (остий). Из сердца кровь поступает в полости — лакуны, снабжает органы кислородом и питательными веществами, затем по сосудам поступает в жабры и обогащенная кислородом возвращается в сердце. В крови ракообразных имеется пигмент — гемоцианин, содержащий медь.

Нервная система. Сходна с таковой кольчатых червей, но с выраженной тенденцией к концентрации ганглиев. Она состоит из парного надглоточного ганглия (головного мозга), подглоточного ганглия и брюшной нервной цепочки с парными ганглием в каждом сегменте. Органы чувств развиты. Глаза у ракообразных двух типов: один простой глаз у личинки, отсутствующий у взрослых особей высших раков, и пара сложных фасеточных глаз у взрослых высших раков. Сложный глаз отличается от простого тем, что он разбит на участки — омматидии, одинаковые по строению и состоящие из роговицы, хрусталика, пигментных клеток, сетчатки и т. д. Полагают, что каждый омматидий видит лишь часть предмета (мозаичное зрение).

На головогруды много щетинковидных придатков, выполняющих, по-видимому, функцию органов химического чувства и осязания. Орган рав-

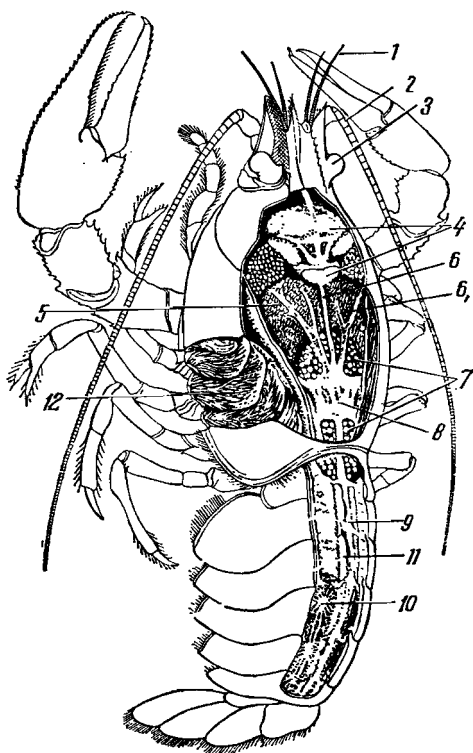


Рис. 141. Вскрытый речной рак (*Potamobius astacus*) самка.

1 — антеннулы; 2 — антенны; 3 — глаз; 4 — желудок; 5 — пищеварительная железа (гепатопанкреас); 6 и 6' — глазная и сажковая артерии; 7 — яичник; 8 — сердце; 9 — верхняя брюшная артерия; 10 — нервная цепочка; 11 — задняя кишка; 12 — жабры.

новесия, расположенный также на голове, парный. Он обычно имеет вид ямки или мешочка с чувствительными щетинками, на которые давят песчинки — стаголиты.

Половая система. Большинство ракообразных раздельнополые. Половые железы у обоих полов непарные, расположены в грудной области. Протоки половых желез парные.

Развитие. В большинстве случаев связано с метаморфозом. Из яйца вылупляется личинка — науплиус, для которой характерно присутствие одного простого глаза и трех пар конечностей. Науплиус, пройдя ряд стадий, превращается во взрослое животное. У высших ракообразных распространено прямое развитие.

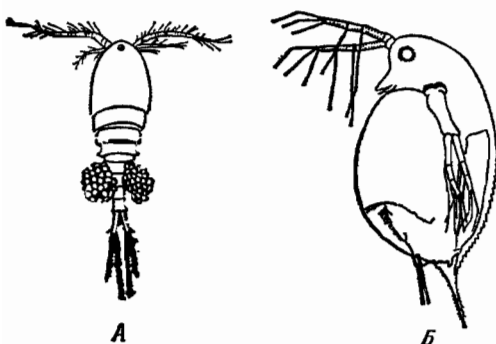


Рис. 142. Низшие раки.
А — циклоп; Б — дафния.

Класс ракообразных делится на два подкласса: низших (Entomostraca) и высших (Malacostraca).

Низшие рачки (рис. 142) обычно обитают в толще воды и входят в состав планктона. Они имеют важное значение в круговороте веществ в природе, являясь существенной составной частью рациона многих рыб и китообразных. Циклопы и диапомусы — промежуточные хозяева лентеца широкого и ришты. Высшие раки — обитатели морских и пресных вод. На суше из этого класса обитают только мокрица и некоторые крабы («пальмовый вор»).

Речной рак, крабы, омары используются человеком в пищу. Помимо того, многие раки (некрофаги) имеют санитарное значение, так как освобождают водоемы от трупов животных. Пресноводные раки и крабы в странах Дальнего Востока являются промежуточными хозяевами для легочного сосальщика.

Ископаемые формы. К подтипу жабернодышащих относится вымерший класс трилобитов (Trilobita). Это были некрупные морские животные, имевшие сегментацию, близкую к гомономной, что сближает их с кольчатыми червями. С другой стороны, ряд признаков сближает их не только с жабернодышащими, но и с другим подтипом членистоногих — хелицероносными. В частности, личинки трилобитов и хелицероносных членистоногих очень сходны.

ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОНОСНЫЕ (CHELICERATA)

КЛАСС ПАУКООБРАЗНЫЕ (ARACHNOIDEA)

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Паукообразных известно около 35 000 видов. Эти членистоногие приспособлены к обитанию на суше. Для них характерны органы воздушного дыхания. Даже те из паукообразных, которые вторично переселились для обитания в воду, дышат атмосферным воздухом.

Характерной особенностью паукообразных является тенденция к слиянию члеников тела, образующих головогрудь и брюшко. У более примитивных — фаланг — оба отдела еще сохраняют сегментацию. У скорпионов сегментация имеется лишь на брюшке, у пауков брюшко уже не сегментировано, а клещи утратили даже деление тела на головогрудь и брюшко.

Покровы тела и аппарат движения. Тело покрыто хитинизированной кутикулой и подстилающей ее гиподермой, имеющей клеточное строение. Ее производные — паутинные и ядовитые железы. Ядовитые железы расположены, как правило, у основания хелицер.

Отличительная черта паукообразных — наличие шести пар конечностей. Из них две первые пары — хелицеры и педипальпы — приспособлены к захвату и измельчению пищи. Остальные четыре пары выполняют функции передвижения — это ходильные ноги.

Во время эмбрионального развития на брюшке закладывается большое число конечностей, но в дальнейшем они преобразуются в паутинные бородавки.

Пищеварительная система. Сходна с таковой ракообразных, но приспособлена к питанию полужидкой пищей. Нередко пищеварительные ферменты вводятся в тело жертвы и, после того как ее ткани подвергнутся растворению, высасываются; в связи с этим глотка паукообразных служит сосательным аппаратом.

Дыхательная система. Представлена либо легочными мешками, либо трахеями. Те и другие открываются наружу особыми отверстиями — стигмами на боковых частях члеников. В легочных мешках находятся многочисленные листовидные складки, в которых проходят кровеносные капилляры. Легочные мешки паукообразных гомологичны жабрам ракообразных. Трахеи представляют собой систему разветвленных трубочек, которые подходят непосредственно ко всем органам, где и совершается тканевой газообмен.

Выделительная система. Это видоизмененные метанефридии — коксальные железы, открывающиеся наружу у основания 1—3-й пар ходильных ног. У многих форм образуются мальпигиевы сосуды, состоящие из одной или нескольких пар трубочек, расположенных в полости тела. Из них продукты жизнедеятельности поступают в задний отдел кишечника.

Кровеносная система. Наиболее сложно построена у скорпионов и пауков, органами дыхания которых являются легочные мешки. У этих животных кровеносная система сходна с таковой ракообразных. Более простое строение кровеносной системы у паукообразных, органами дыхания которых служат трахеи. Наименее сложна кровеносная система клещей: у них она либо отсутствует, либо состоит из мешковидного сердца с парой остий.

Нервная система. Характеризуется концентрацией составляющих ее частей. У некоторых форм вся нервная цепочка сливается в один головной ганглий.

Все паукообразные раздельнополы. Половой диморфизм резко выражен.

Важнейшими отрядами паукообразных являются фаланги (Solpugida), скорпионы (Scorpionida), пауки (Araneida), клещи (Acarina).

Фаланги, или сольпуги (Solifugae). Они имеют хорошо расчлененное тело. Хелицеры напоминают клешни, а педипальпы, выполняющие функции щупалец, похожи на ноги. Хищники. Оружие нападения — мощные хелицеры. Ядовитых желез фаланги не имеют, но укусы их болезненны и могут осложниться воспалительными процессами, так как ранки загрязняются остатками пищи, прилипшими к хелицерам. Органы дыхания — трахеи. Фаланги ведут ночной образ жизни. В нашей стране обитают в Средней Азии, на Кавказе, в Крыму.

Скорпионы (Scorpiones). Тело скорпиона разделяется на головогрудь и брюшко, которое в свою очередь может быть расчленено на переднебрюшие и гибкий подвижный хвост. Последний членик хвоста несет жало, у основания которого лежат ядовитые железы. Скорпион, перегнув хвост через спину, ядовитым жалом поражает добычу, схваченную педипальпами.

Все эмбриональное развитие происходит в теле матери. Самка рождает несколько десятков развитых скорпионов. Половой зрелости скорпионы достигают в возрасте 4—5 лет.

В СССР скорпионы, относящиеся к нескольким видам, обитают в южной части Крыма, на Черноморском побережье Кавказа, в Закавказье и Средней Азии. Прячутся скорпионы под камнями, в стенах глинобитных строений, между дровами и могут проникать в жилище. Ужаления скорпионов, водящихся в нашей стране, для человека несмертельны, но вызывают сильную боль, опухоль всей конечности, озноб, упадок сил, сонливость. Как специфическое лекарство применяется антитоксическая противоскорпионная сыворотка.

Ужаления скорпионов, обитающих в тропиках, могут вызвать у человека смерть.

Пауки (Araneae). У пауков головогрудь и брюшко не сегментированы, отделены друг от друга перехватом. Хелицеры оканчиваются коготком, близ вершины которого находится отверстие протока ядовитой железы. На конце педипальпы самца расположен совокупительный орган. Конечности брюшка, по-видимому, преобразовались в паутинные бородавки, на основном членике которых открываются протоки паутинных желез. Паутину ткut в основном самки. Пауки дышат при помощи легких или трахей.

После полового акта нередко самки поедают самцов. У тарантула и многих других пауков отмечается забота о потомстве — самка носит молодь на спине, ряд пауков откладывает яйца в паутинный кокон, который самка нередко носит с собой.

Опасным для человека является каракурт (*Lathrodectus tredecimguttatus*). В СССР каракурты обитают в пустынях и предгорьях Средней Азии, степях Крыма; обнаружены они и в Одесской области. Самка каракурта имеет в длину 1,5—2 см, самец — не более 1 см, бархатисто-черного цвета, иногда с ярко-красными пятнами. Укусы каракурта могут быть смертельными для животных и человека. С лечебной целью применяется противокаракуртная сыворотка. Овцы и свиньи поедают каракуров без вреда для себя, поэтому они могут использоваться для уничтожения каракуров на пастбище. В населенных пунктах рекомендуется уничтожение сорной растительности во дворах, вдоль трамвайных путей и т. д., где каракурты находят пристанище.

Укус тарантула (*Lycosa singoriensis*) может вызвать воспаление.

Клещи (Acarina). Тело не расчленено на отделы и не сегментировано, овальной или шаровидной формы. Хелицеры и педипальпы сближены и образуют голову. У взрослых клещей четыре пары ног, на конце которых имеются особые коготки и подушечки, служащие для прикрепления к хозяину.

Ротовые части состоят из пары верхних челюстей или хелицер и педипальп, превращенных в хоботок. У некоторых клещей (иксодовых) в состав ротового аппарата входит гипостом — вырост нижнего края ротового отверстия. Для сосания крови клещ прокалывает кожу, вводит в ранку зазубренный гипостом и держится на хозяине.

Развитие происходит с метаморфозом. Самка откладывает яйца, из которых развиваются личинки, характеризующиеся отсутствием задней пары ножек, стигм, трахей и полового отверстия. После первой линьки личинка превращается в нимфу, отличающуюся от взрослой формы недоразвитием половых желез. В зависимости от вида клещей может быть одна нимфальная форма или несколько. С последней линькой нимфа превращается в имаго — половозрелую форму.

Клещи приносят большой вред животноводству. Среди клещей встречаются постоянные и временные паразиты человека. Последние нередко являются переносчиками трансмиссивных болезней человека и домашних животных.

Чесоточный зудень (*Acarus siro* s. *Sarcoptes scabiei*, рис. 143). Возбудитель заболевания, известного под названием чесотки (*scabies*).

Локализация. Внутрикожный паразит, обитающий в роговом слое эпидермиса.

Географическое распространение. Может встретиться повсеместно.

Морфофизиологические особенности. Размеры микроскопические: самки — около 0,4 мм, самцы — около 0,3 мм. Для проникновения в кожу зудни выбирают наиболее нежные участки кожи (между пальцами, под мышками, на животе, в промежности). Длина хода, пробуровленного самкой за день, достигает 2—3 мм (самцы ходов не делают). Питаются клещи окружающими их клетками хозяина.

В ходах самки откладывают яйца (20 и более за жизнь). Здесь же осуществляется метаморфоз, протекающий в течение 1—2 недель. Продолжительность жизни взрослых клещей 40—50 дней.

Деятельность клещей усиливается ночью, когда согревается поверхность тела; человек ощущает при этом нестерпимый зуд. При расчесах вскрываются ходы клещей. Клещи, их личинки и нимфы расселяются по телу больного, рассеиваются по белью и окружающим предметам.

Патогенное значение и диагностика. Заболевание проявляется в виде зуда частей тела, пораженных клещами. Заражение происходит при непосредственном контакте с больным чесоткой или его вещами, на которых могут находиться клещи. Диагноз ставится по нахождению клещей в прокладываемых ими ходах.

Домашние и дикие млекопитающие также страдают чесоткой, возбудителями которой служат другие виды чесоточных клещей.

На человека могут переходить и паразитировать на нем чесоточные зудни лошади, собаки, свиньи, овцы, козы, верблюда, волка и др.

Профилактика. Личная — поддержание чистоты тела, белья, жилища, тщательное обмывание после соприкосновения с больными людьми и животными, общественная — санитарный надзор за общежитиями, банями, санитарное просвещение. Клещи — переносчики трансмиссивных болезней имеют наибольшее медицинское значение. Они относятся к трем семействам: иксодид, аргазид и гамазид.

Семейство Иксодовые (Ixodidae). Иксодовые клещи — временные наружные паразиты. Временный хозяин, на котором питаются клещи, получил название хозяина-прокормителя. Добычу иксодовые клещи подстерегают в открытой природе, что привело к появлению у них ряда приспособлений. Они способны к длительному голоданию, так как, присосавшись к хозяину-прокормителю, долго пьют кровь. Самки иксо-

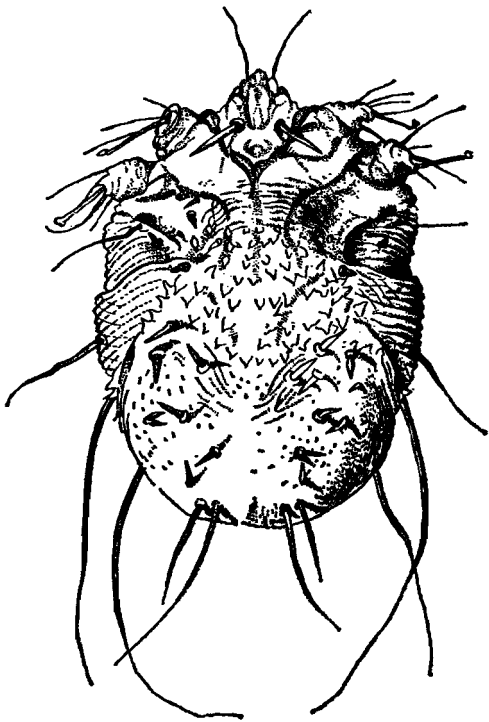


Рис. 143. Чесоточный зудень (самка).

дид способны выпить такое количество крови, которое превосходит вес их тела в сотни раз. Питание продолжается в течение нескольких дней. Малой возможности встречи с добычей, влекущей за собой массовую гибель клещей во всех стадиях развития, противостоит большая плодовитость. Самки иксодовых клещей откладывают до 17 000 яиц, но выжи-

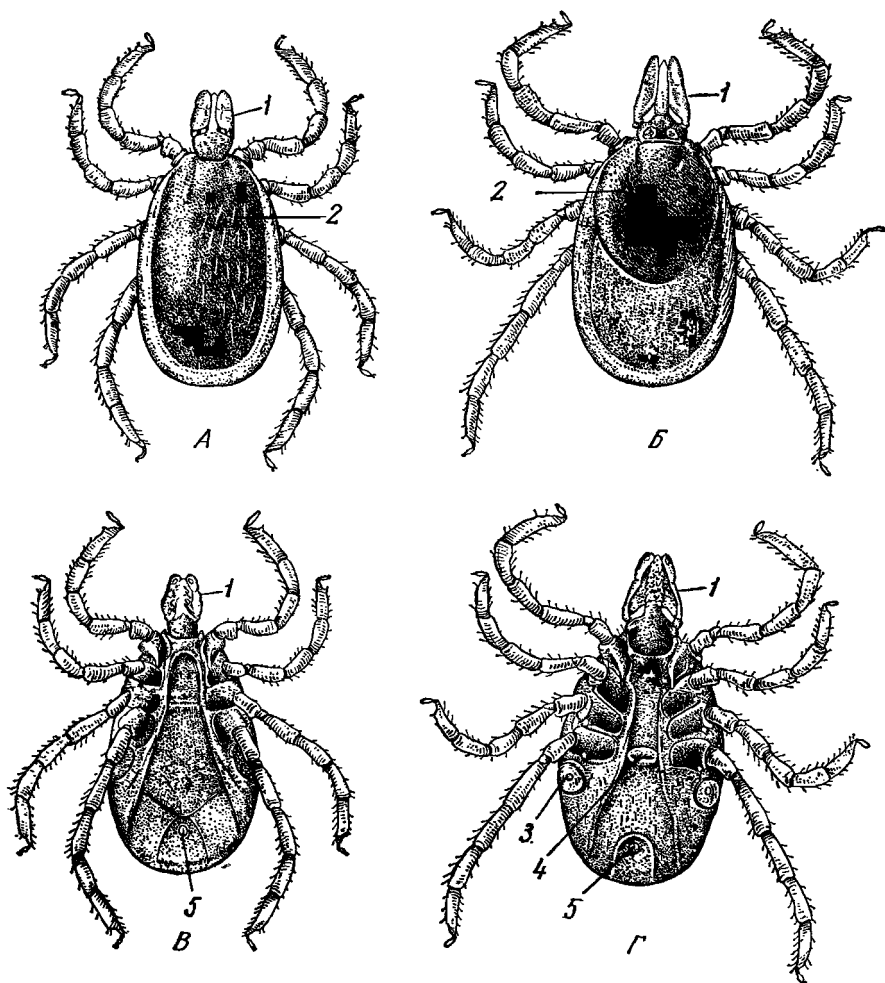


Рис. 144. Клещ *Ixodes persulcatus*.

А — самец и Б — самка со спинной стороны; В — самец и Г — самка с брюшной стороны; 1 — ротовой аппарат; 2 — дорсальный щиток; 3 — дыхальца (наружные отверстия трахей); 4 — женское половое отверстие; 5 — анальное отверстие.

вает из них до половой зрелости лишь незначительное число. Яйца откладываются в землю. Вылупившиеся личинки питаются однократно, обычно на мелких млекопитающих (грызунах, насекомоядных). Сытая личинка отваливается на землю и через некоторое время линяет, превращаясь в нимфу. Последняя после питания и линьки превращается в имаго. Половозрелые самки иксодовых клещей питаются только один раз в своей жизни и преимущественно на крупных млекопитающих. В приведенном здесь примере имеет место смена трех хозяев-прокормителей, но встречаются клещи, которые сменяют в своем жизненном цикле двух хозяев или же развиваются на теле только одного хозяина.

Собачий клещ (*Ixodes ricinus*). Поддерживает в природе очаги туляремии среди грызунов и передает человеку и домашним животным

возбудителя этой болезни. Присасывание клеща вызывает воспалительный процесс.

Места обитания. Кустарниковые заросли лесной зоны Европейской части Советского Союза.

Морфофизиологические особенности. Тело клеща овальное, на спинной стороне расположен щиток. У самцов он покрывает всю спинную сторону, поэтому тело их при питании мало увеличивается. У самок, личинок и нимф находится лишь небольшой щиток в передней части спинной стороны, остальные же части тела имеют мягкие покровы, что обеспечи-

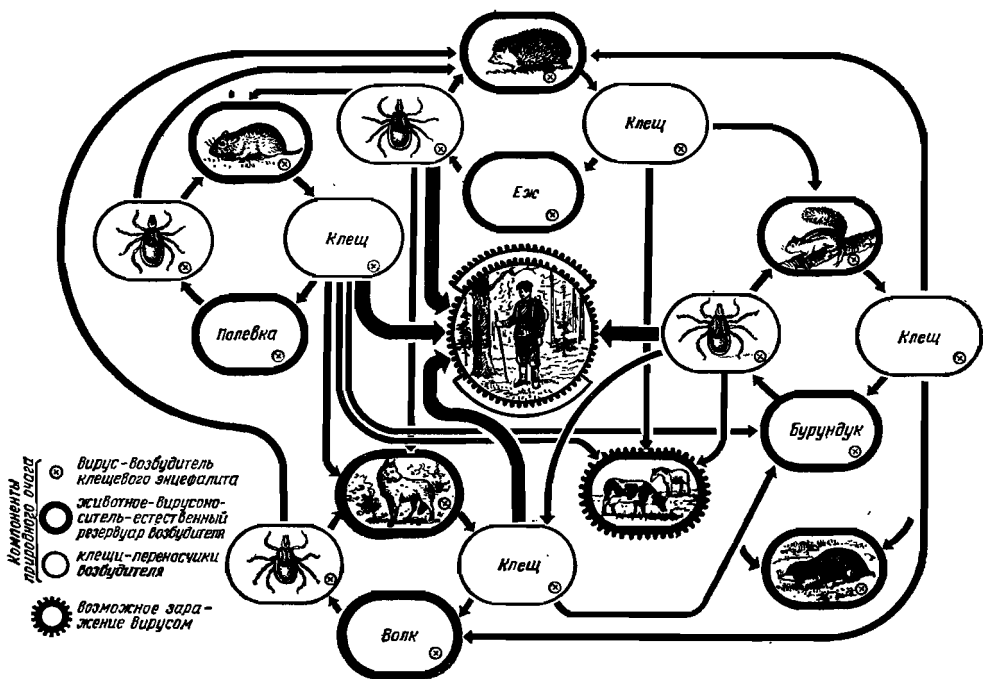


Рис. 145. Циркуляция вируса таежного энцефалита в природе.

Вирус — возбудитель таежного энцефалита, обозначенный на рисунке крестиками; переносчик вируса — таежный клещ, дикие млекопитающие и птицы, обитающие в тайге, являются компонентами природного очага. Человек и домашние животные, соприкасающиеся с природным очагом, могут заразиться при укусах зараженными клещами.

вают их большое растяжение и увеличение объема тела. Окраска самцов коричневая, размеры — около 2,5 мм. У голодной самки тело тоже коричневое, но по мере насыщения цвет изменяется от желтого до красновато-коричневого. Размеры голодной самки около 4 мм, а сытой — до 11 мм. Собачий клещ может паразитировать на многих диких и домашних животных и на человеке.

Таежный клещ (*Ixodes persulcatus*, рис. 144). Переносчик тяжелого вирусного заболевания — таежного энцефалита.

Места обитания. Тайга, преимущественно на востоке от Урала, но обнаружен и в Европейской части Советского Союза.

Морфофизиологические особенности. Сходны с таковыми собачьего клеща. Таежный клещ паразитирует на многих млекопитающих и птицах, поддерживая среди них вирус таежного энцефалита (рис. 145). Основным природным источником вируса энцефалита являются бурундуки; такую же роль выполняют ежи, полевки и другие млекопитающие и птицы. Вирус энцефалита передается и трансвариально, т. е. с яйцами самки клеща ее потомкам.

Выяснение и изучение роли таежного клеща в эпидемиологии энцефалита проведено Е. Н. Павловским и его учениками.

Профилактика. Личная — предохранение от укуса клещей (специальная одежда, мази и др.), общественная — культурное освоение тайги и уничтожение клещей (применяются ДДТ и другие яды).

Другие иксодовые клещи. В степной и лесной зонах обитают иксодовые клещи, относящиеся к роду *Dermacentor*. Личинки и нимфы их питаются на мелких млекопитающих, главным образом на грызунах. *Dermacentor pictus*, обитающий в лиственных и смешанных лесах, и *Dermacentor marginatus*, населяющий степи, переносят возбудителя туляремии. В теле клещей возбудитель туляремии может храниться годами, с чем связано длительное существование очагов этой болезни. *D. marginatus* переносит

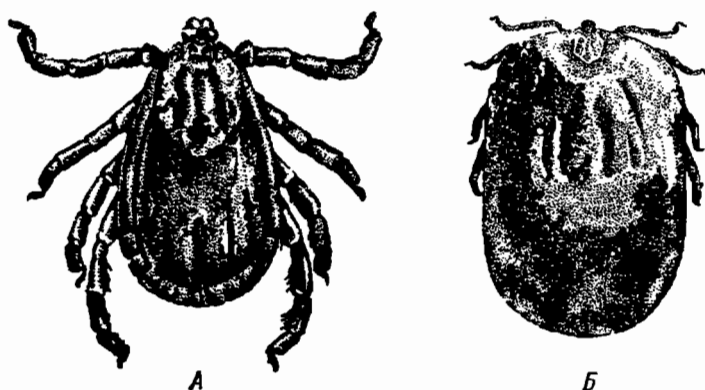


Рис. 146. Клещ *Dermacentor nuttalli*.
Голодная (А) и сытая (Б) самка клеща.

также возбудителей бруцеллеза — заболевания, встречающегося у мелкого и крупного рогатого скота, свиней и человека. Обитающий в степях Западной Сибири и Забайкалья *Dermacentor nuttalli* (рис. 146) подерживает в природе очаги и передает человеку спирохет — возбудителей клещевого сыпного тифа.

Семейство Аргасовые (Argasidae). Аргасовые клещи — обитатели закрытых убежищ — естественных и искусственных. Они поселяются в пещерах, норах и логовищах животных, а также в жилых и нежилых постройках, по преимуществу глинобитных. Условия обитания аргасид более благоприятны, чем иксодид, поэтому у них наблюдается меньшая смертность и не выработались приспособления к столь интенсивному размножению. Самка откладывает лишь сотни, а иногда и десятки яиц. С другой стороны, этим клещам приходится довольствоваться добычей, попадающей в убежище, в связи с чем круг их хозяев очень широк — позвоночные, от рептилий до человека. Кроме того, появилось приспособление, позволяющее насыщаться возможно скорее, пока прокормитель находится в убежище. Сосание длится от 3 до 30 минут. Поскольку питание менее обильное, яиц созревает меньше, но они откладываются несколько раз в жизни. Так как убежище может длительно не посещаться, клещи годами могут голодать, а поэтому и развитие их, как показал Е. Н. Павловский, может затягиваться до 20—28 лет. Это связано также с тем, что в метаморфозе аргасид за яйцом и личинкой следует смена нескольких нимф: нимфа I, нимфа II, нимфа III и лишь затем имаго. Отсутствие прокормителя в какой-либо из фаз метаморфоза задерживает переход к следующей фазе. Заселение новых убежищ происходит очень медленно с помощью хозяев-прокормителей. Типичный представитель аргасовых клещей — поселковый клещ.

Поселковый клещ (*Ornithodoros papillipes*) (рис. 147). Переносчик спирохет — возбудителей клещевого возвратного тифа. Клещи поддер-

живают это заболевание среди диких животных, а при питании на человеке заражают и его. Установлена трансвариальная передача спирохет по крайней мере на протяжении 1—2 поколений.

Географическое распространение. Средняя Азия, Иран, Индия. Родственные орнитодорусу виды встречаются на Кавказе. Клещ поселяется в пещерах, норах млекопитающих и птиц, в щелях глинобитных строений.

Морфофизиологические особенности. Орнитодорус — маленький темно-серый клещ. Длина самки 3,2 мм, самца — 3,4 мм. Глаз нет. Питается орнитодорус на грызунах, летучих мышах, жаворонках и др., а также на домашних животных: собаках, крупном рогатом скоте, лошадях, кошках и др. Взрослые клещи могут голодать до 13 лет.

Профилактика клещевого возвратного тифа. Личная — оберегать себя от нападения клещей, не спать и не лежать в пещерах и строениях, неблагополучных по этому заболеванию, применять отпугивающие средства. Общественная — уничтожение клещей и грызунов. Наилучший эффект дает снос и сжигание старых глинобитных помещений, заселенных клещами.

Семейство Гамазовые (Gamasoidae). Многочисленная группа мелких клещей размером 0,3—4 мм. Эти клещи не имеют глаз, некоторые гамазовые клещи — постоянные, другие — временные паразиты птиц и млекопитающих. Медицинское значение имеют гамазовые клещи, паразитирующие на птицах (курах, голубях) и передающие вирусные заболевания, к которым восприимчив и человек, а также гамазовые клещи — паразиты домовых грызунов, передающие человеку возбудителей особой формы сыпного тифа.

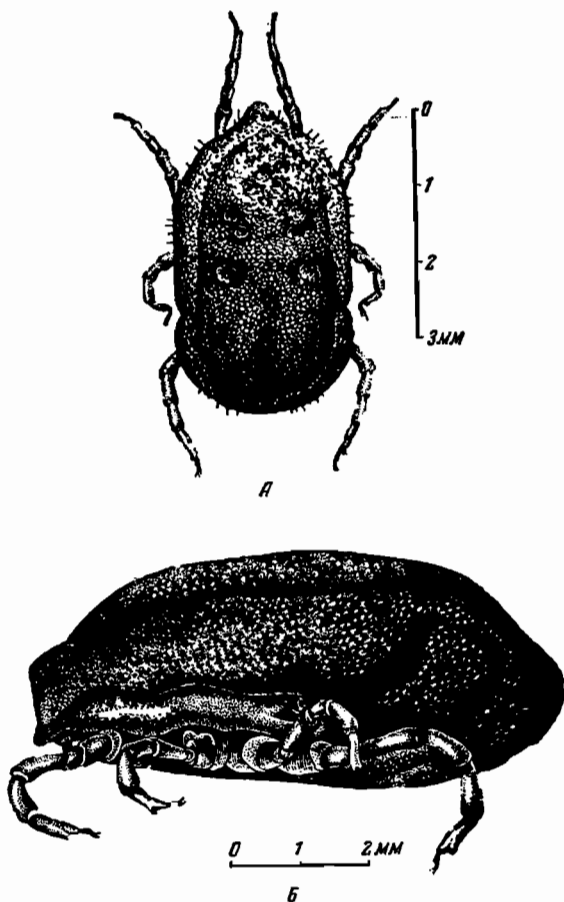


Рис. 147. Поселковый клещ (*Ornithodoros papillipes*).

А — самец (вид сверху); Б — самка (вид сбоку).

ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ (TRACHEATA)

КЛАСС НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Насекомые — настоящие наземные беспозвоночные. Класс насчитывает около миллиона видов. Тело насекомых четко разделено на голову, грудь и брюшко (рис. 148). Грудной отдел состоит из трех сегментов, у каждого одна пара ножек. Следовательно, для насекомых характерно

наличие трех пар конечностей. Второй и третий сегменты, кроме того, обычно несут по паре крыльев. Брюшко состоит из 6—12 члеников.

Обращает на себя внимание разнообразное строение ротовых органов, строго приспособленное к питанию определенной пищей. Исходной формой являются грызущие органы жуков, прямокрылых, черного таракана, гусениц бабочек, питающихся твердой пищей. Ротовой аппарат этого типа состоит из верхней губы, пары верхних челюстей, пары нижних челюстей и нижней губы. Верхняя губа образовалась из складки кожи и не является, следовательно, гомологом конечностей. Остальные части рото-

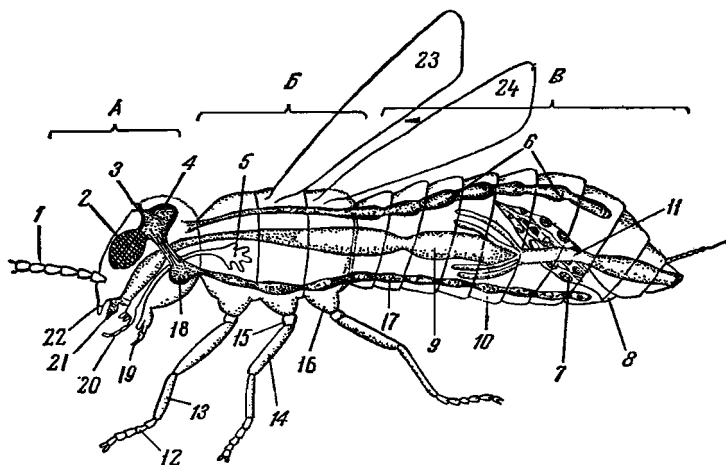


Рис. 148. Морфология насекомого (схема).

А — голова; Б — грудь; В — брюшко.
1 — сяжки; 2 — сложный (фасеточный) глаз; 3 — глазок; 4 — надглоточный узел — «головной мозг»; 5 — слюнная железа; 6 — сердце; 7 — яичники; 8 — половое отверстие; 9 — средняя кишка; 10 — мальпигиевы сосуды; 11 — задняя кишка; 12 — лапка (пять члеников); 13 — голень; 14 — бедро; 15 — вертлуг; 16 — тазик; 17 — брюшная нервная цепочка; 18 — глоточный узел; 19 — нижняя губа; 20 — нижние челюсти; 21 — верхние челюсти; 22 — верхняя губа; 23 — первая пара крыльев; 24 — вторая пара крыльев.

вого аппарата — преобразованные конечности. К ротовому аппарату относятся хитиновые выпячивания дна ротовой полости — гипофаринкс и язык.

Лакающие органы перепончатокрылых, колющие — двукрылых, колюще-сосущие — клопов, сосущие — взрослых чешуекрылых и др. представляют собой видоизмененные грызущие органы. Такие же соотношения обнаруживаются и в строении ножек. Исходным типом являются бегательные ножки, которые при специализации превращаются в плавательные, прыгающие, роющие и др.

Разнообразие в строении ротового аппарата и конечностей насекомых — результат дивергентного развития. Эти многообразные идиоадаптации — одно из условий, способствующих ярко выраженному биологическому прогрессу насекомых.

Крылья, имеющиеся у большинства насекомых, расположены на средне- и заднегрудях. У некоторых насекомых обе пары крыльев развиты хорошо и служат для полета. У жуков первая пара видоизменена в надкрылья, уплотнена и служит для защиты задней пары, используемой для полета. В отряде клопов уплотняется лишь верхняя часть передней пары крыльев. В отряде двукрылых для полета служит лишь первая пара, а вторая — сильно редуцирована; от нее сохраняются небольшие рудименты — жужжальца, являющиеся органами чувства равновесия. Крылья обладают продольными и поперечными жилками, внутри канала которых проходят нервы и трахеи. Жилкование крыльев имеет большое систематическое значение.

Известны и бескрылые насекомые. Одни из них — первично бескрылые, отсутствие крыльев у них указывает на примитивность организации; другие — вторично бескрылые: вши, блохи. Некоторые клопы утратили крылья в результате паразитического образа жизни.

Покровы и мышечная система. Насекомые имеют хитинизированный покров, под которым залегает однослойный гиподермический эпителий. Кожа богата разнообразными железами: пахучими, восковыми, линоч-

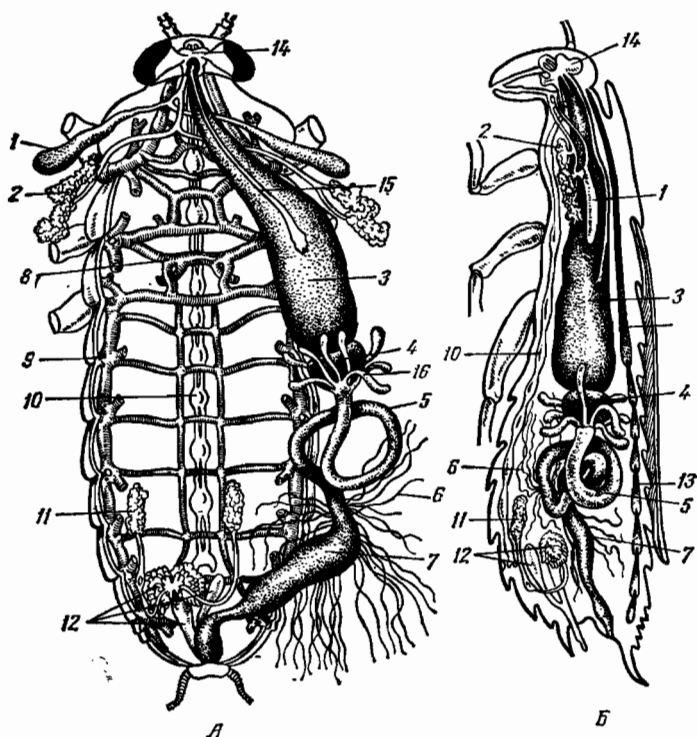


Рис. 149. Внутреннее строение самца черного таракана.

А — со спинной стороны; Б — вид сбоку; 1 — резервуар слюнной железы; 2 — слюнная железа; 3 — аоб; 4 — жевательный желудок; 5 — средняя кишка; 6 — мальпигиевы трубочки; 7 — задняя кишка; 8, 9 — трахейная система; 10 — брюшная нервная цепочка; 11 — семенники; 12 — придаточные железы; 13 — сердце; 14 — головной мозг; 15 — симпатическая нервная система; 16 — пилорические отростки.

ными и т. д. Мышцы поперечнополосатые, образующие сложную систему приспособлений для движения ног, крыльев, усиков. Внутренние органы насекомого изображены на рис. 149.

Пищеварительная система. Начинается ртом, который ведет в ротовую полость. Сюда открываются протоки слюнных желез. У гусениц большинства бабочек слюнные железы превращены в прядильные. Передний отдел кишечника имеет расширение — зоб. У рабочих пчел в зобу под влиянием ферментов цветочный нектар превращается в мед и отрыгивается. Переваривание и всасывание пищи у насекомых совершаются в средней кишке, которая переходит в заднюю, открывающуюся наружу анальным отверстием.

Органы дыхания. Трахеи, т. е. система ветвящихся трубок, которая распределяет воздух по телу, достигая всех органов.

Органы выделения. Мальпигиевы сосуды — многочисленные трубочки, впадающие в кишечник на границе средней и задней кишок. Просвет их заполнен зернами мочевой кислоты — главным продуктом диссимиляции у насекомых. Кроме того, выделительную функцию несет жировое тело.

В нем также скапливается, хотя и не удаляется из тела, мочеваая кислота, поэтому с возрастом концентрация ее в жировом теле увеличивается. Жировое тело является «почкой» накопления. Однако основная функция жирового тела — накопление запасных питательных веществ: жира, гликогена, белка. Этим объясняется способность к длительному голоданию многих насекомых.

Органы кровообращения. Сердце и аорта расположены на спинной стороне. В связи с разветвленной сетью трахей кровеносная система развита слабо и лишена функции переносчика кислорода. Жидкость, циркулирующая по кровеносной системе, бесцветна и называется гемолимфой. В гемолимфе находятся белые кровяные тельца. У некоторых насекомых (например, жуков-нарывников) гемолимфа содержит ядовитые вещества.

Нервная система. В структуре нервной системы привлекает внимание передний *протоцеребральный* отдел головного мозга. В этом отделе особенно сильного развития достигают так называемые грибовидные тела; они наиболее развиты у тех насекомых, которые отличаются высоко развитыми инстинктами (пчелы, осы, муравьи). У рабочих особей пчел и муравьев грибовидные тела развиты больше, чем у матки. У самок ос и шмелей грибовидные тела получили более значительное развитие, чем у пчел; это связано с тем, что самки ос и шмелей выполняют все те функции, которые в пчелиной семье поделены между маткой и рабочими особями. В брюшной нервной цепочке сильно выражена тенденция к концентрации ганглиев в продольном направлении, а у некоторых насекомых (например, мух) концентрация распространяется и на грудной отдел, в котором все ганглии сливаются в единую массу. Эти изменения в строении нервной системы ведут к совершенствованию ее деятельности и поэтому должны быть отнесены к разряду ароморфозов.

Органы чувств насекомых хорошо развиты. Глаза взрослых насекомых чаще фасеточные, но могут быть и простые; у личинок они чаще простые. Фасеточные глаза устроены сходно с глазами ракообразных. Глаза приспособлены для рассматривания предметов на близком расстоянии. Некотрые насекомые видят то, что недоступно человеческому глазу (ультрафиолетовую часть спектра). Дневные насекомые различают цвета. Имеются также органы чувства равновесия, вкуса и обоняния, у некоторых — и слуха.

Система воспроизведения. Все насекомые раздельнополы.

Развитие. Оно происходит с метаморфозом, особенностями которого изложены в главе VIII.

Практическое значение насекомых очень велико. Они являются главными опылителями цветковых растений. Около 30% европейских цветковых растений, в том числе важные сельскохозяйственные культуры, опыляется насекомыми. Немалую роль играют роющие насекомые в почвообразовательных процессах. Некоторые полезные насекомые одомашнены: пчела, тутовый и дубовый шелкопряды. Несомненную пользу человеку приносят хищные насекомые, поедающие других насекомых — вредителей растений, например божья коровка, муравьи. Насекомые-паразиты, личинки которых развиваются в яйцах и личинках других насекомых (осы и наездники), также сокращают численность вредных насекомых. Поскольку большинство инсектицидов небезразлично для человека, домашних животных и полезных насекомых, то привлечение хищных и паразитических насекомых для борьбы с вредителями (биологические способы борьбы) следует признать очень перспективным.

Многие насекомые являются вредителями сельскохозяйственных растений и леса, а также паразитами и переносчиками заболеваний человека, домашних и промысловых животных. Ущерб, наносимый экономике человека насекомыми, очень велик. Нет ни одного культурного растения, которое в какой-то мере не страдало бы от насекомых.

В Советском Союзе насчитывается около 1500 видов насекомых, повреждающих культурные растения, запасы и товары. Из них 700 видов — опасные вредители. На борьбу с насекомыми-вредителями затрачиваются огромные средства.

Медицинское и ветеринарное значение насекомых преимущественно заключается в том, что среди них немало паразитов, причиняющих непосредственный вред здоровью, либо с ними связанно распространение трансмиссивных болезней. Это значение так велико, что позволило Е. Н. Павловскому сказать: «Хоботки комаров, вшей и блох убили больше людей, чем их погибло в сражениях, имевших когда-либо место».

Кроме того, механическими переносчиками бактерий и вирусов — возбудителей заболеваний, цист простейших и яиц гельминтов могут быть мухи, тараканы и муравьи, когда они проникают в жилище человека.

Ряд насекомых обладает ядовитыми железами. Яд пчел смертелен для насекомых и мелких позвоночных. Для взрослого человека смертельная доза находится в пределах от 500 до 1000 укушений, но встречающийся случай повышенной чувствительности, когда небольшое число укушений может повлечь тяжелую реакцию и даже смерть. Одна из наиболее крупных ос — большой шершень, обитающий в Средней Азии, опасное ядовитое насекомое. Ужаление этой осой вызывает острую боль и сильный отек.

Препараты из пчелиного яда и молочка используются при лечении ряда заболеваний.

В медицинской практике некоторые членистоногие имеют значение при судебно-медицинской экспертизе. Дело в том, что муравьи, тараканы, личинки мух, жуков, чешуекрылых, а также клещи способствуют уничтожению как захороненного, так и лежащего открытым трупa. Деятельность разных видов членистоногих и стадий их развития имеет место через различные промежутки времени и в определенной последовательности, поэтому по найденным насекомым и клещам в некоторых случаях удается довольно точно определить время смерти человека.

Класс насекомых делится на большое число отрядов. В основу классификации положен характер метаморфоза, устройства ротовых органов и строения крыльев. К насекомым с неполным превращением относятся отряды прямокрылых (кузнечики, саранча, тараканы), полужесткокрылых или клопов, стрекоз, вшей и др.

К насекомым с полным превращением относятся отряды жесткокрылых или жуков, чешуекрылых или бабочек, перепончатокрылых, блох, двукрылых и др.

НАСЕКОМЫЕ — ПАРАЗИТЫ И ПЕРЕНОСЧИКИ ИНФЕКЦИИ И ИНВАЗИЙ

Отряд Клопы (Heteroptera). Большинство представителей этого отряда питается соками растений. Некоторые из клопов перешли к паразитическому образу жизни, в том числе постельный клоп (*Cimex lectularius*). Слюна постельного клопа содержит ядовитый секрет, поэтому укусы его болезненны. Перенос постельным клопом возбудителей каких-либо инфекционных болезней не доказан.

Отряд Вши (Anoplura). Паразитические насекомые, утратившие крылья и упростившиеся в своем строении в связи с паразитизмом. Известно около 500 видов, являющихся специфическими паразитами млекопитающих. На человеке паразитирует три вида вшей (рис. 150). Вши вызывают патологическое состояние, называемое педикулезом и являются специфическими переносчиками возбудителей ряда заболеваний.

Географическое распространение. По всему земному шару.

Эпидемиологическое значение. Оно очень велико. Эпидемии и пандемии сыпного и возвратного тифов сопутствовали истории человечества и уносили сотни тысяч жизней. Особенно усиливались эпидемии этих тифов

(получивших название паразитарных) в периоды войн, голода и других бедствий, связанных с массовой миграцией населения.

Было установлено, что возбудители сыпного и возвратного тифов передаются кровососущими насекомыми. Большую роль в выяснении этого

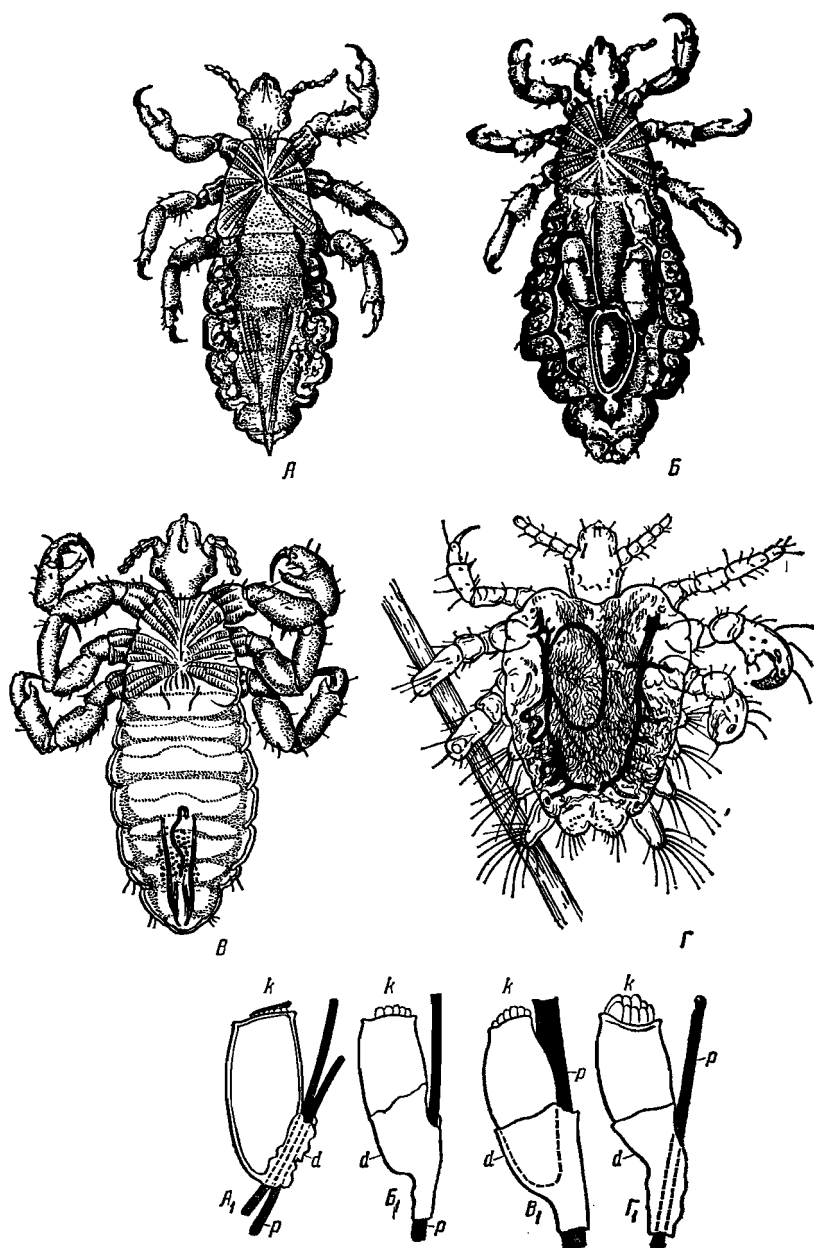


Рис. 150. Вши и их яйца.

А и *Б* — головная вошь (самец и самка); *В* — платяная вошь (самец); *Г* — лобковая вошь (самка). *А₁* — яйца (гиды платяной вши); *Б₁*, *В₁* — яйца головной вши; *Г₁* — яйца лобковой вши; *К* — крышка яйца; *р* — волос; *д* — клеевая масса.

сыграли самоотверженные опыты русских врачей Н. Г. Минха и О. О. Мочутковского, поставивших опыты по самозаражению.

С первых лет Советской власти в нашей стране были приняты меры по ликвидации педикулеза и паразитарных тифов, давшие блестящие результаты.

Профилактика. Личная — соблюдение правил личной гигиены, систематическое поддержание тела в чистоте, смена белья и др. Для уничтожения вшей используются инсектициды: пиретрум, мыло К и др. Меры общественной профилактики: содержание в чистоте общежитий, бань, парикмахерских, обязательная госпитализация больных паразитарными тифами.

Головная вошь (Pediculus capitis). Переносчик спирохет — возбудителей одной из форм возвратного тифа — так называемого вшивого возвратного тифа. Заражение происходит при раздавливании вши на теле человека и втирании спирохет во время расчесывания зудящей кожи.

Локализация. Головная вошь поселяется на волосистых участках тела, преимущественно на голове; яйца (гниды) она прикрепляет к волосам.

Морфологические особенности. Насекомые серого цвета. По бокам брюшка глубокие вырезки, усики на голове короткие и толстые. Размеры самца 2—3 мм, самки — 3—4 мм. Задний конец тела самца округлен, а самки — раздвоен. Питается только человеческой кровью 2—3 раза в сутки. Может голодать несколько дней. Длительность голодания зависит от окружающей температуры: чем она выше, тем скорее вошь погибает от голода.

Органы зрения развиты слабо. Органы обоняния (усики) развиты хорошо и служат для нахождения человека.

Жизненный цикл. Зрелое яйцо (гнида) через яйцеводы поступает в непарный выводной канал. Впереди гниды на волос выдавливается клейкое вещество, вследствие чего яйцо прикрепляется к волосу. За свою жизнь самка вши откладывает до 300 яиц. Развитие происходит на теле человека. Минимальный срок развития 4 дня, но он может затянуться при неблагоприятной температуре. Продолжительность жизни взрослой вши 27—38 дней.

Платяная вошь (Pediculus vestimenti). Переносчик возбудителей возвратного тифа (спирохет) и возбудителей сыпного тифа (риккетсий). Заражение человека происходит при втирании в ссадины и расчесы испражнений и гемолимфы раздавленной вши.

Локализация. Платяная вошь живет на платье и белье, яйца прикрепляет к одежде.

Морфологические особенности. Насекомые беловатого цвета, усики тоньше и длиннее, боковые вырезки на брюшке менее глубокие, чем у головной вши. Размеры самца 2,1—3,75 мм, самки — от 2,2 до 4,75 мм. Половой диморфизм проявляется в тех же признаках, что и у головной вши. Физиологические особенности те же.

Жизненный цикл. Не имеет существенных отличий от такового головной вши. Продолжительность жизни половозрелой самки до 46 дней, самца — до 32 дней. Жизненный цикл от начала развития яйца до начала кладки яиц вышедшей из яйца самкой («от яйца до яйца») длится 16 дней.

Лобковая вошь, или площадь (Phthirus pubis).

Локализация. Лобковая вошь поселяется на участках тела, покрытых волосами: на лобке, веках, под мышками и т. д., но не на голове.

Морфологические особенности и жизненный цикл. Размеры лобковой вши, или площади, меньше, чем головной и платяной: самцы — около 1 мм, самки — 1,5 мм. Тело короткое, широкое, грудь и брюшко неясно отграничены. Продолжительность жизни имаго лобковой вши 17—26 дней; за это время самка откладывает около 50 яиц, прикрепляя их к волосам человека.

Отряд Блохи (Aphaniptera). Эпидемиологическое значение имеют человеческая блоха (*Pulex irritans*) и крысиные блохи (*Ceratophyllus fasciatus* и *Xenopsylla cheopis*), являющиеся переносчиками чумных бактерий, которые живут в кишечнике блохи и с испражнениями могут попасть на кожу человека. При расчесывании бактерии проникают под кожу чело-

века и заражают его. Заражение чумой происходит и при укусе блох. Источники заражения чумными бактериями — мыши, крысы, суслики, тушканчики, полевки, зайцы. Блохи передают также риккетсий — возбудителей эндемичных сыпнотифозных лихорадок — от крыс человеку и возбудителя туляремии.

Географическое распространение. По всему земному шару.

Морфологические особенности. Челюстной аппарат колюще-сосущий. Задняя пара ног длиннее других и используется при прыжке. Крылья отсутствуют. Тело покрыто волосками.

Жизненный цикл. Яйца откладываются на хозяине или в сухом мусоре. Величина их около 0,5 мм. Развитие происходит с полным метаморфозом. Личинка червеобразной формы, без ног. Питается испражнениями взрослых блох и гниющими органическими веществами. У человеческой блохи *Pulex irritans* минимальный срок развития при оптимальных условиях температуры составляет 19 дней.

В распространении чумы и других болезней имеет значение то, что блохи являются неспецифическими паразитами. При гибели хозяина они могут переходить на животных других видов; в частности, на хищника нередко переселяются блохи, обитавшие на его жертве.

Отряд Двукрылые (Diptera). Из отряда двукрылых рассмотрим представителей нескольких семейств: комаров, бабочниц, мух.

Семейство Комариные (Culicidae). В СССР широко распространены три рода кровососущих комаров: *Anopheles*, *Aedes* и *Culex*. *Anopheles* передают человеку возбудителей малярии. Некоторые виды *Aedes* передают возбудителей туляремии, японского энцефалита, лимфоцитарного хориоменингита, желтой лихорадки, лихорадки денге и сибирской язвы. Отдельные виды *Culex* передают вирус японского энцефалита. В обнаружении переносчика вируса японского энцефалита большую роль сыграли исследования П. А. Петрищевой и других советских ученых.

В СССР обитает около 10 видов комаров из рода *Anopheles*; самый распространенный из них — обыкновенный малярийный комар (*Anopheles maculipennis*). В нашей стране он был основным переносчиком возбудителя малярии, поэтому биология его наиболее полно изучена, главным образом В. Н. Беклемишевым и его учениками. Эти работы получили мировое признание и способствовали исследованию жизненного цикла других кровососущих членистоногих. Знание биологии комаров, как и других переносчиков трансмиссивных болезней, необходимо для проведения борьбы с ними.

Морфологические особенности (рис. 151). У комаров (Culicidae) жилки крыльев покрыты чешуйками, которые могут образовать рисунок из пятен. Брюшко имеет 8 члеников с дыхальцами по бокам. Все тело комара покрыто волосками.

Жизненный цикл и биологические особенности. Яйца, личинки и куколки комаров развиваются в воде. Молодой окрыленный комар-анopheles, покинув оболочку куколки, скрывается в прибрежной растительности. В это время комары питаются только соками растений. Через несколько дней в сумерки самцы образуют рой. Самка влетает в рой и удаляется с одним из самцов для спаривания. После оплодотворения самка ищет добычу и пьет кровь человека или животных. Кровь необходима для развития яиц. Сытые самки прячутся на несколько дней в «убежищах» которыми могут быть затемненные места в помещениях или зарослях кустарников. В это время происходит переваривание крови и созревание яиц. Затем самка летит к водоему и откладывает яйца. Процесс переваривания пищи и созревания яиц получил название **гонотрофического цикла**. После откладки яиц самка снова ищет добычу, питается кровью и у нее начинается новый гонотрофический цикл. Вся жизнь комара в теплое время года состоит из повторений этих циклов. Средняя продолжительность жизни имаго в летнее время около месяца.

Для откладки яиц *Anopheles* используют водоемы со стоячей или слабопроточной водой. Число яиц в одной кладке колеблется от 60 до 350.

Яйца комаров *Anopheles* отличаются от яиц *Culex* и *Aedes* не только по форме, но и по способу откладки. *Anopheles* откладывают яйца вразброс на поверхность воды. Каждое из них окаймлено вогнутым пояском и снабжено плавательными камерами. Яйца *Culex* не имеют пояса и ка-

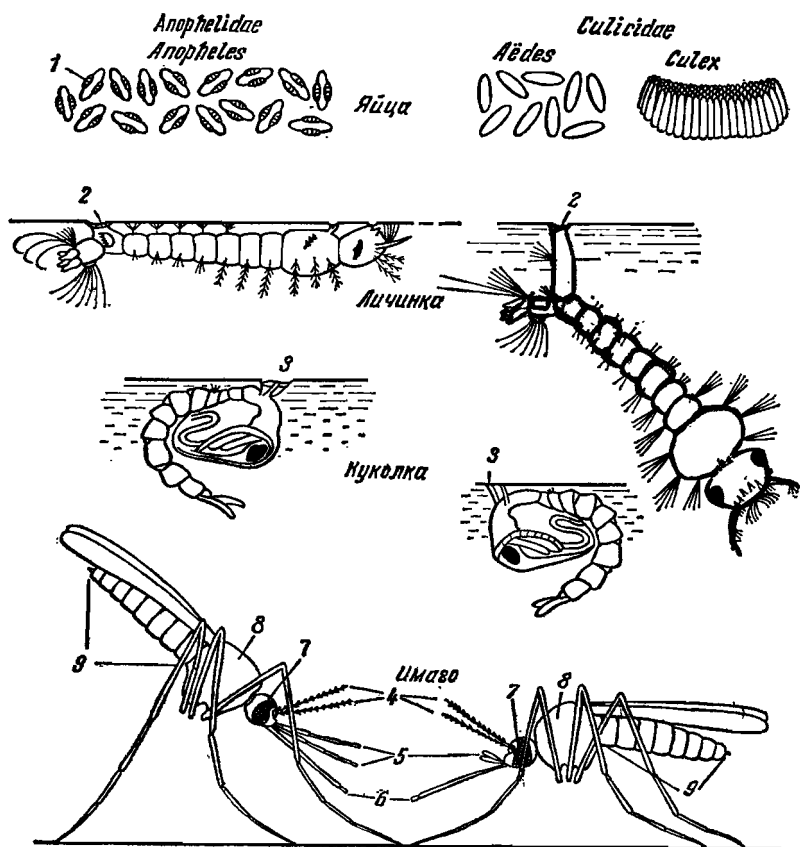


Рис. 151. Главные отличительные признаки семейств малярийных и немалярийных комаров.

1 — поплавки яйца анофелес; 2 — дыхальца личинок; 3 — дыхательные трубки куколок; 4 — усики (антенны); 5 — нижние челюстные щупики; 6 — хоботок; 7 — глаза; 8 — грудной отдел; 9 — брюшко взрослого комара.

мер и откладываются на поверхность воды кучками в виде лодочки. Яйца *Aedes* откладываются на сырую землю у пересыхающих водоемов и реже на поверхность воды. Они откладываются как кучками, так и вразброс.

Из яиц вылупляются личинки, живущие у поверхности воды. Они дышат атмосферным воздухом. Личинки *Anopheles* (см. рис. 151) отличаются от личинок *Culex* и *Aedes* отсутствием дыхательного сифона. У личинок *Culex* и *Aedes* сифон имеет форму трубки. У личинок *Anopheles* трахеи имеются в каждом сегменте, поэтому по отношению к поверхности воды личинки располагаются горизонтально. Комары *Culex* и *Aedes* располагаются под углом к поверхности воды. К пленке поверхностного натяжения воды личинки прикрепляются сифоном.

Личинки *Anopheles* живут исключительно в чистых или почти чистых водоемах. Водоемы со значительным количеством органических веществ и взвешенных частиц, как и затененные водоемы, для них непригодны. Поэтому в борьбе с комарами *Anopheles maculipennis* хороший эффект

дает обсаживание берегов водоема деревьями с большой, широкой кроной.

Продолжительность развития личинки зависит от температуры воды. Развитие начинается при температуре не ниже 10°. Оптимальная температура 25°. Минимальный срок развития личинки 15 дней. Питаются личинки бактериями и растительными остатками, для чего фильтруют воду и заглатывают все частицы, которые по размерам просвета ротового отверстия могут быть заглочены. Личинка превращается затем в куколку. Куколка имеет форму запятой. Куколка *Anopheles* отличается от куколок других комаров наличием боковых шипиков на всех члениках брюшка, а также строением дыхательных трубок (сифональных рожек). У *Anopheles* дыхательные трубки конической формы, у *Culex* — цилиндрической.

Число поколений зависит от продолжительности лета. У осенних самок вырабатывается жировое тело, за счет которого поддерживается существование имаго во время зимовки.

У *Anopheles maculipennis* зимуют оплодотворенные самки. Местами зимовки для одних подвидов служат подвалы, погреба, для других — хлева со скотом. Все самцы погибают осенью.

Рассеиваются комары вокруг анофелогенных водоемов, примерно в зоне 3 км. Летом самки комаров влетают в помещения начиная с захода солнца, а перед утренней зарей и во время вечерних сумерек вылетают из помещения голодные или с созревшими яйцами. Днем комары сидят в темных углах жилья, под кроватями, за шкафами и т. д. Питается кровью только самка, для чего у нее приспособлены колюще-сосущие ротовые органы. У самца сосущие ротовые органы приспособлены для питания растительными соками. В стадии имаго малярийные и немалярийные комары легко отличимы друг от друга. Посадка на предметы у них различная. У сидящих комаров *Anopheles* брюшко отброшено прочь от субстрата. У других комаров тело при посадке согнуто, брюшко наклонено к субстрату или расположено параллельно к нему. Различия имеются и в ряде морфологических признаков. Комары рода *Aedes* по своим биологическим особенностям отличаются от *Anopheles*. Местами выплода большинства видов *Aedes* служат временные водоемы: лужи, заболаченности, канавы. Личинки некоторых видов могут развиваться в небольших сосудах, в том числе в ведрах, бочках, консервных банках и т. п. Разлагающиеся органические вещества им не вредят. Характерной чертой комаров *Aedes* является одновременное вылупление личинок из яиц одной кладки; оно растягивается на недели и даже месяцы. В этом сказывается приспособление к обитанию в периодически пересыхающих водоемах. Если водоем пересыхает до окончания развития личинок и они погибают, из оставшейся порции яиц вылупливаются личинки при новом затоплении, что обеспечивает существование вида.

Для одних видов *Aedes*, получивших название моноциклических, характерно развитие за лето одной генерации, для других, полициклических — нескольких генераций. Личинки моноциклических видов обычно развиваются во временно пересыхающих водоемах, поэтому у них более четко выражена задержка развития яиц в летнее время. У полициклических видов взамен слабо выраженной летней задержки развития яиц, как приспособление к суровым зимним условиям, развилась в процессе эволюции осенне-зимняя задержка развития яиц. Однако, как установил Н. В. Хелевин, моно- и полициклическость у комаров *Aedes* носит относительный характер: один и тот же вид комаров в различных географических условиях может вести себя по-разному. Кроме того, в одной и той же местности виды, которые принято считать полициклическими, никогда не дают одномоментного отрождения личинок, а виды, причисленные к моноциклическим, дают отрождение некоторой части личинок и в летний сезон.

Взрослые комары наиболее активны вечером, но могут нападать на добычу и днем, особенно в пасмурную погоду. Днем комары прячутся в траве, кустарниках, ямах, обычно вблизи водоемов.

Система борьбы с комарами сводится к следующему: 1) защита человека от нападения комаров; 2) уничтожение окрыленных комаров; 3) уничтожение личинок; 4) оздоровление местности — ликвидация водоемов, которые могут быть местами выплода комаров.

В отвлечении комаров от человека имеет существенное значение зоофилактика, т. е. устройство барьера из хлевов между водоемом и населенным пунктом.

Уничтожение окрыленных комаров проводится в помещениях, используемых ими в качестве дневок. В нашей стране в период ликвидации малярии значительное снижение численности малярийных комаров *Anopheles* было достигнуто в результате барьерной обработки помещений препаратом ДДТ. Метод основан на том, что почти все комары *Anopheles maculipennis* устремляются от водоемов в населенный пункт; достигнув его, они рассеиваются в ближайших к водоему помещениях (хлевах, жилых домах и прочих постройках). Путем сплошной обработки этих помещений инсектицидами достигается значительная гибель комаров.

Для уничтожения личинок в водоемах используются минеральные масла, разбрызгиваемые по поверхности водоема. Масло, понижая поверхностное натяжение, препятствует удержанию личинок у поверхности воды. Кроме того, масло закупоривает трахеи комаров и они, лишившись возможности дышать, погибают. На поверхности водоемов распыляют также яды, содержащие мышьяк, парижскую зелень, гексахлоран и др. Личинки при фильтрации заглатывают частицы яда и погибают. Небольшие водоемы можно сделать непригодными для личинок комаров анофелес, прибавив в них навоз и другие органические вещества.

Биологическим методом борьбы с комарами является разведение в водоемах рыб-гамбузий, питающихся почти исключительно личинками комаров.

Мероприятия по оздоровлению территории наиболее дорогостоящие. К ним относятся гидротехнические работы по осушению и углублению водоемов, спрямлению рек и др.

Семейство Бабочицы (Psychodidae). Из этого семейства медицинское значение имеют москиты (*Phlebotomus*, рис. 152). Укусы москитов вызывают сильный зуд; их ядовитая слюна может вызвать лихорадочное состояние. Москиты являются переносчиками вирусов лихорадки паппатачи, а также возбудителей кожного и внутреннего лейшманиоза.

Географическое распространение. Ограничено преимущественно субтропиками. В нашей стране в Средней Азии, Закавказье, Крыму, Молдавии зарегистрировано несколько видов москитов, из которых наибольший ареал имеет *Phlebotomus papatasi*.

Морфофизиологические особенности. Мельчайшие двукрылые насекомые величиной 1,3—3,5 мм, светло-желтой, серой или коричневой окраски. Самки москитов питаются кровью человека и животных. Нападают

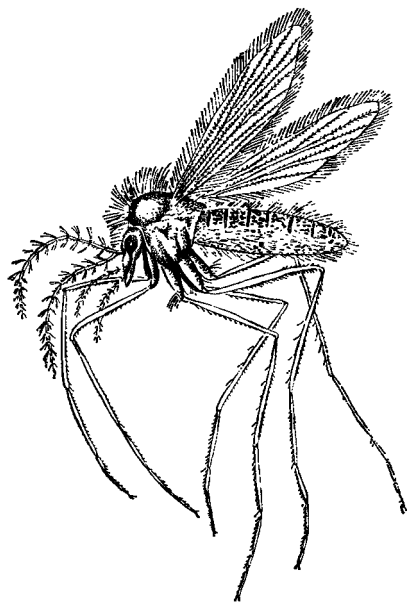


Рис. 152. Москит *Phlebotomus papatasi*.

ночью и в сумерки в наиболее жаркое время года. Москиты встречаются как вблизи человеческого жилья, так и в дикой природе, где они находят приют в пещерах, норах грызунов и других животных.

Жизненный цикл. Метаморфоз москитов осуществляется при температуре, близкой к 25°. Личинки развиваются в гниющем мусоре, навозе, опавших листьях и т. д. При оптимальных температурных условиях от откладки яиц до развития имаго проходит 46 дней. Окрыленные москиты держатся неподалеку от места выплода.

Меры борьбы с москитами — очистка территорий от разлагающегося мусора, что предупреждает выплод этих насекомых. Для уничтожения москитов в местах дневок используются препараты ДДТ и гексахлорана.

Методы полевых исследований и способы борьбы с москитами, предложенные советскими исследователями (П. П. Перфильев, П. А. Петрищева), получили мировое признание.

Семейство Мухи (Piophilidae). Из этого семейства наибольший медицинский интерес представляют мухи — механические переносчики возбудителей заболеваний (комнатная муха и муха-жигалка) и возбудители миазов.

Комнатная муха (Musca domestica). Имеет большое эпидемиологическое значение. Распространена повсеместно. Между коготками ее лапок находится клейкая покрытая волосками подушечка, позволяющая мухе ползать по потолку и отвесным поверхностям. Ноги также покрыты волосками, к которым легко пристает грязь, поэтому мухи могут становиться механическими переносчиками болезнетворных бактерий. На теле одной мухи находили до 6 млн. бактерий, а в кишечнике — до 28 млн.

Наиболее велика роль мухи в распространении возбудителей острозаразных кишечных болезней и прежде всего брюшного тифа, холеры, дизентерии, летнего детского поноса, кроме того, мухи переносят возбудителей туберкулеза, дифтерии, яйца гельминтов и цисты простейших.

Вспышки эпидемий кишечных заболеваний приходится на летний период, когда численность мух достигает наибольшей величины.

Органы питания комнатной мухи построены так, что она может сосать жидкую пищу и соскребывать сухие вещества. Обильное выделение слюны позволяет мухе размачивать твердую пищу.

Обычным местом откладки яиц являются гниющие вещества, кухонные отбросы, навоз, испражнения человека и т. д.

Размножаются мухи очень интенсивно. За один раз муха откладывает до 160 яиц. При благоприятных температурных условиях через сутки из яиц выходят личинки, которые через 1—2 недели окукливаются; уже через месяц появляется новое поколение мух. Личинки комнатной мухи теплолюбивы. Если в различных частях скоплений органических веществ создается разная температура, то личинки мух мигрируют туда, где наиболее оптимальные для их развития термические условия, т. е. температура 40—46°. Перед окукливанием у личинок изменяется отношение к температуре и они перемещаются в более холодные сухие места. Окукливание обычно происходит в земле или в субстрате, на котором находятся органические вещества, служившие местом обитания личинок. Окукливание происходит при температуре не выше 25°. Вышедшие из куколок мухи способны достигнуть поверхности, преодолев слой мусора толщиной более 30 см.

Осенняя жигалка (Stomoxys calcitrans). Является переносчиком возбудителей сибирской язвы и сепсиса. Распространена повсеместно.

По биологии и морфологии близка к комнатной мухе; имеет серую окраску с темными полосами на груди и пятнами на брюшке. Хоботок этой мухи сильно вытянут и на конце несет пластинки с хитиновыми «зубами». Трением хоботка о кожу муха соскабливает эпидермис и, пи-

таясь кровью, одновременно выпускает ядовитую слюну, вызывая сильное раздражение.

Борьба с мухами в населенных пунктах. Ведется она в следующих направлениях: 1) защита продуктов от мух; 2) борьба с преимагинальными стадиями мух; 3) борьба с имаго.

Для защиты от мух рекомендуется на рынках, в магазинах и в других местах держать продукты питания прикрытыми стеклянными или сетчатыми колпаками, засетчивать окна кухонь, столовых, лечебных и детских учреждений. Борьба с преимагинальной стадией ведется по линии благоустройства населенных пунктов и хранения навоза лишь в специальных навозохранилищах. Места вылода мух обрабатывают инсектицидами.

Борьба с окрыленными мухами проводится при помощи механических и химических средств. К первым относятся разнообразные ловушки и липкие мухоморы. Химические средства — применение мухоморов, содержащих яды: мышьяк, фтор, формалин, а также импрегнация (пропитывание) стен и обработка помещений инсектицидами.

Вольфартова муха (*Wohlfahrtia magnifica*). Личинки этой мухи вызывают заболевание — миаз. Вольфартова муха встречается в средней полосе и южной части СССР. Взрослые насекомые, обитатели полей, питаются нектаром цветов. Свои яйца мухи откладывают в открытые полости: глаза, нос, уши, а также в ранки овец, лошадей, верблюдов и других животных, а при случае и на спящих людей, особенно детей. Личинки вольфартовой мухи выедают ткани вплоть до кости и разрушают кровеносные сосуды. Результатом этого бывают нагноения, кровотечения, гангренозные процессы. Заболевание это очень мучительное; известны смертельные исходы. Паразитический образ жизни личинки мухи ведут до окукливания. Куколки развиваются в земле.

Оводы (*Oestrinae*). Являются также возбудителями миаза. Их несколько видов. Это короткоусые, двукрылые насекомые. В пределах нашей страны оводы паразитируют на животных и как исключение — на человеке.

Взрослые насекомые не питаются, а существуют за счет запасов пищи, накопленных в личиночный период жизни. Личинки — облигатные паразиты.

Большой желудочный овод (*Gastrophilus intestinalis*). Откладывает яйца, прикрепляя их к волосам лошадей. Родившиеся личинки внедряются в кожу, проделывая в ней ходы, чем вызывают сильный зуд. Лошади расчесывают ходы и заглатывают личинок. Дальнейшее развитие происходит в желудке лошади. Личинки старшего возраста с испражнениями лошади выходят наружу; окукливание происходит в земле. Личинки желудочного овода могут попасть в кожу человека при соприкосновении с шерстью лошади. Описан случай паразитирования этого овода в желудке человека.

Кожный овод рогатого скота (*Hypoderma bovis*). Откладывает яйца на шерсть задних ног животного. Личинки проникают под кожу и по тканям мигрируют по телу, заканчивая развитие под кожей спины. Затем, покинув тело хозяина, окукливаются в почве. Описаны вызванные личинками этого овода миазы и у человека.

Овечий (*Oestrus ovis*) и лошадиный (*Rhinoestrus purpurens*) оводы. Живородящие. Самки овода подлетают к ноздрям или глазам животных и выпускают в них жидкость, содержащую живых личинок. Развитие личинок происходит в носовых и глоточной полостях и в лобных пазухах. Известны случаи паразитирования личинок этих оводов в глазах человека.

Оводы нашей фауны — лишь случайные паразиты человека, но один из видов южноамериканских оводов — облигатный паразит человека. Самка насекомого прикрепляет свои яйца к брюшку кровососущих насекомых, а когда те нападают на человека, то личинки овода выходят из яиц и вбуравливаются под кожу человека.

КОМПОНЕНТЫ ГНУСА

Для обозначения кровососущих насекомых давно существует меткое народное слово «гнус». Оно вошло и в научную терминологию. Существенными компонентами гнуса, кроме комаров и moskitov, являются мошки, мокрецы и слепни. Они встречаются во всех географических зонах нашей страны, но особенно многочисленны в тайге. Гнус во время массового лета значительно снижает трудоспособность людей, работающих на открытом воздухе, и повышает трудовой травматизм, например на лесоразра-

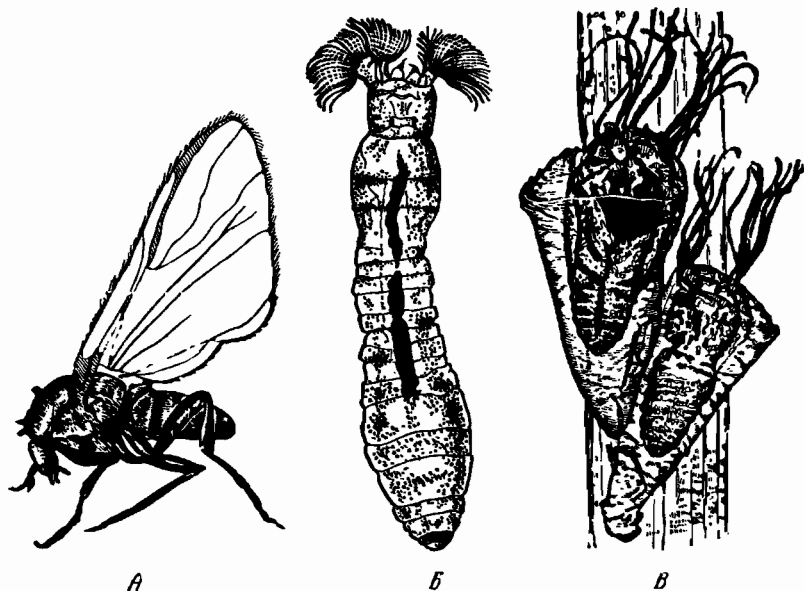


Рис. 153. Мошка *Simuliid* (А). Имаго; Б — личинка; В — куколки в чехлах.

ботках. В изучении гнуса наиболее крупные исследования выполнены А. В. Гудевичем, А. С. Мончадским, И. А. Рубцовым и Н. Г. Олсуфьевым.

Мошки (*Simuliidae*). По внешнему виду они похожи на мелких мух (рис. 153). В среднем длина их тела 2,5—4,5 мм. Самки большинства видов сосут кровь. Нападают они только на открытом воздухе и в светлое время суток. Развитие мошек происходит в реках и ручьях. Яйца откладываются самками на подводные предметы: камни, листья растений.

Мокрецы. Основная масса кровососущих мокрецов относится к роду *Culicoides*. Это наиболее мелкие из летающих кровососущих насекомых. Длина их тела 1—2,5 мм. Самки нападают на человека и животных в ранние утренние часы и вечером. Личинки и куколки мокрецов развиваются во влажной почве, лесной подстилке, дуплах деревьев, небольших стоячих водоемах.

С целью индивидуальной защиты от гнуса рекомендуется применение отпугивающих химических средств — репеллентов (от англ. repellent — отталкивающий). В настоящее время лучшим средством защиты от комаров, мошек и мокрецов признан диметиловый эфир фталевой кислоты (диметилфталат). Эту жидкость наносят ватным тампоном на чистую и сухую (не потную) кожу открытых частей тела и одежду. Эффективное действие препарата продолжается от 3 до 5 часов. Разработаны и способы увеличения срока действия репеллентов. Такими свойствами обладают фталатные студни; ими пропитываются защитные сетки Павловского, изготавливаемые из куска рыболовной сетки.

Открыленных насекомых в природных условиях уничтожают с помощью дымовых гексахлорановых шашек, а траву и кустарники обрабатывают препаратом ДДТ.

Слепни (Tabanidae). Это насекомые, внешне и величиной напоминающие крупную муху. На голове — крупные фасеточные глаза; крылья у одних видов прозрачные, а у других с темным рисунком. Ротовые органы колюще-сосущие, но приспособленные и для слизывания жидкостей. Самцы питаются растительными соками. Самкам для развития яиц недостаточно только растительной пищи и они нападают на животных и человека. Сосание крови длится около 5 минут и за это время самка выпивает до 200 мг крови. Нападают слепни обычно в жаркую погоду, но один из видов — дождевик — предпочитает питаться, когда пасмурно, перед дождем. Яйца у большинства видов откладываются кучкой до 1000 штук на листьях прибрежных растений. Личинки развиваются в воде; у некоторых видов развитие происходит во влажной почве. Зимуют личинки, куколки появляются весной. Слюна слепней токсична. Слепни могут передавать возбудителей туляремии и сибирской язвы.

ТИП МЯГКОТЕЛЫЕ (MOLLUSCA)

Тип моллюсков относится к числу наиболее богатых видами. В современной фауне их насчитывается более 107 000. Моллюски — преимущественно водные обитатели; лишь небольшое число видов живет на суше. Медицинский интерес представляют моллюски в связи с тем, что некоторые из них являются промежуточными хозяевами паразитов человека.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Для животных, относящихся к типу моллюсков, характерны: трехслойность, т. е. формирование органов из экто-, энто- и мезодермы;

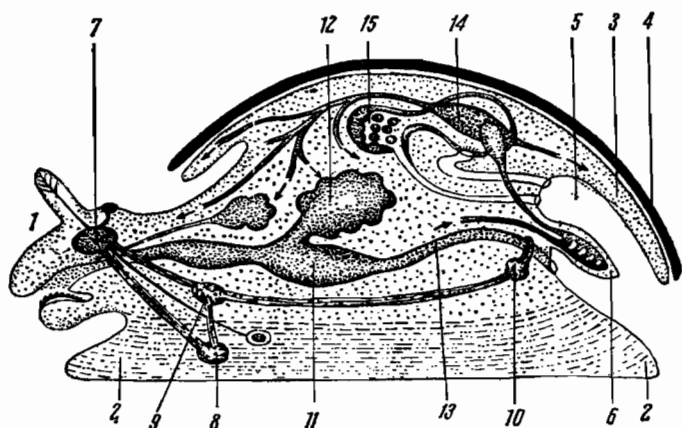


Рис. 154. Морфология моллюсков на примере брюхоногого.

1 — головка; 2 — нога; 3 — мантия; 4 — раковина; 5 — мантийная полость; 6 — жабры; 7 — головной ганглий; 8 — педальный ганглий; 9 — плевроганглий; 10 — висцеральный ганглий; 11 — желудок; 12 — печень; 13 — задняя кишка; 14 — сердце; 15 — половая железа.

билатеральная симметрия, нередко искаженная вследствие смещения органов;

несегментированное тело, обычно покрытое закрытой раковиной, цельной двустворчатой или состоящей из нескольких пластин;

кожная складка — мантия, облегающая все тело;

мускульный вырост — нога, которая служит для передвижения; плохо выраженная целомическая полость;

наличие всех основных систем органов: аппарата движения (мышечной системы), органов внешнего обмена (пищеварительной, дыхательной и выделительной системы), органов внутреннего обмена (кровеносной системы), органов регуляции (нервной системы) и воспроизведения (половой системы).

Биологический прогресс моллюсков обусловлен идиоадаптационными приспособлениями. Главнейшее среди них — раковина, хорошо защищающая животных в любых средах обитания: и в воде, и на суше.

Внутренняя организация моллюсков показана на рис. 154. Целом сохраняется лишь в виде околосоудочной полости и вокруг гонад. Между внутренними органами пространство заполнено паренхимой.

Пищеварительная система имеет форму извитого канала: для большинства видов характерно, что в ротовой полости имеется утолщение, покрытое кутикулой, несущей зубчики. Это терка, которая служит для перетирания пищи.



Рис. 155. Брюхоногие моллюски.

А — малый прудовик (*Galba truncatula*) — промежуточный хозяин печеночного сосальщика; Б — битиния (*Bithynia leachi*) — промежуточный хозяин кошачьего сосальщика; В — наземный моллюск (*Helicella ericetatum*) — промежуточный хозяин ланцетовидного сосальщика.

Органы дыхания — кожные жабры, расположенные под мантией, у некоторых моллюсков внутренняя стенка мантии выполняет функцию легочной ткани.

Выделительная система представляет собой видоизмененные метанефридии.

Кровеносная система не замкнута. Сердце состоит из одного желудочка и одного или двух предсердий.

Нервная система примитивна, построена по разбросанно-узловому типу. Имеется пять пар ганглиев, соединенных перемычками.

Среди моллюсков встречаются как раздельнополые, так и гермафродитные формы.

Наличие трохофороподобной личинки говорит о родстве моллюсков с кольчатыми червями. Моллюски произошли, по-видимому, от предков, общих с членистоногими.

Практическое значение моллюсков заключается в том, что некоторые из них (устрицы, мидии, морские гребешки, осьминоги, виноградные улитки и др.) используются в пищу. Из раковин моллюсков получают перламутр. Некоторые моллюски образуют жемчуг и служат предметом промысла.

Ряд видов моллюсков — вредители сельскохозяйственных культур.

Моллюски являются промежуточными хозяевами сосальщиков (рис. 155). Наземные моллюски из родов *Zebrina* и *Helicella* — промежуточные хозяева ланцетовидного сосальщика. Пресноводные моллюски: *Galba truncatula* — промежуточный хозяин фасциолы, *Bithynia leachi* — промежуточный хозяин описторхиса, *Melanta amurensis* и некоторые другие виды — промежуточные хозяева кровяного сосальщика.

Профилактика ряда гельминтозов требует проведения борьбы с моллюсками.

ТИП ИГЛОКОЖИЕ (ECHINODERMATA)

Известно около 6000 видов, относящихся к типу иглокожих. Все иглокожие — обитатели морей. К этому типу принадлежат морские ежи (рис. 156, А), морские звезды (рис. 156, Б), голотурии (рис. 156, В).

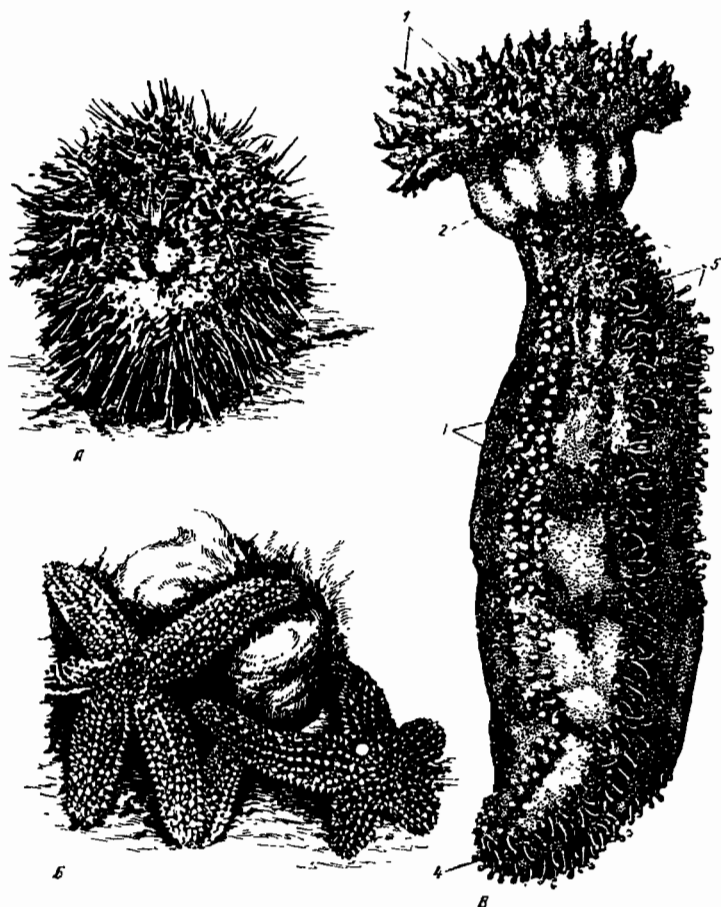


Рис. 156. Иглокожие.

А — морской еж; Б — морская звезда; В — голотурия: 1 — щупальцы; 2 — ампулы; 3, 5 — амбулакральные ножки; 4 — клоакальное отверстие.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Для животных, относящихся к типу иглокожих, характерны: трехслойность, т. е. развитие у зародышей экто-, энто- и мезодермы;

образование вторичного рта во время зародышевого развития; хорошо выраженная целомическая полость;

строение кожи, включающей эпидермис и соединительную ткань;

скелет мезодермального происхождения;

особая, свойственная только иглокожим, амбулакральная система;

строение тела по радиальной (чаще всего пятилучевой) симметрии.

Радиальную симметрию иглокожих следует считать вторичным явлением, так как личинка их билатерально-симметричная. Потеря билатеральной симметрии и приобретение радиальной симметрии тела связаны с прикреплением личинки иглокожих к подводному предмету. Но у не-

которых иглокожих, например голотурий, расположение многих органов билатеральное.

В теле иглокожих различают два полюса: оральный, на котором расположен рот, и аборальный — на противоположной стороне.

Покровы тела и скелет. Кожа иглокожих состоит из однослойного эпидермиса и соединительнотканного слоя (cutis). Такое строение кожи встречается, кроме иглокожих, только у хордовых. Производными кожи являются известковые пластинки, располагающиеся радиальными рядами. Таким образом, скелет иглокожих мезодермального происхождения, что характерно, кроме иглокожих, только для хордовых. На пластинках развиваются иглы и шипы, откуда и происходит название типа.

Амбулакральная система. Эта система состоит из полостей, наполненных жидкостью. Она служит для передвижения и выполняет также функции выделения и отчасти дыхания. Амбулакральная система начинается отверстием, прободающим мадрепоровую пластинку (рис. 157). Далее идет так называемый каменный канал, переходящий в околоротовой

кольцевой канал, в который впадает 5 радиальных каналов. Последние дают боковые веточки, заканчивающиеся слепо в амбулакральных ножках (рис. 157, 11).

Амбулакральные ножки снабжены присосками. Когда вода заполняет ампулу, она выпячивается и ножка присасывается к субстрату; последовательное заполнение ампул водой обеспечивает передвижение животного. Сокращением мышц вода из ампул удаляется обратно в боковые веточки радиальных каналов.

Системы других органов. Органом пищеварения (рис. 157, 4) служит кишечная трубка. Она начинается ротовым отверстием, обращенным к поверхности субстрата, заканчивается анальным отверстием на противоположной стороне. Органами

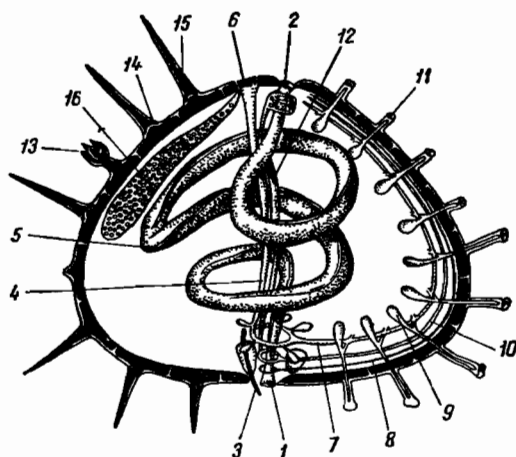


Рис. 157. Морфология иглокожих на примере морского ежа.

1 — рот; 2 — анальное отверстие; 3 — зуб аристотелева фонаря; 4 — кишечный канал; 5 — кровеносный сосуд кишечника; 6 — мадрепоровая пластинка; 7 — радиальный амбулакральный канал; 8 — радиальный ствол нервной системы; 9 — ампула; 10 — радиальный кровеносный сосуд; 11 — амбулакральная ножка; 12 — осевой орган; 13 — педицеллария; 14 — мускул; 15 — игла; 16 — гонада.

дыхания служат жабры — выпячивания стенки тела с полостью внутри. У некоторых иглокожих, например морских ежей, кровеносная система не замкнута. Кровь иглокожих разносит по телу питательные вещества, но не выполняет дыхательной функции. Нервная система примитивна, ганглиев нет. Из органов чувств имеютсястатоцисты и глазки. Половая система представлена радиально расположенными гонадами. Иглокожие раздельнополые. Яйца чаще всего осеменяются в воде.

Развитие. Личинка иглокожих — д и п л е у р у л а — обладает двусторонней симметрией. Вторая особенность в развитии иглокожих заключается в том, что в стадии гастролы ротовое отверстие (бластопор или первичный рот) превращается в анальное, а рот образуется заново на брюшной стороне. Поэтому иглокожие получили название вторичноротых (Deutorostomia) в противоположность всем другим бесхордовым, являющимся первичноротыми (Protostomia). Благодаря этой особенности иглокожие объединяются в одну группу с погонофорами и хордовыми, которые тоже являются вторичноротыми. Иглокожие — одна из древнейших групп животных.

Происходят иглокожие от древнейших форм, близких к гребневикам, от которых, вероятно, берут начало также погонофоры и хордовые.

Практическое значение иглокожих невелико. Некоторые виды, например трепанги, относящиеся к классу голотурий, употребляются в пищу.

ТИП ПОГОНОФОРЫ (POGONOPHORA)

Погонофоры (рис. 158) — своеобразные морские животные, обитающие преимущественно на больших глубинах — до 10 000 м. Известно около 100 видов погонофор. Длина погонофор от 5 до 36 см. Основными данными по биологии этих животных наука обязана советским океанографическим экспедициям. Морфология погонофор описана советским зоологом А. В. Ивановым.

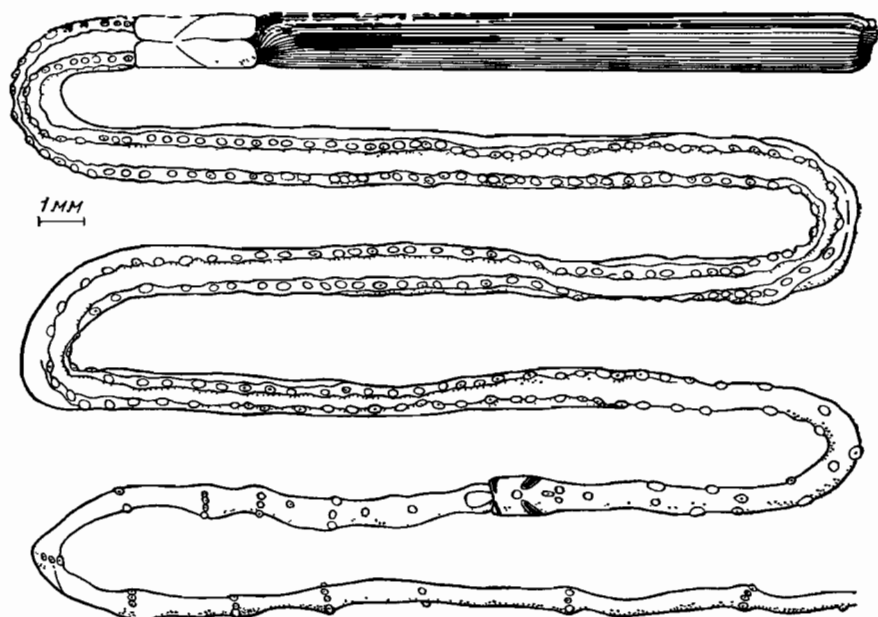


Рис. 158. Погонофора. На переднем конце видны многочисленные щупальцы.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Для животных, относящихся к типу погонофор, характерны:

- трехслойность;
- билатеральная симметрия;
- хорошее развитие целомических полостей;
- отсутствие пищеварительной системы;
- вытянутое тело, состоящее из трех отделов. Первый отдел очень короткий, второй — длиннее, а третий сильно вытянут. Эти отделы тела соответствуют трем отделам тела полухордовых (см. следующую главу). От переднего конца тела отходят многочисленные тонкие длинные щупальцы, число которых достигает 230. Вокруг тела образуется прозрачная трубочка, состоящая из хитинового вещества, выделяемого кожными железами.

В каждом отделе тела находится свой целомический участок. Пищеварение осуществляется совершенно необычным образом. Пищеварительной системы в точном смысле слова нет. Пища, состоящая из микроскопических организмов и их остатков, переваривается между щу-

пальцами, выделяющими пищеварительные ферменты. Хорошо разветвленная выделительная система представляет собой видоизмененные метанефридии. Они состоят из воронок с ресничками и служат также для выведения половых клеток. Кровеносная система замкнута и состоит из брюшного и спинного сосудов. У основания щупалец брюшной сосуд расширяется, образуя сердца. Нервная система состоит из сплетения нервных клеток в переднем отделе; от него кзади идет спинной нервный тяж, а кпереди — нервы, заканчивающиеся в щупальцах.

Погонофоры — раздельнополые, но половой деморфизм отсутствует. Эмбриональное развитие изучено слабо, но известные начальные стадии развития сближают их со вторичноротыми. Следует полагать, что погонофоры происходят от древнейших вторичноротых животных, но в связи с малой подвижностью их организация осталась примитивной и приобрела своеобразные черты.

От тех же древних вторичноротых произошли иглокожие, но также в связи с малоактивным образом жизни они остановились на низкой ступени эволюции, вторично приобрели радиальную симметрию и даже некоторое упрощение организации. Третья ветвь от древнейших вторичноротых пошла по пути эволюции хордовых. Предки хордовых вели активный образ жизни и это способствовало прогрессивному развитию.

Глава XX. ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ЭВОЛЮЦИИ ХОРДОВЫХ (CHORDATA)

К типу хордовых относится около 40 000 видов, обитающих в океанах, морях, пресных водах и на суше.

Эволюция органического мира достигла наивысших ступеней развития в типе хордовых, а именно в подтипе позвоночных. Изучение эволюции позвоночных помогает понять особенности в строении тела человека.

Позвоночные имеют большое народнохозяйственное и медицинское значение. Многие из них являются промежуточными хозяевами паразитов человека или служат резервуаром возбудителей болезней.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Хордовые имеют комплекс признаков, специфичных для них и не встречающихся у животных, относящихся к другим типам животных. Таковы:

осевой скелет — хорда;
нервная система в виде трубки, расположенной над хордой;

типичное положение пищеварительной трубки под хордой;

положение сердца или сосуда, его заменяющего, на брюшной стороне;

органы дыхания в виде жаберных щелей, пронизывающих передний отдел кишечника (сохраняющийся всю жизнь или существующий в зародышевом состоянии).

Вместе с тем хордовые животные, как и высшие представители бесхордовых животных, являются трехслойными организмами с двубоковой симметрией и наличием вторичной полости тела. Вместе с иглокожими и погонофорами они принадлежат ко вторичноротым организмам.

Хорда — гибкий упругий стержень из вакуолизированных клеток. В течение всей жизни хорда сохраняется только у низших форм. У высших она является лишь зародышевым органом, замещающимся впоследствии позвонками.

Хорда, нервная трубка и кишечник тянутся вдоль всего тела и составляют комплекс осевых органов (рис. 159).

Тип хордовых разделяется на четыре подтипа: 1) полухордовые (Hemichordata); 2) личиночнохордовые (Urochordata); 3) бесчерепные (Acrania); 4) позвоночные, или черепные (Vertebrata). Первые три подтипа объединяют под названием низших хордовых.

Низшие хордовые имеют сравнительно примитивную организацию и по уровню ее стоят не выше наиболее высоко развитых бесхордовых. Но в эволюции хордовых от низших к позвоночным и в подтипе позвоночных от класса к классу прослеживаются ароморфозы, которые привели к возникновению очень высокой организации.

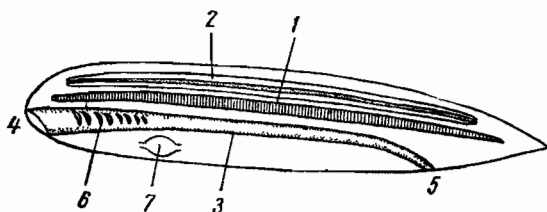


Рис. 159. Общая морфология хордового животного (схема).

1 — хорда; 2 — центральная нервная система; 3 — пищеварительная трубка; 4 — ротовое отверстие; 5 — анальное отверстие; 6 — жаберные щели; 7 — сердце.

Полухордовые (Hemichordata) (рис. 160). Это билатерально-симметричные морские животные. Подтип насчитывает 56 видов. Типичный представитель их — баяноглосс. Тело его имеет червеобразную форму и состоит из трех отделов: хоботка, воротничка и туловища. Стенка тела образована кожно-мускульным мешком. Перед воротничком расположено ротовое отверстие, ведущее в кишку. Передний отдел кишечника пронизан жаберными щелями. Имеется печеночный вырост. Задний отдел кишечника заканчивается анальным отверстием. Целом в соответствии с тремя

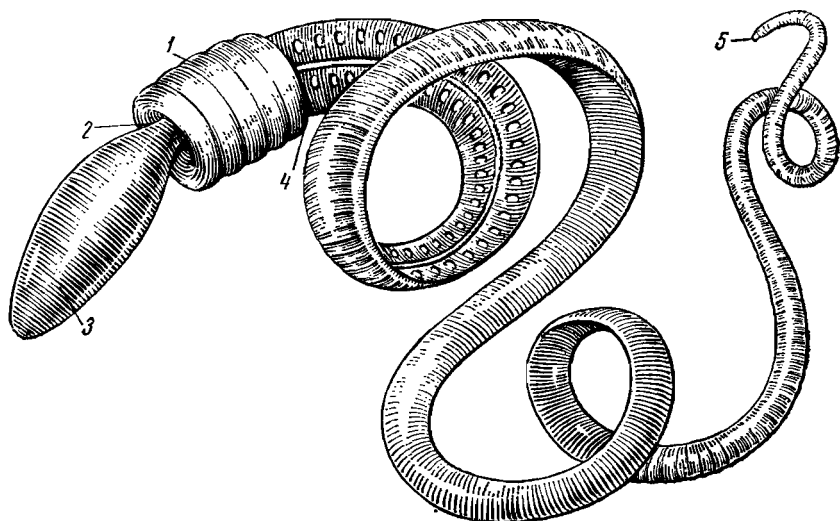


Рис. 160. Балааноглосс.

1 — воротничок; 2 — рот; 3 — хоботок; 4 — жаберные щели; 5 — заднепроходное отверстие.

отделами тела разделен, так же как и у погонофор, на три части. В целомическую полость хоботка вдается небольшой вырост кишечника из крупных вакуолизированных клеток. Он соответствует зачатку хорды. Выделительная система построена по типу метанефридиев. Кровеносная система не замкнута, состоит из двух сосудов — спинного и брюшного. Нервная система образована окологлоточным кольцом и двумя тяжами: спинным и брюшным. В передней части спинного тяжа имеется полость (невроцель).

Участок целома в хоботке особой порой сообщается с внешней средой и периодически наполняется водой, действуя наподобие амбулякральной ножки иглокожих. Длительное время личинку балааноглосса считали личинкой какого-то вида иглокожих, но благодаря исследованиям И. И. Мечникова стала известна ее принадлежность к полухордовым. Взрослые формы балааноглосса и родственных ему видов длительное время относили к червям, пока А. О. Ковалевский не доказал близкое родство их с хордовыми.

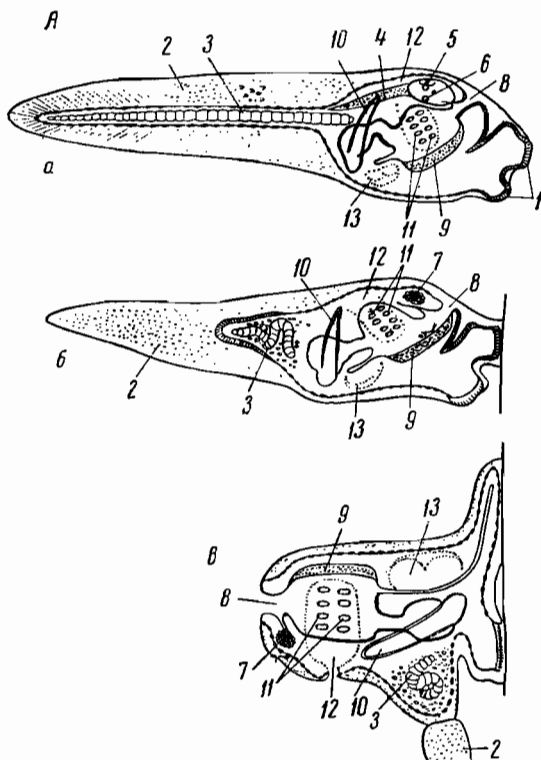
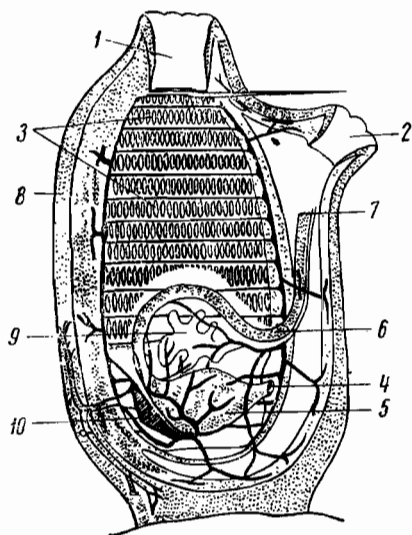
Как следует из сказанного выше, полухордовые — своеобразная группа организмов, совмещающая характерные черты червей, иглокожих и хордовых. Во многом к ним близки погонофоры.

Личиночнорхордовые, или оболочники (Tunicata). Их известно около 1600 видов, обитающих в океанах и морях. Это боковая слепая ветвь хордовых. С точки зрения эволюции хордовых, интерес представляет личинка оболочников, которая походит на хордовых животных. Эта личинка — свободноплавающий организм, у которого внутри хвоста имеется настоя-

щая хорда, над ней расположена нервная трубка с нервоцелом. Стенка глотки пронизана жаберными щелями, которые открываются в околожаберную полость, т. е. личинки оболочников обладают всеми признаками, типичными для типа. Когда личинка переходит к сидячему образу жизни, начинается ее превращение во взрослую форму, сопровождаемое редукцией и преобразованием ряда личиночных органов; при этом хорда полностью атрофируется.

Типичный представитель оболочников — асцидия (рис. 161). Тело ее мешковидное, облечено в массивную оболочку — тунику. Взрослое животное, подошвой прикреплено к грунту. На конце, противоположном подошве, расположено два сифона — ротовой и клоакальный. Через ротовой сифон морская вода входит внутрь животного, а выходит — через клоакальный. Ротовое отверстие, расположенное в глубине ротового сифона, ведет в жаберную полость, стенка которой снабжена многочисленными отверстиями, ведущими в околожаберную (атриальную) полость. Вода через ротовое отверстие входит в жаберную полость и дальше в клоакальный сифон. Пищевод ведет в желудок, открывающийся в кишку, которая заканчивается анальным отверстием, находящимся внутри околожаберной полости. Вода, остатки пищи и половые клетки выводятся наружу через клоакальный сифон.

Кровеносная система состоит из сердца и лакун. Сердце расположено с брюшной стороны около желудка. Кровь от сердца течет по брюшному «сосуду», а в обратном направлении — по жаберному.



Б

Рис. 161. Асцидия.

А — взрослая форма; 1 — ротовой сифон; 2 — клоакальный сифон; 3 — глотка с жаберными щелями; 4 — пищевод; 5 — желудок; 6 — кишка; 7 — клоака; 8 — туника; 9 — половая железа; 10 — сердце.

Б — превращение личинки во взрослую асцидию: а — стадия свободноплавающей личинки; б — только что прикрепившаяся личинка; в — более поздняя стадия; 1 — сосочки прикрепления; 2 — хвост; 3 — хорда; 4 — центральная нервная система; 5 — глазок; 6 — статоцист; 7 — нервный узел; 8 — рот; 9 — эндостиль; 10 — задняя кишка; 11 — жаберные щели; 12 — атриальная полость; 13 — сердце.

Асцидии — гермафродиты.

Нервная система состоит из одного нервного узла, расположенного между ротовым и анальным сифонами.

Переход к сидячему образу жизни препятствовал, по-видимому, дальнейшей прогрессивной эволюции оболочников и изменил строение взрослых особей в сторону упрощения организации.

Бесчерепные (Acrania). Это обитатели прибрежной зоны морей. Известно 22 вида. Типичный представитель — ланцетник (*Branchiostoma lanceolatum*) (рис. 162), маленькое (до 8 см), сплющенное с боков, заостренное с обоих концов животное. Ланцетник большую часть жизни проводит, зарывшись в песок и выставив наружу передний конец головного отдела. Одна из основных особенностей бесчерепных — отсутствие черепа, а следовательно, и челюстного аппарата; отсюда пассивное питание. Ланцетник использует в пищу лишь те морские организмы, которые попадают вместе с водой в ротовое отверстие.

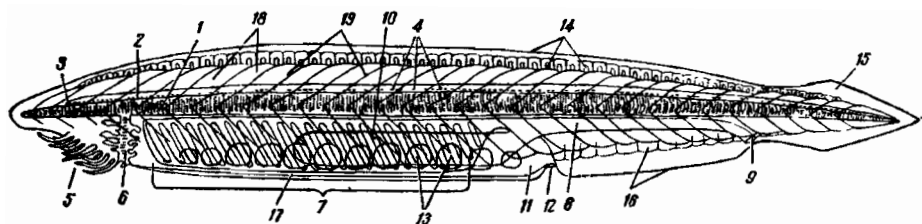
По всей дорсальной стороне животного тянется спинной плавник, переходящий в хвостовой. На переднем конце расположена ротовая воронка, окруженная щупальцами. Кзади от воронки по брюшной стороне до атриопора тянутся метаплеуральные складки. Атриопор представляет собой отверстие околожаберной или атриальной полости.

Кожа гладкая, построена из эпидермиса и собственно кожи (*corium*).

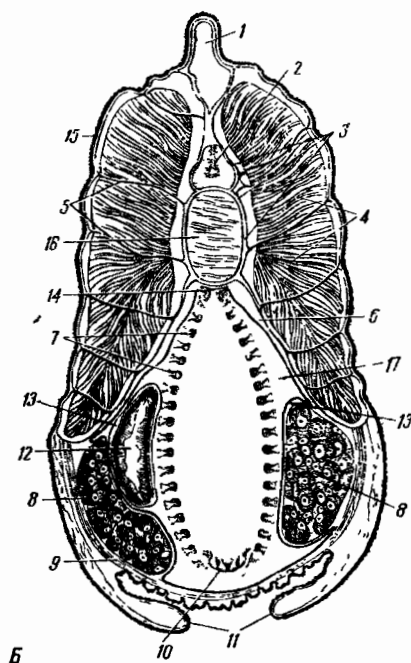
Осевой скелет представлен хордой. Мускулатура имеет метамерное строение. Она разделена на миомеры, которые, друг от друга отделены соединительнотканными прослойками — миосептами. Пищеварительная система теснейшим образом связана с органами дыхания. Обе эти системы начинаются предротовым отверстием, окруженным венчиком щупалец. Предротовое отверстие ведет в околоротовую воронку, на дне которой находится рот. Ротовое отверстие ведет в глотку. Стенка глотки справа и слева прободена жаберными щелями, которые открываются в атриальную (околожаберную) полость. Вода, входящая в глотку, проходит через щели в околожаберную полость, а оттуда наружу через атриопору. В жаберных щелях происходит газообмен. На брюшной стороне глотки расположены реснички и эндостиль — желобок, выделяющий клейковую жидкость. Пищевые частицы оседают на эндостиле, где каплями слизи склеиваются и продвигаются в кишечник. Глотка переходит в кишку, представляющую собой прямую трубку, открывающуюся наружу анальным отверстием. Сзади жаберной части кишечника образуется вырост — печень.

Органы выделения представлены большим числом (около 100 пар) нефридиев, расположенных в жаберной области. По строению нефридии очень похожи на метанефридии кольчатых червей.

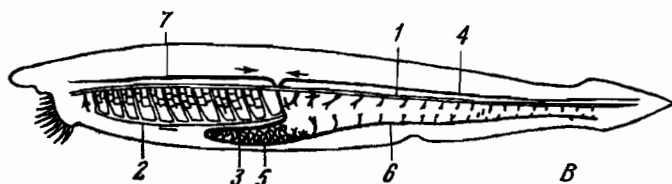
Кровеносная система (рис. 162, В) ланцетника замкнутая, круг кровообращения один, сердце отсутствует. Физиологически его заменяет брюшная аорта, принимающая венозную кровь. В результате пульсации сосудов кровь из брюшной аорты поступает в жаберные артерии. Последние не распадаются на капилляры, газообмен происходит через стенки артерий в перегородках между жаберными щелями. Окисленная кровь собирается сначала в парные корни аорты, переходящие в непарный сосуд — спинную аорту, тянущуюся под хордой назад. От корней аорты к переднему концу тела кровь поступает по сонным артериям, а задний конец тела получает ее из спинной аорты. Венозная кровь собирается в парные передние и задние кардинальные вены, которые в средней части тела соединяются, образуя кювьеровы протоки. От кишечника венозная кровь поступает в подкишечную вену. По подкишечной вене кровь движется от заднего конца к переднему. Подкишечная вена подходит к печеночному выросту и образует в нем систему капилляров — воротную систему. Затем из печеночной вены и кювьеровых протоков кровь поступает в брюшную аорту.



A



B



B

Рис. 162. Ланцетник (*Branchiostoma lanceolatum*).

A — общий вид; 1 — хорда; 2 — нервная трубка; 3 — непарный глаз; 4 — глазки Гессе; 5 — окологлоточные щупальцы; 6 — парус; 7 — глотка с жаберными щелями; 8 — кишка; 9 — анальное отверстие; 10 — печеночный вырост; 11 — околожабрная полость; 12 — атриопор; 13 — гонада; 14 — спинной плавник; 15 — хвостовой плавник; 16 — брюшной плавник; 17 — метаплевральные складки; 18 — миомеры; 19 — миомериты.

B — поперечный разрез в области жаберного отдела кишечника: 1 — спинной плавник; 2 — нервная трубка с невроцелем, окруженным глазками Гессе; 3 — скелетогенный слой, 4 — миомеры; 5 — миомериты; 6 — субкордальный целом; 7 — межжаберные перегородки; 8 — гонада (яичник); 9 — поперечный мускул; 10 — эндостиль; 11 — метаплевральные складки; 12 — печеночный вырост; 13 — участки целома; 14 — наджаберная борозда; 15 — эпидермис; 16 — хорда; 17 — атриальная полость.

B — схема кровообращения: 1 — спинная аорта; 2 — брюшная аорта; 3 — печеночная вена; 5 — воротная вена печени; 6 — подкишечная вена; 7 — передняя кардинальная вена.

Над хордой расположена нервная трубка, которая в головном отделе образует небольшое расширение — зачаток головного мозга. Расширенная в этом месте центральная полость трубки (невроцель) носит название желудочка. По всей трубке расположены особые светочувствительные пигментные клетки — глазки. Помимо глазков, имеются осязательные клетки на щупальцах и в коже. В связи с малой подвижностью органы чувств у ланцетника вообще очень слабо развиты. Периферическая нервная система представлена нервами, отходящими от мозговой трубки.

Бесчерепные раздельнополы. Органы размножения состоят из 26 пар половых желез, расположенных по сегментно, построены они одинаково у самок и самцов. Половой диморфизм не выражен. Развитие происходит по неличиночному типу.

ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ (VERTEBRATA)

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДТИПА

Позвоночные (Vertebrata), или черепные (Craniota), — наиболее высокоорганизованная группа типа хордовых. У позвоночных наиболее совершенно развиты системы органов: покровы тела, аппарат движения,

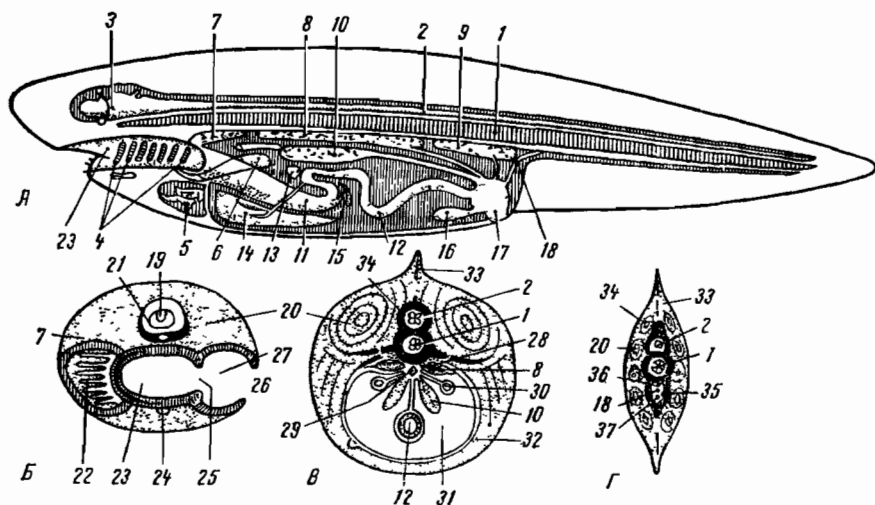


Рис. 163. Общая морфология позвоночного (схема).

А — продольный разрез; Б — поперечный разрез головы; В — то же в области туловища; Г — то же в хвостовом отделе: 1 — хорда; 2 — спинной мозг; 3 — головной мозг; 4 — жаберные щели; 5 — сердце; 6 — легкие; 7 — головная почка (предпочка); 8 — туловищная почка (первичная почка); 9 — тазовая почка (вторичная почка); 10 — половая железа; 11 — желудок; 12 — кишечник; 13 — поджелудочная железа; 14 — печень; 15 — селезенка; 16 — мочевой пузырь; 17 — клоака; 18 — постанальная кишка; 19 — продолговатый мозг; 20 — мышцы; 21 — черепная коробка; 22 — жаберные лепестки; 23 — ротоглотка; 24 — брюшная аорта; 25 — внутреннее жаберное отверстие; 26 — наружное жаберное отверстие; 27 — жаберный мешок; 28 — правая задняя кардинальная вена; 29 — спинная аорта; 30 — протоки предпочки; 31 — вторичная полость тела (целом); 32 — правая боковая вена; 33 — плавник; 34 — верхняя дужка позвонка; 35 — нижняя дужка позвонка; 36 — хвостовая артерия; 37 — хвостовая вена.

внешнего обмена (пищеварительная, дыхательная и выделительная системы), внутреннего обмена (кровеносная и лимфатическая системы), регуляции (эндокринная и нервная системы) и воспроизведения. От остальных подтипов хордовых позвоночные отличаются активным способом разыскивания и захватывания пищи. С этим и связана более высокая организация их тела (рис. 163). Позвоночные обладают наиболее совершенными органами чувств, необходимыми для отыскания пищи, развитыми

органами передвижения, подвижными ротовыми частями и сложным головным мозгом.

Покровы тела. Кожа имеет два слоя: наружный — многослойный эпидермис — и внутренний — кориум. Производными кожи являются чешуи, перья, волосы.

Скелет. С эволюцией мозга, органов чувств и ротовых частей связано развитие черепа. Кроме мозгового черепа, из дуг, расположенных между жаберными щелями, развивается висцеральный скелет. Он состоит из опорных жаберных дуг и поддерживает дыхательный аппарат низших водных позвоночных (жабры). У рыб и особенно у наземных позвоночных висцеральный череп сильно редуцируется и преобразуется. У млекопитающих эти преобразования достигают наивысшей степени. Здесь сохраняются элементы лишь двух первых дуг, из которых образуются три слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко, а из остатков второй и третьей дуг — гортанные хрящи.

Сегментированный скелет, состоящий из позвонков, достаточно жесткий и в меру гибкий, обеспечивает прочность опоры и разнообразие движений. Одну из характерных черт в скелете позвоночных составляют конечности, сочлененные с позвоночником. Конечности могут быть непарными (спинной и хвостовой плавники) и парными. В скелете парных конечностей выделяют пояса и свободную конечность. Более древняя форма свободной конечности — плавники рыб. Но в процессе эволюции в связи с переходом к наземному образу жизни развились пятипальные конечности наземного типа. Филогенетически они связаны с парными плавниками кистеперых рыб.

Мускулатура. Подразделяется на соматическую (мускулатура тела) и висцеральную (внутренних органов). У низших позвоночных соматическая мускулатура сохраняет сегментарное строение. Соматическая мускулатура поперечнополосатая, является производной сомитов зародыша. Висцеральная мускулатура состоит из гладких и поперечнополосатых мышечных волокон, имеет мезодермальное происхождение.

Пищеварительная система. В кишечнике различают передний, средний и задний отделы. У представителей различных классов их строение отличается своими особенностями. Характерны приспособления для измельчения пищи и пищеварительные железы; из них главнейшие — печень и поджелудочная железа.

Органы дыхания. С кишечником топографически и генетически связаны органы дыхания. Они представлены в виде жабр или легких и развиваются из выпячивания переднего отдела кишечной трубки.

Выделительная система. Органы выделения — парные почки, снабженные выводными каналами — мочеточниками. Строение почек у представителей различных классов неодинаково, но всегда они состоят из многочисленных выделительных канальцев, число которых по мере повышения организации возрастает. В эмбриональном развитии высших позвоночных имеет место смена трех типов почек: предпочки, первичной и вторичной. Предпочка сходна с метанефридиями. В первичной почке мерцательная воронка частично заменяется капсулой с фильтрационными канальцами. Наконец, во вторичной почке такая замена осуществляется полностью (см. главу XXI).

Сосудистая система. Активный, весьма подвижный образ жизни обеспечивается высоким уровнем обмена веществ и, следовательно, быстрой циркуляцией крови, энергичным удалением из организма ненужных и вредных продуктов обмена. У позвоночных есть специальный пульсирующий орган кровеносной системы — сердце. Оно разделено на несколько камер, из которых основными являются предсердие и желудочек. От сердца кровь движется по сосудам, получившим название артерий, к сердцу — по венам. Кровеносная система всегда замкнутая; кроме того, у позвоночных существует незамкнутая лимфатическая система.

Она состоит из сосудов, сообщающихся с межклеточными пространствами, и вместе с кровеносной системой выполняет функцию внутреннего обмена веществ. В состав лимфатической системы входят железы, в которых формируются белые кровяные тельца, выполняющие защитные функции.

Эндокринная система. В регуляции обмена веществ большую роль играют железы внутренней секреции: гипофиз, надпочечники, щитовидная, паращитовидная, поджелудочная, половые железы и др.

Нервная система. Разделяется на центральную и периферическую. К центральной нервной системе относится головной и спинной мозг. Во время эмбрионального развития головной мозг закладывается в виде трех первичных мозговых пузырей. Передний и задний пузыри разделяются повторно, образуя пять основных отделов головного мозга: передний, промежуточный, средний, задний и продолговатый. За продолговатым расположен спинной мозг.

От головного мозга отходят черепномозговые нервы. У низших позвоночных их 10 пар, у высших — 12. От спинного мозга метамерно отходят спинномозговые нервы. Органы чувств — зрения, слуха, обоняния, вкуса и осязания — достигают высокого развития.

Органы размножения. Все позвоночные (за исключением нескольких видов круглоротых) раздельнополы. Половые железы парные. Осеменивание наружное или внутреннее. Половой диморфизм, как правило, хорошо выражен.

Подтип позвоночных делится на 6 классов. Возникновение каждого из них связано с рядом ароморфозов и идиоадаптаций. Эти классы следующие: круглоротые (Cyclostomata), рыбы (Pisces), земноводные (Amphibia), пресмыкающиеся (Reptilia), птицы (Aves) и млекопитающие (Mammalia).

По признаку отсутствия или наличия амниотической оболочки подтип позвоночных делят на низших позвоночных (Anapnnia) и высших позвоночных (Amniota). К низшим относятся позвоночные, связанные в своем развитии с водной средой, зародыши которых лишены аменнча. Это круглоротые, рыбы, земноводные. К высшим относятся настоящие наземные обитатели, развитие зародышей у которых идет внутри зародышевых оболочек. К амниотам относятся пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие.

КЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ (CYCLOSTOMATA)

Известно около 40 видов животных, относящихся к классу круглоротых, обитающих в морских и пресных водах.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Круглоротые характеризуются полным отсутствием челюстей. Рот их помещается в глубине воронки, которая поддерживается хрящевым кольцом.

У круглоротых полупаразитический способ питания. Они присасываются к телу мертвых и живых рыб и высасывают кровь и тканевую жидкость.

К этому классу относятся миноги (рис. 164) и миксины, представляющие собой наиболее примитивных позвоночных. Типичный представитель круглоротых — речная минога (*Lamprpetra fluviatilis*). Она имеет змеевидное тело (в длину до 40 см), неясно расчлененное на голову, туловище и хвост. На спинной стороне — передний и задний плавники. Последний соединяется с хвостовым плавником. Таким образом, парные конечности еще отсутствуют. Кожа голая, без чешуи, богата одноклеточными

слизистыми железами. На голове расположены глаза, органы слуха, имеющие только два полукружных канала, и орган обоняния, в котором только одна наружная ноздря. Вдоль тела проходит кожный орган чувств — боковая линия, открывающаяся наружу рядом маленьких отверстий.

Осевой скелет представлен хордой, по краям которой лежат небольшие парные хрящики — верхние дуги; их рассматривают как зачатки позвонков.

В состав черепа входит хрящевая капсула, в которую заключен мозг и висцеральный скелет, охватывающий переднюю часть пищеварительной



Рис. 164. Минога.

трубки. Мускулатура примитивна, представлена тяжами, состоящими из миотомов.

Пищеварительная система также весьма примитивна. Рот ведет в глотку, которая разделена на верхний отдел, служащий для проведения пищи (пищевод) и нижний — жаберный отдел. Пищевод переходит в кишку, заканчивающуюся анальным отверстием. Желудок отсутствует. Печень развита, но желчного пузыря нет. Поджелудочная железа развита слабо.

Органами дыхания являются жаберные мешки (5—15 пар), сообщающиеся с передним отделом кишечника и открывающиеся наружу самостоятельными отверстиями. В жаберных мешках совершается газообмен между водой и кровью сосудов, пронизывающих жаберные лепестки.

Органы выделения представлены первичной почкой. У некоторых миксин и во взрослом состоянии сохраняется предпочка.

Кровеносная система круглоротых отличается от таковой у бесчерепных наличием сердца. В сердце поступает только венозная кровь. От сердца отходит брюшная аорта.

Центральная нервная система состоит из головного и спинного мозга. В головном мозге, как и у всех позвоночных, пять отделов:

1) передний мозг, состоящий из очень маленьких полушарий с крупными обонятельными долями; 2) промежуточный мозг; 3) средний мозг; 4) очень слабо развитый задний мозг (мозжечок) и 5) продолговатый мозг. Все пять отделов головного мозга расположены друг за другом в одной горизонтальной плоскости. Невроцель в каждом отделе образует расширение — желудочки. Продолговатый мозг непосредственно переходит в спинной мозг с центральным каналом внутри. От него отходят спинномозговые нервы, которые начинаются двумя корешками — спинным и брюшным.

Миноги раздельнополы, миксины — гермафродиты. Самки миног имеют непарный яичник, самцы — непарный семенник. У миксин половая железа функционирует попеременно, то как яичник, то как семенник.

Развитие — по личиночному типу. Личинка миноги — пескоройка — живет в реках, взрослые формы обитают в морях. Размножение происходит один раз в жизни; после выметывания половых клеток миноги погибают.

Практическое значение круглоротых невелико. Миноги служат предметом промысла.

КЛАСС РЫБЫ (PISCES)

Класс рыб относится к той группе организмов, которые находятся в состоянии выраженного биологического прогресса. Насчитывается около 20 000 видов рыб, обитающих в морских и пресных водах; кроме того, известно около 20 000 вымерших видов.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Класс Рыбы (Pisces) характеризуется следующими особенностями: наличием челюстей, активным захватыванием добычи, парными конечностями, т. е. грудными и брюшными плавниками, тремя полукружными каналами во внутреннем ухе, двумя наружными ноздрями, хорошо развитым головным мозгом и непостоянной температурой тела.

Рыбы являются животными, приспособленными к узким, довольно однообразным условиям жизни — водной среде, обитая в которой они в результате дивергенции и идиоадаптации дифференцировались на большое число видов. В то же время для дальнейшей эволюции позвоночных потребовался переход в совершенно иные условия наземной жизни.

Морфофизиологические особенности органов рыб следующие.

Покровы тела. Тело рыб покрыто кожей, состоящей из многослойного эпителия и кориума. Кожные железы одноклеточные. Снаружи кожа покрыта чешуей, которая является производной собственно кожи (кориума). Основные типы чешуи: плакоидная (у акул и рыб) и костная, свойственная современным костным рыбам. Особый интерес представляет плакоидная чешуя; она наиболее примитивна по строению, из нее развились чешуя других типов и зубы позвоночных. Плакоидная чешуя состоит из костной пластинки, лежащей в коже, и торчащего наружу шипа. Снаружи он покрыт эмалью, под которой находится вещество, подобное дентину. У акул зубы представляют собой настоящую плакоидную чешую. У всех остальных позвоночных зубы построены подобно плакоидной чешуе — снаружи эмаль, под ней дентин, а внутри полость, куда проникает сосочек соединительной ткани (пульпа) с кровеносным сосудом и веточкой нерва.

Костная чешуя состоит из костных пластинок, налегающих друг на друга подобно черепице. Они растут в течение всей жизни, образуя годовые кольца на периферии пластинки.

Скелет. Тела позвонков двояковогнутые (амфицельные); между ними сохраняются остатки хорды.

В спинной части черепа (церебральном скелете) помещаются головной мозг, органы обоняния, зрения и слуха. Ротовую полость рыбы окружает брюшная часть черепа (висцеральный скелет). По бокам головы расположены жаберные крышки и жаберные дуги.

Скелет парных плавников состоит из поясов, которые служат опорой для конечностей. Имеется два пояса: плечевой и тазовый.

Мышечная система. Мышцы рыб расположены сегментарно. Поступательное движение осуществляется за счет работы специальных мышц парных плавников и хвостового плавника. Имеются мышцы, которые двигают глаза, челюсти и другие органы.

Пищеварительная система. Внутренние органы рыбы представлены на рис. 165. Пищеварительный канал начинается ротовым отверстием, которое ведет в ротовую полость. Челюсти снабжены зубами. Далее идут пищевод, желудок и кишка, заканчивающаяся анальным отверстием. Имеется печень и слабо развитая поджелудочная железа.

Гидростатический аппарат. Плавательный пузырь является гидростатическим аппаратом. Он заполнен газом, в состав которого входят кислород, углекислый газ и азот. Количество газа может изменяться и таким образом регулировать удельный вес рыбы. Стенка плавательного пузыря

богата кровеносными сосудами, поэтому он может служить некоторым зарывающимся в ил рыбам для газообмена.

Дыхательная система. Органы дыхания представлены жаберным аппаратом. Помимо этого, у некоторых рыб имеются добавочные органы дыхания, позволяющие им использовать для дыхания кислород воздуха. У рыбы *Periophtalmus*, способной при помощи грудных плавников взбираться на прибрежные камни и деревья, сильно развито кожное дыхание. У лазающего окуня *Anabas scandens* есть особый аппарат — «лабиринт», богато снабженный кровеносными сосудами, где и происходит

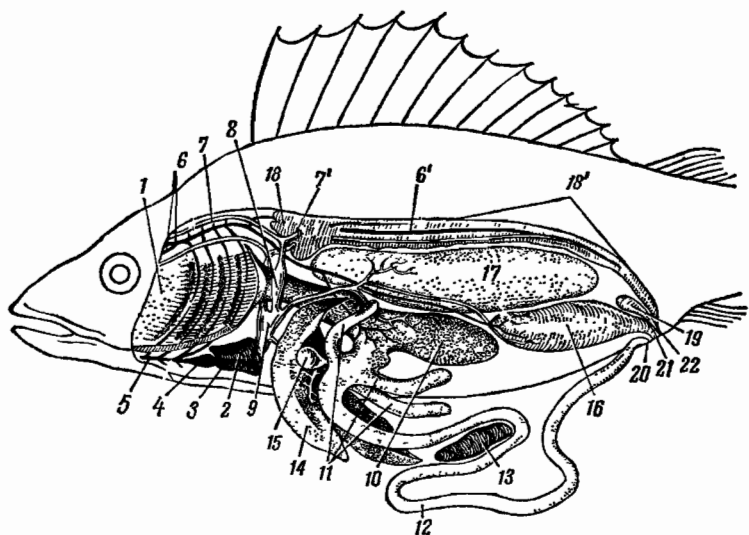


Рис. 165. Вскрытая рыба.

1 — жабры; 2 — предсердие; 3 — желудочек; 4 — луковица аорты; 5 — брюшная аорта; 6 — корень спинной аорты; 6' — спинная аорта; 7 — передняя кардинальная вена; 7' — задняя кардинальная вена; 8 — кювьеров проток; 9 — венозный синус; 10 — желудок; 11 — пилорические придатки; 12 — кишка; 13 — селезенка; 14 — печень; 15 — желчный пузырь; 16 — половая железа (яйчник); 17 — плавательный пузырь; 18 — рудимент головной почки; 19 — туловищная почка; 20 — мочевой пузырь; 21 — анальное отверстие; 22 — мочевое отверстие.

газообмен за счет кислорода воздуха. Особый интерес представляет использование плавательного пузыря для воздушного дыхания.

Выделительная система. Органами выделения являются первичные почки. Мочеточники открываются отдельно от клоаки, или впадают в нее.

Кровеносная система. У рыб, так же как и у круглоротых, только один круг кровообращения. В сердце, гомологичное брюшной аорте ланцетника, поступает только венозная кровь. Сердце у рыб двухкамерное. Оно состоит из предсердия и желудочка. Есть также венозный синус и артериальный конус. В жабрах кровь насыщается кислородом.

Нервная система. Головной мозг претерпел изменения по сравнению с мозгом круглоротых. Полушария переднего мозга развиты значительно лучше, чем у круглоротых.

В области среднего мозга образуется изгиб, характерный для всех вышестоящих позвоночных. Размеры мозжечка, представляющего собой центр координации движений, варьируют в зависимости от активности движений рыбы. Из головного мозга выходит 10 пар нервов. Каждый нерв начинается двумя корешками — спинным и брюшным. Брюшной корешок передает двигательные импульсы, спинной — чувствительные. Каждый спинномозговой нерв соединяется с симпатическим стволом, лежащим параллельно спинному мозгу, образуя симпатические ганглии. Двигательные волокна симпатических стволов и нервов вместе с двига-

тельными волокнами блуждающего нерва образуют вегетативную нервную систему, которая иннервирует все внутренние органы.

Из органов чувств наиболее развита боковая линия, свойственная только обитателям воды. Ее каналы тянутся с боков вдоль туловища. Каналы сообщаются с внешней средой через многочисленные отверстия в чешуях. Орган химического чувства — парные мешки. Глаза приспособлены для видения на близком расстоянии. Они обладают круглым шаровидным хрусталиком и плоской роговицей. Орган равновесия и слуха — внутреннее ухо с перепончатым лабиринтом. Он заполнен эндолимфой, в которой во взвешенном состоянии находятся слуховые камешки — отолиты.

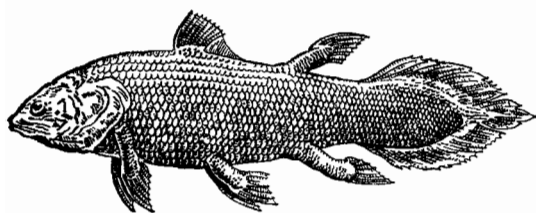


Рис. 166. Кистеперая рыба латимерия.

Размножение. Органы размножения у самцов представлены парными семенниками, а у самок — парными яичниками. Большинство видов рыб раздельнополые, но имеются и гермафродиты.

Развитие. Происходит по неличиночному типу.

Флогения. Рыбы произошли от общих предков с круглоротыми. Эволюция последних пошла по пути развития рта без челюстей, висцерального скелета в виде решетки и т. д., а эволюция рыб — по пути развития челюстей, жаберных дуг, чешуи, парных плавников и т. д.

Систематика. Класс рыб делится на несколько подклассов: 1) хрящевые (Chondrichthyes); 2) двоякодышащие (Dipnoi); 3) костные (Teleostomi).

К хрящевым относятся акулы и скаты. Их скелет исключительно хрящевой, чешуя плакоидная, плавательный пузырь отсутствует.

Из двоякодышащих рыб известны только три современных вида, живущие в пресных, высыхающих на лето водоемах Австралии, экваториальной Африки и Америки. Эти рыбы приспособлены к использованию кислорода воздуха при помощи легких, которые сообщаются с пищеводом и имеют ячеистое строение.

Костные рыбы подразделяются на костнохрящевых или хрящевых гаиондов, кистеперых и костистых.

Кистеперые рыбы до недавнего времени были известны лишь в виде ископаемых остатков. Однако в 1938 г. у южных берегов Африки случайно была выловлена живая кистеперая рыба *Latimeria* (рис. 166). В последующие годы было поймано еще несколько экземпляров живых кистеперых рыб. Кистеперые имеют общих предков с древними наземными четвероногими животными. От этих предков произошли и двоякодышащие рыбы.

Ископаемые кистеперые рыбы были покрыты плотным панцирем из особого типа чешуи. Поверхность такой чешуи образована сросшимися дентиновыми зубовидными образованиями. Кистеперые обладали костным скелетом. Плавательный пузырь они, по-видимому, использовали в качестве гидростатического аппарата и добавочного органа дыхания. Парные плавники кистеперых рыб приспособлены не только для плавания, но и для ползания по грунту. Кости плавников некоторых кистеперых (рис. 167) имеют большое сходство с костями пятипалой конечности наземных позвоночных. В плавнике кистеперых легко обнаруживаются гомологи плечевой, локтевой и лучевой костей; ряд лучей на конце плавников соответствует костям кисти. Палеонтологические материалы говорят о том, что пятипалая конечность развилась из плавника кистеперой рыбы в результате постепенного уменьшения числа лучей.

Из современных рыб костистые — самая молодая по времени возникновения группа; она же наиболее богата видами. Костистые рыбы живут

в пресной и морской воде, встречаются в горячих лужах, подземных озерах и реках.

Практическое значение. Рыбы имеют большое экономическое значение как ценный продукт питания. Кроме того, рыбы — источник лекарственного рыбьего жира, богатого витамином А и D, рыбьего клея, кожи, рыбьей муки, используемой на корм скоту, и других продуктов.

Среди рыб есть ядовитые формы. Так, в Средней Азии водится несколько видов маринки, мясо которой может употребляться в пищу, но икра ядовита. Кроме того, некоторые сорта рыб, являясь скоропортящимся продуктом, также могут быть источником отравления.

Рыбы — промежуточные хозяева ряда гельминтов, паразитирующих у человека.

Описторхисом человек заражается через мясо карповых рыб: язя, ельца, чебака, плотвы, линя и др. Дифиллоботриозом человек заражается, поедая сырую и полу-сырую икру и мясо щуки, ерша, налима, форели, лосося, судака и др.

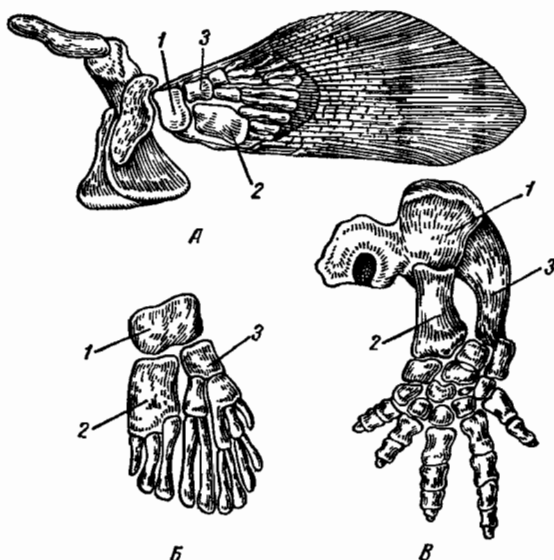


Рис. 167. Передняя конечность девонской кистеперой рыбы и пермского стегоцефала.

А — плечевой пояс и плавник; Б — внутренний скелет грудного плавника; В — скелет передней конечности стегоцефала; 1 — элемент, гомологичный плечевой кости; 2 — элемент, гомологичный лучевой кости; 3 — элемент, гомологичный локтевой кости.

КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ (AMPHIBIA)

Современная фауна земноводных немногочисленна — менее 2000 видов. В течение всей жизни или хотя бы в личиночном состоянии земноводные обязательно связаны с водной средой. Взрослые формы для нормальной жизнедеятельности нуждаются в постоянном увлажнении кожи, поэтому обитают лишь вблизи водоемов или в местах с высокой влажностью.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Амфибии по морфологическим и биологическим признакам занимают промежуточное положение между собственно водными организмами и собственно наземными.

Возникновение амфибий связано с рядом ароморфозов, таких, как появление пятипалой конечности, развитие легких, деление предсердия на две камеры и появление двух кругов кровообращения, прогрессивное развитие центральной нервной системы и органов чувств.

Типичный представитель класса — лягушка, на примере которой и дается обычно характеристика класса.

Лягушка имеет короткое туловище без хвоста, удлиненные задние конечности с плавательными перепонками.

Передние конечности в отличие от задних имеют значительно меньшие размеры; на них четыре пальца вместо пяти.

Покровы тела. Кожа земноводных голая и всегда покрыта слизью благодаря большому количеству слизистых многоклеточных желез. Она выполняет не только защитную функцию и воспринимает внешнее раздражение, но и участвует в газообмене.

Скелет. В позвоночнике, кроме туловищного и хвостового отделов, впервые в эволюции животных появляются шейный и крестцовый отде-

лы. В шейном отделе имеется лишь один кольцеобразный позвонок. В крестцовом отделе тоже один позвонок, к которому причленяются кости таза. Хвостовой отдел лягушки представлен уростилем — образованием, состоящим из 12 слившихся хвостовых позвонков. Между телами позвонков сохраняются остатки хорды, имеющие верхние дуги и остистый отросток. Ребра и грудная клетка у амфибий отсутствуют.

В черепе сохранились значительные остатки хряща, что обуславливает сходство земноводных с кистеперыми рыбами. Имеются два затылочных мышцелка.

Мускулатура. Скелетные мышцы лягушки могут обеспечивать движение частей тела благодаря сокращению. Мышцы можно разделить на группы антагонистов: сгибатели и разгибатели, приводящие и отводящие. Большинство мышц прикрепляется к костям сухожилиями.

Внутренние органы лягушки (рис. 168) лежат в целомической полости, которая

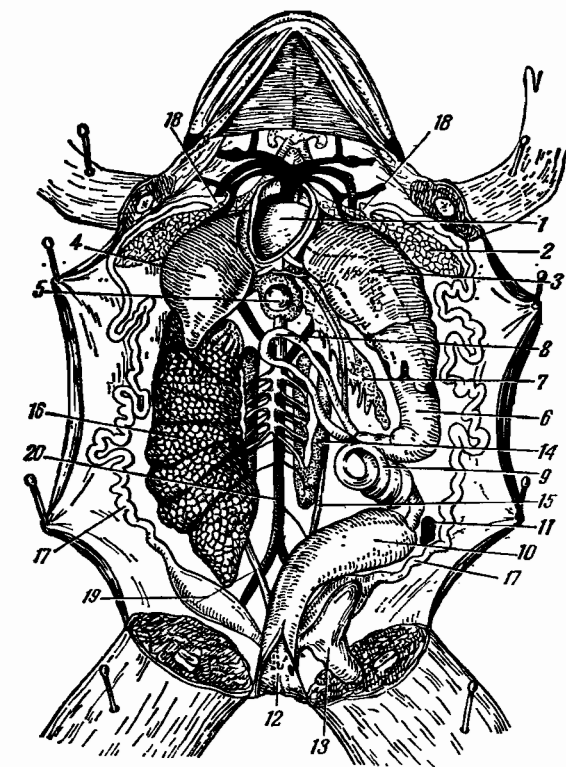


Рис. 168. Вскрытая лягушка (самка).

1 — сердце; 2 — легкое; 3, 4 — печень; 5 — желчный пузырь; 6 — желудок; 7 — поджелудочная железа; 8 — двенадцатиперстная кишка; 9 — тонкая кишка; 10 — толстая кишка; 11 — селезенка; 12 — клоака; 13 — мочевой пузырь; 14 — левая почка; 15 — мочеточник; 16 — правый яичник (левый удален); 17 — яйцевод; 18 — воронка яйца; 19 — матка; 20 — спинная аорта.

выстлана тонким слоем эпителия и содержит небольшое количество жидкости. Большая часть полости тела лягушки занята органами пищеварения.

Пищеварительная система. В ротовой полости лягушки находится язык, который прикрепляется своим передним концом, и животные выбрасывают его при ловле насекомых и другой добычи. На верхней и нижней челюстях лягушки, а также на небных костях имеются зубы, в чем проявляется сходство с рыбами. Пищеварительный тракт, начинаясь с ротовой полости, переходит в глотку, затем в пищевод и, наконец, в желудок, который переходит в кишечник. Двенадцатиперстная кишка лежит под желудком, а остальная часть кишечника складывается петлями и заканчивается клоакой. Имеются пищеварительные железы: поджелудочная и печень.

Дыхательная система. В дыхании лягушки участвуют не только легкие, но и кожа. Легкие представлены тонкостенными мешками, внутренняя поверхность которых ячеиста. Воздух накачивается в легкие в результате нагнетающих движений дна ротовой полости.

Появляются черпаловидные хрящи, окружающие гортанную щель и натянутые на них голосовые связки, имеющиеся только у самцов. Усиление звука достигается голосовыми мешками, образованными слизистой оболочкой ротовой полости.

Выделительная система. Продукты диссимиляции выводятся через кожу и легкие, но большая их часть выделяется почками. Почки прилегают к спинной стороне полости тела лягушки и представляют собой продолговатые тела. От почек по мочеточникам моча выводится в клоаку. Некоторое время моча может накапливаться в мочевом пузыре, который расположен у брюшной поверхности клоаки.

Кровеносная система. Сердце трехкамерное состоит из двух предсердий и желудочка. В связи с прогрессивными изменениями в сердце и появлением легочного дыхания возникло два круга кровообращения, однако артериальная и венозная кровь частично смешивается. При этом в сонные артерии, несущие кровь к мозгу, попадает чисто артериальная кровь, ко всем остальным органам тела — смешанная, а в легочные артерии и далее в легкие — венозная.

Эндокринная система. У лягушки она включает гипофиз, щитовидную и поджелудочную железы, надпочечники и половые железы. Гипофиз секретирует интермедин, который регулирует окраску лягушки, гормон роста и гонадотропные гормоны. Тироксин, который продуцирует щитовидная железа, необходим для нормального завершения метаморфоза, а также для поддержания обмена веществ у взрослого животного.

Нервная система. Характеризуется низкой степенью развития, но наряду с этим имеет ряд прогрессивных черт. Передний мозг и мозжечок невелики; значительно больше размеры имеет продолговатый мозг. Из головного мозга выходит 10 пар нервов. Появление амфибий, сопровождавшееся сменой среды обитания и выходом из воды на сушу, было связано со значительными изменениями в строении органов чувств. В глазу появились уплощенный хрусталик и выпуклая роговица, приспособленные к зрению на довольно далекое расстояние. Наличие век, защищающих глаз от иссушающего действия воздуха, и мигательной перепонки указывает на сходство в строении глаза амфибий с глазами настоящих наземных позвоночных.

В строении органов слуха представляет интерес развитие среднего уха на месте брызгальца кистеперых рыб. Наружная полость среднего уха закрыта барабанной перепонкой, приспособленной к улавливанию звуковых волн, а внутренняя полость представляет собой евстахиеву трубу, открывающуюся в глотку. В среднем ухе есть слуховая косточка — стремя. В органе обоняния имеются наружные и внутренние ноздри. Орган вкуса представлен вкусовыми почками на языке, небе и челюстях.

Размножение. Амфибии раздельнополы. Половые органы парные, состоят из слегка желтоватых семенников у самца и пигментированных яичников у самки. От семенников отходят выносящие протоки, проникающие в передний отдел почки. Здесь они соединяются с мочевыми канальцами и открываются в мочеточник, функционирующий так же, как семяпровод, и открывающийся в клоаку. Яйца из яичников выпадают в полость тела, откуда через яйцеводы, открывающиеся в клоаку, выводятся наружу.

У лягушек хорошо выражен половой диморфизм. Так, у самца имеются бугорки на внутреннем пальце передних ног, служащие для удержания самки во время оплодотворения, и голосовые мешки (резонаторы), усиливающие звук при квакании. Подчеркнем, что голос впервые появляется у земноводных; это связано, очевидно, с жизнью на суше.

Развитие. У лягушки, как и у других земноводных, развитие происходит по личиночному типу, с метаморфозом (см. главу IX).

Филогения. К амфибиям относятся формы, предки которых около 300 млн. лет тому назад (в каменноугольном периоде) вышли из воды на

сушу и приспособились к новым наземным условиям жизни. От рыб они отличались наличием пятипалой конечности, легких и связанных с ними особенностями кровеносной системы. С рыбами их объединяет развитие личинки (головастика) в водной среде, присутствие у личинок жаберных щелей, наружных жабр, боковой линии, артериального конуса и отсутствие зародышевых оболочек во время эмбрионального развития. Все данные сравнительной морфологии и биологии указывают, что предков амфибий следует искать среди древних кистеперых рыб. Переходными формами между ними и современными амфибиями были ископаемые формы — стегоцефалы, существовавшие в каменноугольном, пермском и триасовом периодах. Эти древнейшие земноводные, судя по костям черепа, чрезвычайно сходны с древними кистеперыми рыбами. Характерные признаки их: панцирь из кожных костей на голове, боках и животе; спиральный клапан кишечника, как у акул; отсутствие тел позвонков. Стегоцефалы были ночными хищниками, жившими в мелких водоемах. Выход позвоночных на сушу совершился в девонский период, отличавшийся засушливым климатом. В этот период преимущество приобретали те животные, которые могли по суше переселиться из пересыхающего водоема в соседний. Расцвет (период биологического прогресса) земноводных приходится на каменноугольный период, ровный влажный и теплый климат которого был благоприятен для амфибий.

Только благодаря выходу на сушу позвоночные получили возможность в дальнейшем прогрессивно развиваться.

Систематика. Класс амфибий составляют три отряда: безногие (Arco-da), хвостатые (Urodela) и бесхвостые (Anura). К первому отряду относятся примитивные, приспособленные к своеобразному образу жизни во влажном грунте животные — червяги. Обитают они в тропическом поясе Азии, Африки и Америки.

Хвостатые амфибии характеризуются удлинённым хвостом и парными короткими конечностями. Это наименее специализированные формы. Глаза маленькие, без век. У некоторых на всю жизнь сохраняются наружные жабры и жаберные щели. К хвостатым относятся тритоны, саламандры и амбистомы.

У бесхвостых амфибий (жабы, лягушки) тело короткое, без хвоста, с длинными задними конечностями. Среди них есть ряд видов, которые употребляются в пищу.

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ (REPTILIA)

Известно более 4000 видов пресмыкающихся, обитающих преимущественно на суше, в том числе в условиях пустыни. Пресмыкающиеся, обитающие в воде, являются вторичноводными, т. е. их предки от наземного образа жизни перешли к водному. Из пресмыкающихся медицинский интерес представляют ядовитые змеи.

Рептилии вместе с птицами и млекопитающими составляют надкласс высших позвоночных — амниот. Все амниоты являются настоящими наземными позвоночными животными. Благодаря появившимся у них зародышевым оболочкам в своем развитии они не связаны с водой, а в результате прогрессивного развития легких взрослые формы могут обитать в любых условиях суши.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Рептилии, или пресмыкающиеся, появились в конце каменноугольного периода приблизительно за 200 млн. лет до нашей эры, когда климат стал сухим, а местами даже жарким. Это создало благоприятные условия для развития рептилий, которые оказались более приспособленными к оби-

танию на суше, чем амфибии. Преимуществу рептилий в конкуренции с амфибиями и их биологическому прогрессу способствовало появление ряда ароморфозов и идиоадаптаций.

К числу ароморфозов следует отнести оболочки вокруг зародыша и прочную оболочку (скорлупу) вокруг яйца, защищающую его от высыхания и повреждений, чем была достигнута возможность размножения и развития на суше; развитие пятипалых конечностей; усовершенствование строения кровеносной системы; прогрессивное развитие органов дыхания; появление коры больших полушарий.

К числу идиоадаптаций, способствовавших биологическому прогрессу рептилий, следует отнести появление на поверхности тела роговых чешуй, защищающих от неблагоприятных воздействий окружающей среды, в первую очередь от иссушающего действия воздуха. Предпосылкой к появлению этого приспособления было освобождение от кожного дыхания в связи с прогрессивным развитием легких.

Рептилии входят в главный ствол эволюции позвоночных, так как именно они являются родоначальниками птиц и млекопитающих. Тело рептилий делится на голову, шею, туловище, хвост и конечности (отсутствующие у змей).

Покровы тела. Кожа рептилий всегда сухая, лишена желез, покрыта роговыми чешуйками, щитками или пластинками.

Скелет. Позвоночный столб уже подразделяется на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы. Череп костный, затылочный мыщелок один.

В шейном отделе позвоночника появились атлант и эпистрофей, благодаря чему голова рептилий очень подвижна. Конечности заканчиваются пятью пальцами с коготками.

Мускулатура. У рептилий она развита значительно лучше, чем у амфибий. Внутреннее строение ящерицы представлено на рис. 169.

Пищеварительная система. Рот ведет в ротовую полость, снабженную языком и зубами, но зубы еще примитивны, однотипны, служат только для захватывания и удержания добычи. Пищеварительный тракт состоит из пищевода, желудка, кишок. На границе толстой и тонкой кишок расположен зачаток слепой кишки. Заканчивается кишечник клоакой. Развита пищеварительные железы: поджелудочная и печень.

Органы дыхания. Дыхательные пути значительно больше дифференцированы, чем у земноводных.

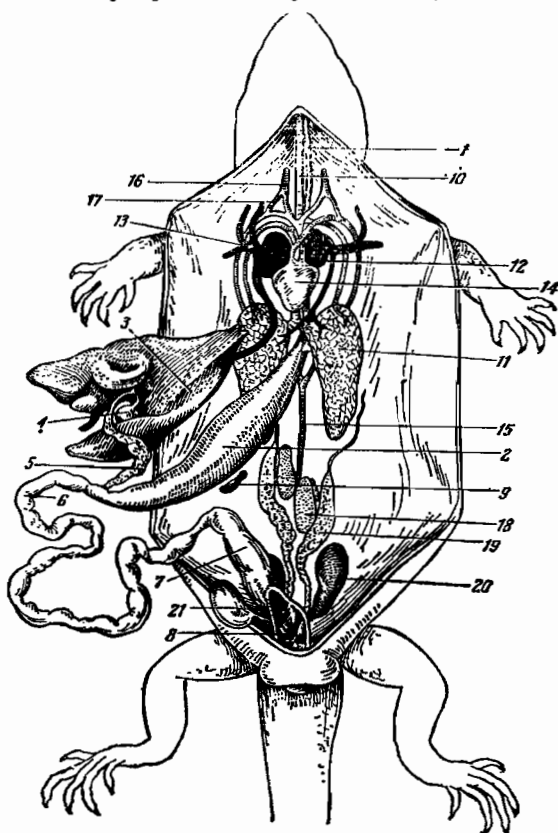


Рис. 169. Вскрытая ящерица (самец).

1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — печень; 4 — желчный пузырь; 5 — поджелудочная железа; 6 — двенадцатиперстная кишка; 7 — толстая кишка; 8 — клоака; 9 — селезенка; 10 — трахея; 11 — легкие; 12 — левое предсердие; 13 — правое предсердие; 14 — желудочек; 15 — спинная аорта; 16 — правая сонная артерия; 17 — сонный проток; 18 — семенник; 19 — эпидидимис (придаток семенника); 20 — почка; 21 — мочевой пузырь.

Имеется длинная трахея, которая разветвляется на два бронха. Бронхи входят в легкие, имеющие вид ячеистых тонкостенных мешков с большим количеством внутренних перегородок.

Увеличение дыхательной поверхности легких у рептилий связано с отсутствием кожного дыхания.

Выделительная система. Представлена вторичными почками и мочеточниками, впадающими в клоаку. В нее открывается и мочевой пузырь.

Кровеносная система. У рептилий имеется два круга кровообращения, но отделены они друг от друга не полностью, благодаря чему кровь частично смешивается. Сердце трехкамерное, но желудочек разделен неполной перегородкой. Когда он сокращается, то перегородка, прикрепленная к брюшной стенке, доходит до спинной и разделяет правую и левую половины желудочка. У крокодилов имеется уже настоящее четырехкамерное сердце. Правая половина желудочка венозная — от нее отходит легочная артерия и левая дуга аорты; левая часть артериальная — от нее берет начало правая дуга аорты. Сходясь под позвоночником, они соединяются в непарную спинную аорту.

Эндокринная система. У рептилий имеются все типичные для высших позвоночных эндокринные железы: гипофиз, надпочечники, щитовидная и др.

Нервная система. Головной мозг рептилий отличается от мозга земноводных большим развитием полушарий и мозгового свода, а также обособлением теменных долей. Продолговатый мозг образует резкий изгиб, характерный для всех амниот. Теменной орган функционирует у некоторых рептилий как третий глаз. Появляется впервые кора больших полушарий. Из головного мозга выходит 12 пар черепномозговых нервов.

Размножение. Рептилии раздельнополы. Половой диморфизм выражен. Половые железы парные.

Рептилиям, как и всем амниотам, свойственно внутреннее оплодотворение. Одни из рептилий яйцекладущие, другие яйцеживородящие (т. е. из отложенного яйца тотчас выходит детеныш). Развитие происходит по нелинейному типу.

Систематика. Современные рептилии разделяются на четыре подкласса: первоящеры (Prosauria), чешуйчатые (Squamata), крокодилы (Crocodilia) и черепахи (Chelonia).

Перваящеры представлены единственным видом — гаттерией (*Sphenodon punctatus*), которая относится к самым примитивным рептилиям. Обитает гаттерия на островах Новой Зеландии.

К чешуйчатым относятся ящерицы, хамелеоны и змеи. Это единственная относительно многочисленная группа пресмыкающихся — около 4000 видов.

Для ящериц характерны хорошо развитые пятипалые конечности, подвижные веки и барабанные перепонки. К этому отряду относятся агамы, ядозубы — ядовитые ящерицы, варановые, настоящие ящерицы и др. Больше всего видов ящериц встречается в тропиках.

Змеи приспособлены к ползанию на брюхе. Шея у них не выражена, так что тело делится на голову, туловище и хвост. Позвоночник, в котором бывает до 400 позвонков, благодаря добавочным сочленениям обладает большой гибкостью. Пояса, конечности и грудина атрофированы. Только у некоторых змей сохранился рудимент таза. Многие змеи обладают двумя ядовитыми зубами, сидящими на верхних челюстях. В зубе имеется продольная бороздка либо проток, по которым яд при укусе стекает в ранку (рис. 170). Барабанная полость и перепонка атрофированы. Глаза скрыты под прозрачной кожей, без век. Кожа змеи с поверхности ороговевает и периодически сбрасывается, т. е. происходит линька.

Змеи обладают способностью очень широко раскрывать пасть и заглатывать добычу целиком. Достигается это тем, что ряд костей черепа

соединен подвижно, а нижние челюсти спереди соединяются весьма растяжимой связкой.

Крокодилы — наиболее высоко организованные рептилии, обладающие четырехкамерным сердцем. Они приспособлены к водному образу жизни, в связи с чем имеют плавательные перепонки между пальцами, клапаны, замыкающие уши и ноздри, и небную занавеску, закрывающую глотку. Живут крокодилы в пресных водах, на сушу выходят для сна и кладки яиц.

Черепашки покрыты сверху и снизу плотным панцирем с роговыми щитками. Грудная клетка у них неподвижна, поэтому в акте дыхания принимают участие конечности — при втягивании их воздух выходит из легких, при вытягивании — поступает в них. В СССР живет несколько видов черепах. Некоторые виды употребляются в пищу, в том числе туркестанская черепаха, водящаяся в Средней Азии.

Ядовитые змеи. Укусы ядовитых змей — кобры, эфы, гюрзы, гремучей и др. — могут быть смертельны для человека. Из фауны СССР весьма опасны серая кобра и песчаная эфа, которые водятся в Средней Азии, а также гюрза, встречающаяся в Средней Азии и Закавказье,

армянская гадюка, обитающая в Закавказье. Укусы обыкновенной гадюки и щитомордника очень болезненны, но обычно для человека не смертельны. Еще менее опасен укус степной гадюки.

С лечебной целью в настоящее время применяются противозмеиные сыворотки. Процесс изготовления их таков. Лошади последовательно вводятся небольшие, но все увеличивающиеся дозы змеиного яда. Когда лошадь становится достаточно хорошо иммунизированной, от нее берут кровь и готовят лечебную сыворотку.

В последнее время яд змей используется в лечебных целях. Применяют змеиный яд при различных кровотечениях как кровоостанавливающее средство; оказалось, что при гемофилии он может повысить свертываемость крови. Препарат из яда змей — випералгин — уменьшает боли при ревматизме и заболеваниях нервов.

Для получения змеиного яда и в целях изучения биологии змей их содержат в специальных питомниках. В СССР наиболее крупный питомник находится в Ташкенте.

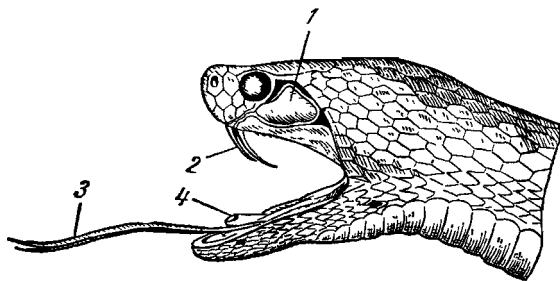


Рис. 170. Ядовитый аппарат гадюки
1 — ядовитая железа; 2 — ядовитый зуб; 3 — язык; 4 — отверстие гортани.

КЛАСС ПТИЦЫ (AVES)

По последним данным на Земле в настоящее время обитает 8590 видов птиц.

Птицы имеют большое экономическое значение; некоторые из них являются природными резервуарами возбудителей ряда трансмиссивных болезней.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Птицы по своему строению очень сходны с рептилиями и представляют их прогрессивную ветвь, эволюция которой шла по пути приспособления к полету. Птиц вместе с рептилиями нередко объединяют в группу ящерообразных (Sauropsida). Птицы — двуногие амниоты, передние конеч-

ности которых превратились в крылья, тело покрыто перьями, температура тела постоянная и высокая.

Вся организация птиц приспособлена к условиям полета. Туловище птиц компактно, скелет чрезвычайно облегчен; расправленные крылья и хвост образуют площадь, гораздо большую по сравнению с площадью туловища. В строении тела птиц можно отметить черты, характерные не только для птиц, но и признаки, общие с рептилиями. Так, в коже птиц нет желез, за исключением копчиковой железы над корнем хвоста. У некоторых птиц отсутствует и эта железа.

Покровы тела. Кожа птиц очень тонка; на клюве она образует роговые чехлы, на конечностях — роговые чешуи, на пальцах — когти. Производными кожи являются перья, филогенетически связанные с чешуйчатыми образованиями (на это указывает сходство в развитии пера и чешуи в ранних стадиях).

Кости скелета наполнены воздухом (пневматичны) и отличаются большой легкостью. Грудная клетка хорошо развита и прочна: на ребрах имеются крючковидные отростки, которые налегают на соседние задние ребра. Грудина птиц имеет высокий продольный киль для прикрепления мышц, приводящих крылья в движение. Шейные позвонки обладают чрезвычайной подвижностью. Позвонки же других отделов сращены между собой и неподвижны, что необходимо во время полета. В результате слияния крестцовых, поясничных и части хвостовых позвонков как друг с другом, так и с тазовыми костями, образуется сложный крестец. Он служит опорой паре задних конечностей, несущих на себе всю тяжесть тела.

Для черепа характерно полное сращение всех костей вплоть до исчезновения швов, чрезвычайная легкость и крупные, сближенные друг с другом глазницы.

Челюсти птиц представлены легким клювом, лишенным зубов.

Передние конечности — два крыла — всецело приспособлены к полету. Их элементы, типичные для пятипалой конечности, частично редуцированы или видоизменены.

Мускулатура. Хорошо развита. В связи с приспособлением птицы к полету для нее характерно наличие огромных грудных мышц, которые тем больше развиты, чем лучше летает птица. Брюшные мышцы слабее, чем грудные. Особенно хорошо развита мускулатура шеи и конечностей.

Внутренние органы птиц изображены на рис. 171.

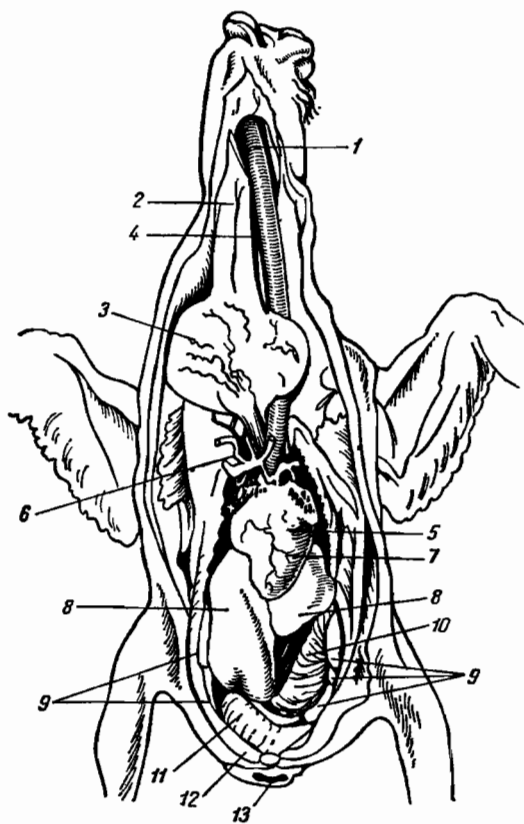


Рис. 171. Вскрытый голубь.

1 — трахея, 2 — пищевод; 3 — зоб; 4 — зобная железа; 5 — легкое; 6 — щитовидная железа; 7 — сердце; 8 — печень; 9 — воздушные мешки; 10 — мускульный желудок; 11 — двенадцатиперстная кишка; 12 — вены туловища; 13 — отверстие клоаки.

Пищеварительная система. Органы пищеварения характеризуются полным отсутствием зубов у современных птиц. Функцию их заменяет у зерноядных птиц мышечный желудок, который служит для механического перетирания пищи. Также типичным образованием для многих птиц является зоб (расширение пищевода), где размягчается пища. Имеется большая двухлопастная печень, у большинства — желчный пузырь.

Дыхательная система. Легкие представляют собой плотнoglobчатые тела, а не мешки, как у рептилий; кроме того, они дополняются в качестве резервуара для воздуха тонкостенными воздушными мешками. Последние располагаются между всеми внутренними органами, между мышцами, в полости костей и под кожей. При подъеме крыльев мешки через легкие наполняются воздухом, при опускании крыльев воздух из мешков через легкие выходит наружу. Таким образом, во время полета у птиц осуществляется двойное дыхание. Во время покоя птица дышит лишь путем расширения и сужения грудной клетки. В нижней гортани помещается голосовой аппарат, обладающий сложной мускулатурой.

Выделительная система. Вторичные почки с мочеточниками, открывающиеся в клоаку, служат органами выделения. Наиболее важным изменением в этой системе у птиц является отсутствие мочевого пузыря. Мочевые кислоты выбрасываются вместе с экскрементами из клоаки. Благодаря этому моча не задерживается в теле. Все это уменьшает его вес.

Кровеносная система. В строении сердца обращает на себя внимание полное разделение сердца на правую венозную и левую артериальную половины. Из двух дуг аорты сохраняется только правая, берущая начало от левого желудочка. Таким образом, окончательно оформились два самостоятельных круга кровообращения. В результате того что артериальная и венозная кровь не смешивается, органы получают артериальную кровь. Этим усиливается обмен веществ и повышается уровень жизнедеятельности организма, обусловлена весьма высокая и постоянная температура тела птиц (42—45°).

Нервная система. Головной мозг имеет относительно большие полушария и зрительные доли, хорошо развитый мозжечок и очень маленькие обонятельные доли. Образ жизни птиц наложил свой отпечаток на органы чувств. У птиц недоразвиты органы обоняния, но зато исключительного развития достигают глаза. Они отличаются от глаз рептилий двойной аккомодацией, которая достигается путем изменения формы хрусталика и укорочения расстояния между хрусталиком и сетчаткой. Свойство это связано с огромным значением зрения при полете. От головного мозга отходят все 12 пар черепномозговых нервов.

Органы размножения. У самцов есть парные половые органы. У самок имеется только левый яичник и левый яйцевод, открывающийся в клоаку. У птиц высоко развиты сложные инстинкты, связанные с размножением и заботой о потомстве.

Развитие происходит по неличиночному типу.

Вымершие формы и филогения. Все особенности птиц, отличающие их от рептилий, носят преимущественно приспособительный характер к полету. Поэтому вполне естественно считать, что птицы произошли от рептилий. Происходят птицы от древнейших рептилий — псевдозухий, у которых задние конечности были построены так же, как у птиц. Переходные формы — археоптерикс и археорнис — в виде ископаемых остатков (отпечатков) обнаружены в верхнеюрских отложениях. Наряду с чертами, характерными для рептилий, они имеют признаки строения птиц.

Систематика. Современные формы птиц делятся на три группы: бескилевые (южноамериканские, африканские, австралийские страусы и киви), пингвины и килевые, объединяющие огромное число видов.

К килевым птицам относится около 30 отрядов. Из них наибольшее значение имеют воробьиные, куриные, дневные хищники, гусеобразные, голубиные и др.

Практическое значение. Птицы имеют важное хозяйственное значение, так как являются источником получения мяса, яиц, пуха, пера. Птицы уничтожают вредителей полей, лесов, садов и огородов. Многие виды домашних и диких птиц болеют орнитозами — вирусными заболеваниями, которыми может заразиться и человек.

Птицы, обитающие в тайге, наряду с млекопитающими, представляют собой природный резервуар вируса таежного энцефалита. Птицы, обитающие в Средней Азии, наряду с млекопитающими и пресмыкающимися могут быть природным резервуаром спирохет клещевого возвратного тифа.

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (МАММАЛИА)

В современной фауне насчитывается 4000—4500 видов млекопитающих.

ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА

Млекопитающие, или звери, представляют собой высший класс позвоночных, органы которых, особенно кора переднего мозга, достигли на современном этапе их развития наивысшей дифференцировки.

Благодаря ряду ароморфозов и идиоадаптаций, выразившихся в прогрессивном развитии центральной нервной системы, теплокровности, наличии волосяного покрова, вынашиванию детенышей в теле матери и вскармливанию их молоком, они одержали победу в конкуренции с рептилиями и другими позвоночными и прочно завоевали не только сушу, но и другие среды обитания.

Покровы тела. Как у всех позвоночных, кожа млекопитающих состоит из многослойного эпидермиса и кориума. Снаружи тело млекопитающего покрыто эпидермисом, верхний роговой слой которого в виде отдельных отмерших клеток (перхоть) постоянно отпадает. Возобновление эпидермиса происходит за счет деления клеток мальпигиева слоя. Кориум построен из волокнистой соединительной ткани, глубокие слои которой (так называемая подкожная клетчатка) содержат жир. Из ротовых образований кожи (волосы, ногти, когти, копыта) волосы наиболее типичны для млекопитающих. Волос (рис. 172) состоит из ствола и корня. Ствол построен из сердцевидного вещества, покрытого корковым слоем и снаружи кожей. В полости волоса находится воздух. Корень волоса заканчивается луковицей, в основание которой входит волосной сосочек. Он богат кровеносными сосудами и служит для питания волоса. Волосной сосочек сидит в волосной сумке, в которую открываются протоки сальных желез, выделяющих жировое вещество, смазывающее волосы.

Кожа млекопитающих богата сальными и потовыми железами. Последние выделяют пот, благодаря чему осуществляется терморегуляция.

Все млекопитающие характеризуются присутствием млечных желез, которые являются видоизмененными потовыми железами. За исключением однопроходных, млечные железы у всех млекопитающих снабжены сосками. Число их варьирует от 1 до 14 пар.

Скелет. В скелете млекопитающих отмечается четкое расчленение позвоночника на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы, а также наличие плоских сочленовных поверхностей позвонков (платицельная форма) с хрящевыми дисками (менисками) между позвонками.

Характерно постоянное число шейных позвонков, всегда равное семи. На передней стороне одного из двух шейных позвонков — атланта — имеются две сочленовные поверхности, как у амфибий.

Мышечная система. У млекопитающих она исключительно развита, сложна и насчитывает несколько сотен отдельных специализированных мускулов. Типичным мышечным образованием млекопитающих является грудобрюшная преграда, или диафрагма (мышечная перегородка, отделяющая грудную полость от брюшной). Диафрагма играет большую роль при дыхании.

У млекопитающих большого развития достигает подкожная мускулатура. У обезьяны и особенно у человека подкожная мускулатура подвергается вторичной редукции на всем теле, кроме лица, где она получила очень сильное развитие в качестве мимической мускулатуры.

Внутреннее строение млекопитающего представлено на рис. 173.

Пищеварительная система. Пищеварительный тракт млекопитающих, за исключением самых низших форм, заканчивается самостоятельным анальным отверстием. Зубная система гетеродонтная (неоднородная). Зубы подразделяются на резцы, клыки и коренные; при этом число их у различных групп строго постоянное. Зубы служат не только для удержания добычи, но и для измельчения пищи. Строение зубов связано с образом жизни животного (рис. 174). Зуб состоит из 1—2 корней и коронки.

Построены зубы из дентина, цемента и эмали (рис. 174). Расположены они в лунках челюстных костей. У ехидны, муравьеда и некоторых китообразных зубы отсутствуют.

Желудок, состоящий из кардиального и пилорического отделов, характеризуется разнообразием строения, что связано с пищей. В кишечнике имеется слепая кишка и червеобразный отросток.

Дыхательная система. Органы дыхания у всех млекопитающих довольно однообразны и характеризуются сложностью как легких, имеющих альвеолярное строение, так и дыхательных путей.

Трахея делится на бронхи, которые ветвятся на более мелкие бронхи разных порядков до самых мелких — бронхиол. Последние оканчиваются пузырьками с ячеистыми стенками — альвеолами, в которых происходит газообмен.

В органе дыхания представляет интерес появление гортанных хрящей, образующихся за счет второй и третьей жаберных дуг.

Выделительная система. Для органов выделения характерно то, что мочевой пузырь открывается не в клоаку, а в мочеиспускательный канал.

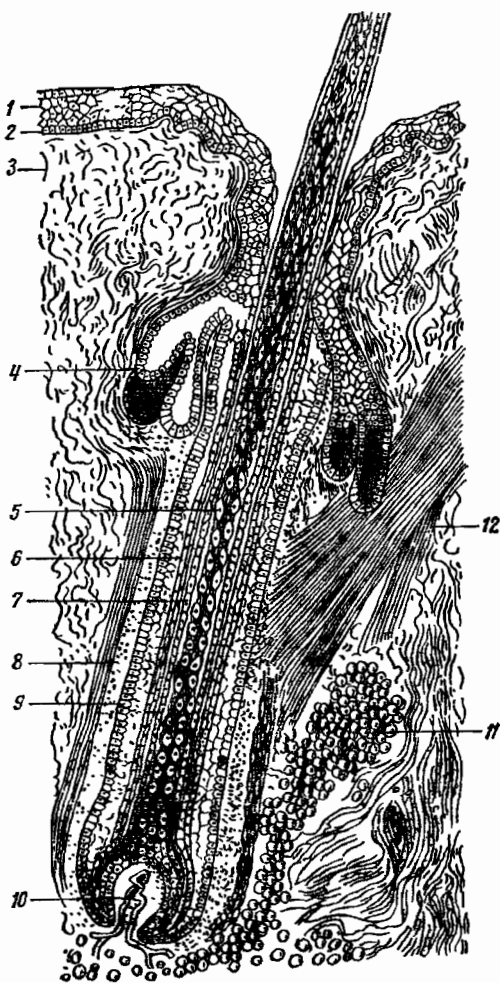


Рис. 172. Продольный разрез волоса.

1 — роговой слой эпидермиса; 2 — его мальпигиев слой; 3 — собственно кожа; 4 — сальная железа; 5 — сердцевина волоса; 6 — корковое вещество волоса; 7 — стекловидная оболочка между влагалищем волоса и волосным мешочком; 8 — волосной мешочек; 9 — влагалище волоса; 10 — сосочек волоса с сосудами; 11 — жировая ткань; 12 — мышцы волосного мешочка.

В мочевой пузырь открываются парные мочеточники, берущие начало от парных бобовидных вторичных почек, расположенных в поясничной области под позвоночником.

Кровеносная система. У млекопитающих она близка к кровеносной системе птиц, но имеется не правая, а левая дуга аорты.

Красные кровяные тельца в сформированном состоянии лишены ядер.

Нервная система и органы чувств. В головном мозге особенно развиты полушария, достигающие настолько больших размеров, что они покры-

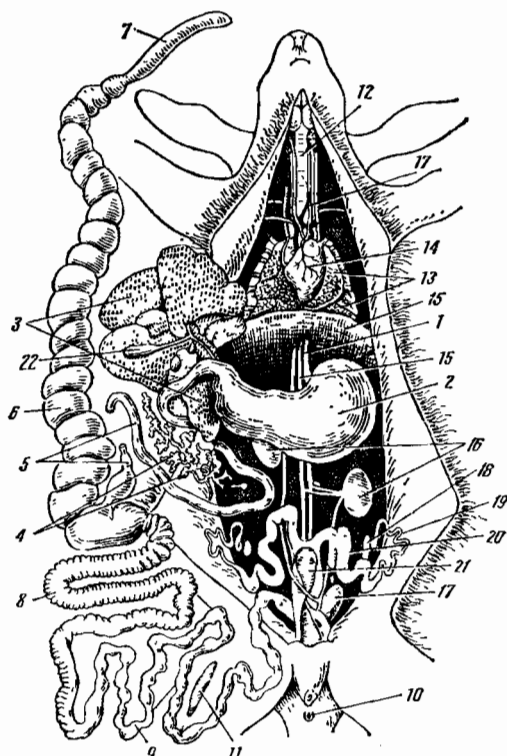


Рис. 173. Вскрытый кролик (самка).

1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — печень; 4 — поджелудочная железа; 5 — тонкая кишка; 6 — слепая кишка; 7 — червеобразный отросток; 8 — толстая кишка; 9 — прямая кишка; 10 — заднепроходное отверстие; 11 — селезенка; 12 — трахея; 13 — легкое; 14 — сердце; 15 — диафрагма; 16 — почка; 17 — мочевой пузырь; 18 — яичник; 19 — фаллопиева труба; 20 — матка; 21 — влагалище; 22 — желчный пузырь.

вают средний мозг и мозжечок. Особого развития достигает также кора головного мозга, площадь которой увеличивается за счет образования извилин и борозд. Сильно прогрессирует и мозжечок.

В органе слуха появляются наружное ухо и наружный проход, три слуховые косточки и звуковоспринимающий аппарат — кортиев орган. Он состоит из нескольких тысяч тончайших волокон, напоминающих струны, расположенные в улитке. В органе обоняния сложного развития достигают пластинчатые скелетные носовые раковины и носовой лабиринт.

Размножение. Половые железы парные. Развитие зародыша внутриутробное, происходит в специальном органе — матке.

Систематика. Современные млекопитающие делятся на три подкласса: клоачные (Monotremata), сумчатые (Marsupialia) и плацентарные (Placentalia).

Однопроходные, или клоачные (утконос, ехидна, проехидна), живут только в Австралии. Они яйцекладущие. У них отсутствуют зубы; кишечник и мочеполовые органы открываются в клоаку; сосков нет; плечевой

пояс сходен с таковым у рептилий; температура тела низкая и колеблется от 24 до 34°. Парные яйцеводы, фаллопиевы трубы и матка переходят в мочеполовой синус.

Все перечисленные признаки указывают на большую примитивность строения клоачных и их близость к предкам, общим с пресмыкающимися.

Низшие звери, или сумчатые (кенгуру, сумчатый волк, сумчатый крот и др.), обитают в Австралии и Южной Америке. Их основные признаки: плацента отсутствует (кроме некоторых видов), детеныши рождаются недоразвитыми и вынашиваются в сумке, висят на соске; мозг очень примитивен; есть две матки и два влагалища; зубы, кроме переднего коренного не сменяются; температура тела не строго постоянная, но выше, чем у однопроходных.

К высшим зверям, или плацентарным, относится огромное большинство современных млекопитающих.

Их особенности: детеныш рождается более или менее развитым, так что сам может сосать молоко. Питание зародыша происходит через плаценту. Головной мозг хорошо развит. Происходит две смены зубов. Современные плацентарные подразделяются на 16 отрядов. Важнейшие из них: насекомоядные, рукокрылые, неполнозубые, грызуны, хищные, ластоногие, китообразные, копытные, хоботные, приматы.

Человек (*Homo sapiens*) относится к отряду приматов. Морфологически человек характеризуется относительно огромным и исключительно сложным по строению мозгом, слабым развитием челюстей и зубов, сильно развитым языком и подбородочным выступом. Волосяной покров человека редуцирован; позвоночник выпрямлен; череп находится на позвоночном столбе сверху; ноги заканчиваются сводчатой стопой; рука — весьма совершенный и универсальный орган. Человек владеет членораздельной речью и способен к весьма сложной психической деятельности. Для современного человека все это результат не только биологической эволюции, но и социального развития, давшего ему власть над природой.

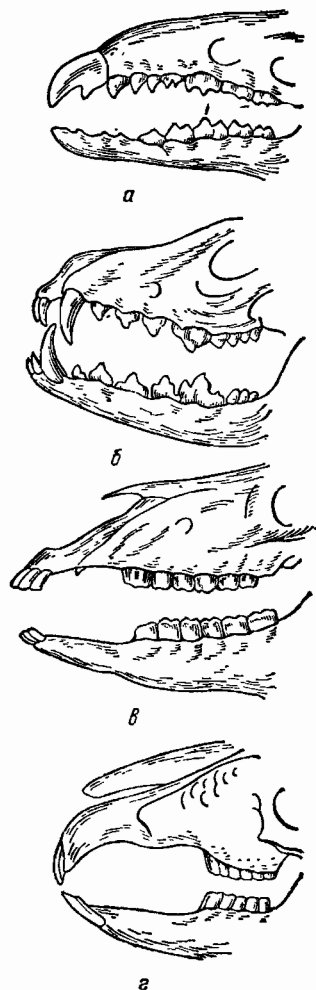


Рис. 174. Зубы различных млекопитающих.

а — насекомоядные (землеройка). б — хищные (ясица); в — непарнокопытные (лошадь); г — грызуны (заяц).

Экономическое и медицинское значение млекопитающих

Невозможно переоценить огромное экономическое значение млекопитающих, домашних и промысловых животных и вредителей сельского хозяйства.

Млекопитающие — источник мяса, жиров, молока, шкур, меха и шерсти, а также рабочая сила. От млекопитающих получают применяемые в медицине панты оленей, мускус, спермацет кашалотов, эндокринные органы домашних животных и т. д. Из бараньих кишок изготовляют кетгут, применяемый в хирургии. Органы млекопитающих используются для культивирования тканей. От некоторых млекопитающих получают лечеб-

ные и профилактические сыворотки. Многие млекопитающие — незаменимые лабораторные животные, на которых изучаются функции организма и действие фармакологических веществ. Млекопитающие используются и как модели для изучения наследственных аномалий, встречающихся у человека.

Медицинское значение млекопитающих связано также с тем, что они могут быть источником заражения человека инфекционными и инвазионными болезнями.

Собаки могут быть источником заражения бешенством, лейшманиозом, токсоплазмозом, эхинококкозом. Они являются наряду с человеком хозяевами ряда гельминтов и тем самым поддерживают существование таких паразитов, как клонорхис, парагонимус, лентец широкий, трихина и др. У кошек и собак встречается описторхис.

От крупного рогатого скота возможно заражение бруцеллезом, туберкулезом, сибирской язвой, ящуром, тениаринхозом, от лошадей — сапом, от свиней — тениозом и трихинеллезом.

Многие дикие млекопитающие являются резервуаром для возбудителей ряда трансмиссивных болезней. Суслики, сурки, тарбаганы и другие грызуны — источник заражения человека чумой и туляремией, мышевидные грызуны и крысы — источниками заражения токсоплазмозом, эпидемическим сыпным тифом, чумой, туляремией, трихинеллезом и другими болезнями.

Глава XXI. ЭВОЛЮЦИЯ СИСТЕМ ОРГАНОВ НА ПРИМЕРЕ ТИПОВ БЕСХОРДОВЫХ ЖИВОТНЫХ И КЛАССОВ ПОЗВОНОЧНЫХ, ФИЛОГЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

В этой главе дается краткий сравнительный обзор основных систем органов животных: покровов тела, аппарата движения, органов внешнего обмена (пищеварительной, дыхательной и выделительной систем), органов внутреннего обмена (кровеносной системы), органов регуляции (нервной системы) и воспроизведения (органов размножения). Сравнительное изучение систем органов помогает глубже уяснить конкретные пути эволюции органического мира и понять особенности строения человеческого тела.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР ПОКРОВОВ ТЕЛА

Покровы тела выполняют роль защиты от вредных воздействий, функцию восприятия раздражений, а также принимают участие в обмене веществ, нередко являясь дополнительным органом дыхания и выделения. Они образованы эпидермисом эктодермального происхождения и соединительной тканью, являющейся производным мезодермы.

Покровы тела у бесхордовых животных. У бесхордовых покровы тела образованы преимущественно эктодермой и ее производными. Эволюция шла от мерцательного эпителия (как у турбеллярий, где он выполняет функцию примитивных органов движения) к плоскому, лишенному мерцательных отростков (сосальщики, ленточные, круглые, кольчатые черви). У некоторых бесхордовых поверхность эпителия приобретает более или менее плотную кутикулу. У членистоногих тело покрыто толстым слоем хитинизированной кутикулы. Пропитывание хитина известью приводит к образованию плотного панциря (ракообразные).

Покровы моллюсков образованы очень твердой, пропитанной известью раковинной, состоящей из нескольких слоев различной структуры.

В эпидермисе обычно рассеяны железы, одно- и многоклеточные, которые при разрастании могут погружаться в подлежащую массу ткани, сохраняя в эпидермисе суженный выводной канал. Таковы кожные железы аннелид и моллюсков и железы специального назначения: слюнные, паутинные, ядовитые, пахучие членистоногих.

Соединительнотканый слой кожи у бесхордовых не достигает большого развития; исключение составляют иглокожие.

Покровы тела у хордовых животных (рис. 175). Характерная черта хордовых — наличие в коже двух слоев: верхнего (эктодермального) эпидермиса и нижнего (мезодермального) кориума. Эволюция кожных покровов у хордовых шла по пути перехода от однослойного эпителия к многослойному, а также заключалась в изменении соотношения между слоями в сторону большего развития кориума. У низших хордовых кориум развит слабо. Так, у туникат студенистая или хрящеподобная оболочка является продуктом выделения эктодермального эпителия, но в нее впоследствии проникают мезодермальные клетки и даже сосуды, так что она приобретает вид опорной ткани.

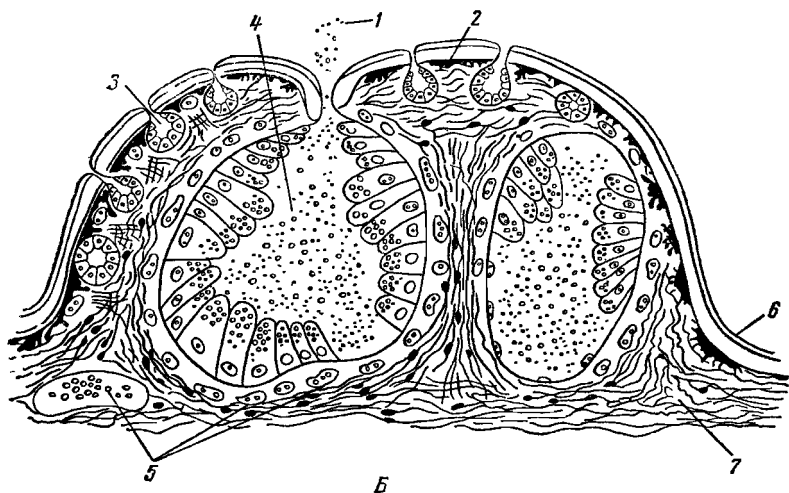
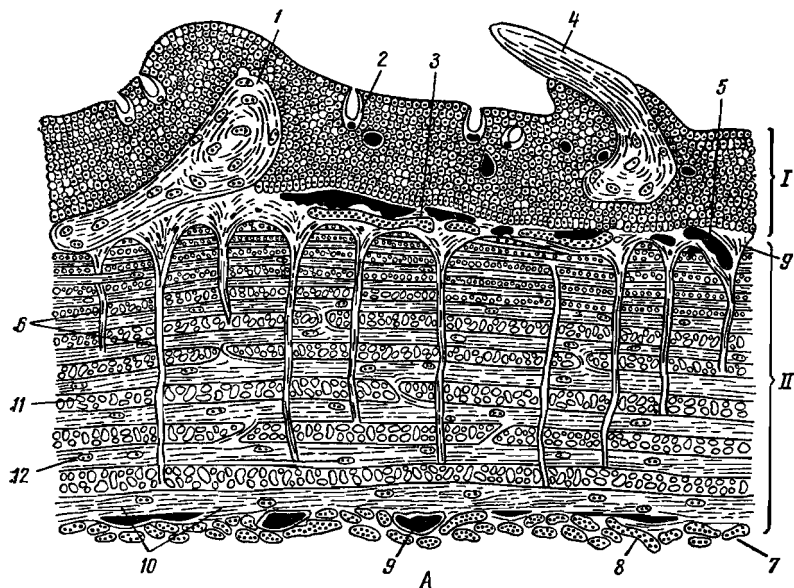


Рис. 175. Сравнительная характеристика покровов тела позвоночных.

А — кожный покров рыбы (схема): I — эпидермис; II — кориум; 1 — костное отложение, образовавшееся в кориуме, но переместившееся в эпидермис и частью обнажившееся; 2 — пигментные клетки; 3 — пучки соединительной ткани, тянущиеся вертикально к наружной поверхности; 4 — ядовитая кожная железа; 5 — перерезанные кровеносные сосуды; 6 — пучки соединительной ткани, перерезанные в поперечном направлении; 7 — пучки, перерезанные в продольном направлении; 8 — пигментные клетки; 9 — мышцы (9 и 10 залегают в слое рыхлой подкожной соединительной ткани); 10 — мышцы (9 и 10 залегают в слое рыхлой подкожной соединительной ткани); 11 — пучки соединительной ткани, перерезанные в поперечном направлении; 12 — пучки, перерезанные в продольном направлении.

Б — разрез через кожу веяноводных (схема): 1 — секрет желез, выделяемый наружу; 2 — пигментный слой; 3 — слизистые кожные железы; 4 — ядовитая кожная железа; 5 — перерезанные кровеносные сосуды; 6 — эпидермис; 7 — собственно кожа — кориум.

У ланцетника тело покрыто однослойным эктодермальным цилиндрическим эпителием или кожей, ограниченной снаружи тонкой пористой кутикулой. Среди обычных клеток кожи ланцетника располагаются железистые и чувствительные. Под эпидермисом лежит прозрачная и тонкая опорная пластинка, а за ней — слабо выраженный слой студенистой соединительной ткани, представляющей собственно кожу (кориум).

Однослойность эпителия встречается, подобно бесхордовым, и у других низших хордовых (подтипы полу- и личиночдохордовых).

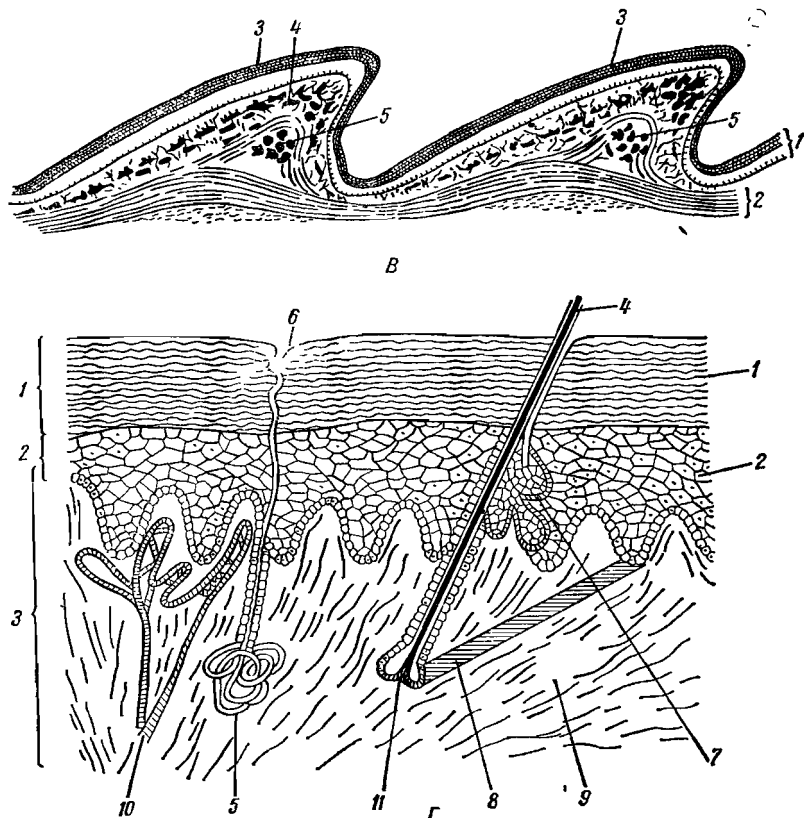


Рис. 175 (продолжение).

В — поперечный разрез через кожу ящерицы (схема): 1 — эпидермис; 2 — собственно кожа; 3 — роговой слой; 4 — пигментные клетки; 5 — кожные окостенения. *Г* — строение кожи млекопитающих (схема): 1 — внешний слой рогового эпидермиса, клетки которого периодически слущиваются; 2 — глубокий слой эпидермиса; 3 — собственно кожа; 4 — волос; 5 — потовая железа, проток и пора (6); 7 — слюнная железа; 8 — мышцы волоса; 9 — соединительнотканые волокна кожи; 10 — кровеносный сосуд; 11 — сосочек в основе волоса.

Покровы позвоночных животных состоят из многослойного эктодермального эпидермиса и мезодермального волокнистого кориума, или собственно кожи.

Эпидермис в свою очередь распадается на два слоя. Нижний, так называемый мальпигиев, служит для воспроизведения новых слоев клеток, верхний выполняет защитную функцию. Верхний слой имеет многочисленные слизистые и другие железы или, как у большинства наземных форм, образует за счет ороговевающих клеток роговые щитки, чешуйки, перья, волосы, ногти, когти, копыта и полые рога.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА

Скелет бесхордовых. Опорные образования, придающие телу бесхордовых определенную форму чрезвычайно разнообразны и могут иметь как мезо-, так и экто- и энтодермальное происхождение.

У губок скелетные образования представлены разнообразными часто сложной формы иглами, имеющими различный химический состав и образующимися в мезоглее. У некоторых кишечнополостных опорный характер носит плотная мезоглея, а скелет коралловых полипов развивается из эктодермы. У других типов бесхордовых формируется главным образом наружный скелет.

Хитиновый панцирь членистоногих является не только защитным образованием, но и местом прикрепления мускулатуры.

Сложные скелетные образования (напоминающие таковые у позвоночных животных) имеются у головоногих моллюсков. У них имеются хрящевидные образования, защищающие нервные центры и органы чувств.

В теле иглокожих известковые пластинки и иглы имеют мезодермальное происхождение, но находятся в основном на поверхности тела.

Скелет хордовых. Так же как и у бесхордовых, функция скелета хордовых заключается, во-первых, в защите органов от механических воздействий и, во-вторых, в том, чтобы служить опорой для органов передвижения. Скелет составляют три основные части: 1) осевой скелет, 2) скелет конечностей и 3) скелет головы — череп (рис. 176).

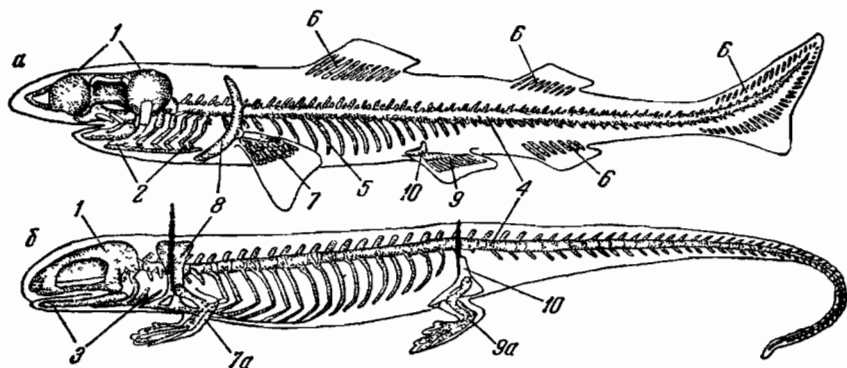


Рис. 176. Сравнительная характеристика скелета позвоночных (схема).

а — скелет рыбы; б — скелет наземного животного: 1 — черепная коробка; 2 — висцеральные дуги; 3 — висцеральная часть черепа; 4 — позвоночный столб; 5 — ребра; 6 — скелет непарных плавников; 7 — грудные плавники; 7а — передние конечности; 8 — плечевой пояс; 9 — брюшные плавники; 9а — задние конечности; 10 — тазовый пояс.

Осевой скелет. В процессе эволюции осевой скелет позвоночных претерпевает изменения. Первоначальным осевым скелетом является хорда, которая по мере усложнения строения животных вытесняется развивающимися позвонками.

Низшим этапом развития осевого скелета является сохранение хорды в течение всей жизни животного. Так, у бесчерепных скелет представлен хордой и многочисленными стержнями из плотной студенистой ткани, образующей скелет непарных плавников и опору жаберного аппарата.

У большинства животных из подтипа позвоночных хорда сохраняется лишь в ранних стадиях развития; в более поздних ее заменяет позвоночник, состоящий из позвонков. В позвонках различают тело, верхние и нижние дуги.

У круглоротых хорда сохраняется на протяжении всей жизни, но появляются закладки позвонков, представляющие собой небольшие парные хрящевые образования, метамерно расположенные над хордой. Они называются верхними дугами.

У примитивных рыб, кроме верхних дуг, появляются и нижние дуги, а у высших рыб — и тела позвонков. Тела позвонков у большинства рыб и животных из вышестоящих классов формируются из ткани, окружающей хорду, а также из оснований дуг. С телами позвонков срастаются верхние и нижние дуги. Концы верхних дуг срастаются между собой, образуя канал, в котором находится спинной мозг. На нижних дугах возникают отростки, к которым прикрепляются ребра.

Остатки хорды сохраняются у рыб между телами позвонков.

У рыб в позвоночнике различают два отдела: туловищный и хвостовой. Функция первого — поддержание внутренних органов, второго — участие в поступательном движении организма.

У земноводных уже в ранних стадиях развития хорда замещается позвонками. В позвоночнике появляется два новых отдела: шейный и крестцовый. Шейный отдел составляет всего один позвонок. Грудной отдел состоит из 5 позвонков, снабженных ребрами. Но ребра невелики, не доходят до грудины и заканчиваются свободно. Крестцовый отдел состоит из одного позвонка, представляющего опору для костей таза и задних конечностей. Хвостовой отдел у хвостатых амфибий состоит из большого числа позвонков, а у бесхвостых они срастаются в одну кость — уростиль.

У рептилий в позвоночнике имеется 5 отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. В шейном отделе у различных видов число позвонков колеблется, достигая у некоторых восьми. Первый шейный позвонок (атлант) приобретает форму кольца, а второй (эпистрофей) имеет зубовидный отросток, на котором свободно вращается первый. Этим обеспечивается подвижность головы. В грудном отделе число позвонков непостоянно. К ним прикреплены хорошо развитые ребра, большинство которых соединено с грудиной. Таким образом, у рептилий по является грудная клетка, обеспечивающая лучшую вентиляцию легких. К позвонкам поясничного и крестцового отделов также прикрепляются ребра. В крестцовом отделе имеется два позвонка; число позвонков в хвостовом отделе варьирует.

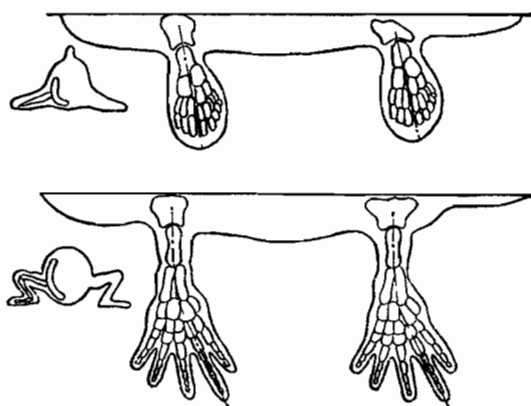


Рис. 177. Преобразование плавников рыбы в пятипалую конечность (схема). Верхний ряд — строение плавников ископаемой кистеперой рыбы, нижний — строение конечностей у примитивных наземных позвоночных.

У птиц позвоночник сходен с таковым пресмыкающихся, но в нем сильно выражены черты специализации. Большого развития достигает шейный отдел; число позвонков в нем может достигать 25 чем обеспечивается большая его подвижность.

В классе млекопитающих хорда сохраняется лишь в виде участков внутри межпозвонковых хрящей. В позвоночнике 5 отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. В шейном отделе постоянное число позвонков — 7; в грудном отделе число их непостоянно: от 9 до 24, чаще всего 12—13. К грудным позвонкам прикрепляются ребра; большинство из них соединено с грудиной. В поясничном отделе от 2 до 9 позвонков. Крестец образуют сросшиеся позвонки. Число позвонков в хвостовом отделе очень изменчиво.

Скелет конечностей (табл. VI на вклейке, А). Различают непарные (спинной и хвостовой плавники) и парные конечности. Скелет парных конечностей состоит из поясов, которые служат опорой для свободной конечности. Существует два типа свободной конечности; плавник рыбы и пятипалая конечность наземных позвоночных. Свободные конечности наземных позвоночных выполняют разнообразные функции, поэтому внешне могут сильно отличаться, но план строения их у всех наземных позвоночных един, что указывает на общность происхождения. Имеется два пояса: плечевой и тазовый.

Парные плавники кистеперых рыб приспособлены не только для плавания, но и для ползания по грунту. Кости плавников некоторых кистеперых имеют большое сходство с костями пятипалой конечности назем-

ных позвоночных. В плавнике кистенерых легко обнаруживаются гомологи плечевой, локтевой и лучевой костей; ряд лучей на конце плавника соответствует костям кисти. Факты говорят о том, что пятипалая конечность развилась из плавника кистеперой рыбы в результате постепенного уменьшения числа лучей (рис. 177).

Скелет головы. Череп расположен на переднем конце осевого скелета. Он состоит из двух частей, отличающихся по происхождению и выполняемым функциям: 1) черепной коробки, которая служитместилищем для головного мозга, и 2) висцерального скелета, дающего опору органам дыхания низших позвоночных — жаберным щелям. У зародышей всех позвоночных, а у низших в течение всей жизни висцеральный скелет состоит из дуг, охватывающих переднюю часть пищеварительной трубки. У рыб они дифференцируются на челюстную дугу, служащую для захвата пищи; подъязычную дугу, служащую для прикрепления к черепной коробке; жаберные дуги, служащие для прикрепления жаберных лепестков.

У наземных позвоночных висцеральный скелет сильно редуцируется: верхняя часть челюстной дуги срастается с дном черепной коробки, из подъязычной дуги образуются небольшие косточки, входящие в состав органа слуха; остатки жаберной дуги превращаются в скелет языка и частью в скелет гортани.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Пищеварительная система бесхордовых. Основная часть пищеварительного тракта развивается у всех многоклеточных животных из энтодермы, из первичной кишки. Ротовое отверстие образуется у большинства беспозвоночных из эмбрионального бластопора, а анальное отверстие развивается путем впячивания эктодермы на заднем конце тела и прорыва его в полость первичной кишки. У вторичноротых (иглокожих, погонофор и хордовых) анальное отверстие образуется за счет бластопора, а ротовое отверстие образуется заново путем прорыва в передний отдел кишки.

У кишечнополостных и плоских червей пищеварительная полость является полостью первичной кишки, анального отверстия нет и непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот. Пищеварительный канал образует многочисленные разветвления, радиальные выросты.

У остальных типов беспозвоночных животных появляется анальное отверстие и пищеварительная трубка образует три отдела — переднюю кишку (эктодермального происхождения), среднюю (энтодермальную) и заднюю (вновь эктодермальную). У круглых червей все три отдела слаבודифференцированы и представляют прямую трубку.

У последующих типов бесхордовых пищеварительная трубка сильно усложняется. В ней появляются изгибы, выросты, утолщения, возникают отделы, выполняющие различные функции. Так, уже у кольчатых червей пищеварительный тракт дифференцируется на глотку, пищевод, зоб, мускулистый (жевательный) желудок, среднюю и заднюю кишки. Из них только средняя кишка имеет энтодермальное происхождение, а остальные отделы образуются из эктодермы.

У членистоногих и моллюсков усложнение пищеварительного тракта продолжается. Вокруг ротового отверстия возникают ротовые придатки для измельчения пищи, разнообразные слепые отростки кишечника, увеличивающие поверхность кишечного тракта, и даже пищеварительные железы, называемые печенью (по аналогии с позвоночными животными).

Пищеварительная система хордовых. Эволюция пищеварительной системы хордовых проходит в направлении дифференцировки кишечной трубки, появления различных приспособлений к удлинению пути, прохождения пищи, увеличения всасывающей поверхности, появления пищеварительных желез.

Пищеварительный тракт хордовых почти целиком имеет энтодермальное происхождение. Только небольшой ротовой отдел и задний отдел кишечника произошли из эктодермы. Значительная часть переднего отдела кишечника многих хордовых преобразована в орган дыхания. Стенки глотки водных хордовых пронизаны многочисленными жаберными отверстиями.

Пищеварительная система низших хордовых представлена слабодифференцированной кишечной трубкой. Так, у ланцетника это прямая трубка с одним слепым печеночным выростом. Передний отдел трубки — глотка — пронизан многочисленными жаберными щелями.

Усложнение пищеварительного тракта позвоночных выражается в дифференцировке на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкий и толстый кишечник. Кроме того, с ним связан ряд обособленных желез — слюнные, поджелудочная, печень.

У разных классов позвоночных эти отделы развиты неодинаково.

У круглоротых в связи с отсутствием челюстей нет и настоящих зубов. Имеющиеся на стенках ротовой воронки зубы представляют собой бугорки ороговшего эпителия. У первичноводных позвоночных отсутствуют слюнные железы, так как в водной среде нет необходимости смачивать пищу. У животных из тех же классов глотка всегда тесно связана с жаберным аппаратом.

Желудок у круглоротых практически отсутствует. Кишечник выстлан цилиндрическим эпителием и имеет трубчатые пищеварительные железы.

Увеличение внутренней поверхности кишечника у круглоротых (как и у некоторых рыб) достигается наличием большой складки на внутренней поверхности кишечника наподобие винтовой лестницы, называемой спиральным клапаном. Благодаря ему пища движется внутри относительно короткого и широкого кишечника по спирали, проходя значительный путь.

У других видов рыб и всех наземных классов позвоночных возрастание внутренней поверхности кишечника достигается за счет увеличения его длины, а также образования внутренних складок слизистой оболочки и появления ворсинок.

У круглоротых формируется печень, выполняющая, помимо пищеварительной, ряд других функций. Печень развивается из железистого отростка брюшной стороны кишечника, аналогичного печеночному выросту ланцетника.

У позвоночных животных она вначале превращается в ветвистую трубчатую железу (у миксин), а затем в сетчатую железу. У рыб и амфибий печень относительно крупнее, чем у остальных позвоночных. Поджелудочная железа развивается из спинного и брюшных выростов кишечника. Плавательный пузырь рыб также — производное кишечника. У рыб с появлением челюстей возникают многочисленные зубы и костные пластинки, которые служат для схватывания и удержания добычи.

Желудок у большинства рыб развит слабо, иногда он представляет собой просто мешковидное расширение кишечника.

У амфибий на челюстях и костях черепа имеются мелкие однорядные зубы. В связи с выходом на сушу появляются слюнные железы, выделяющие секрет для смачивания пищи. В ротоглоточной полости происходит перекрест пищеварительных и дыхательных путей. В кишечном тракте амфибий уже хорошо обособливаются желудок, тонкая и толстая кишки, заканчивающиеся клоакой.

У рептилий зубы остаются преимущественно однородными, но иногда появляется и дифференцировка. Например, ядовитые змеи отличаются от остальных. У змей происходит преобразование части слюнных желез в ядовитые. Еще больше обособляется желудок, особенно у крокодилов. На границе между тонким и толстым кишечником появляются зачатки слепой кишки.

Пищеварительная система птиц в связи с приспособлением к полету изменилась: исчезли челюсти и зубы и появился роговой клюв. В пищевод большинства птиц имеется мешковидное расширение — зоб.

Желудок птиц делится на две части: кардиальную (железистую) и мускулистую, служащую для механического измельчения пищи. Кишечный тракт птиц характеризуется длинным тонким кишечником, двумя отростками слепой кишки и сравнительно короткой толстой.

Для млекопитающих, как уже отмечалось, характерна гетеродонтная (неоднородная) зубная система.

Желудок млекопитающих дифференцирован на отделы и содержит разные типы пищеварительных желез. Значительно усложняется и кишечник: резко увеличивается по сравнению с другими классами длина толстого кишечника, развивается слепая кишка и червеобразный отросток.

Только у яйцекладущих млекопитающих кишечник заканчивается клоакой, у всех вышестоящих — анальным отверстием, отделенным промежностью от мочеполювого.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Дыхательная система бесхордовых. У некоторых типов бесхордовых (кишечнополостные, плоские, круглые черви) отсутствуют специальные органы дыхания. Газообмен между тканями таких организмов и окружающей средой может происходить через всю поверхность тела. У представителей других типов тоже может отсутствовать морфологически обособленная дыхательная система, если размеры их очень небольшие (менее 1 мм) или обмен веществ вялый. У большинства же видов развиваются разнообразные органы для увеличения процесса газообмена. В основе строения всех этих органов лежит принцип увеличения поверхности соприкосновения с окружающей средой и повышение проницаемости стенок. Существуют два основных типа органов: водного дыхания — жабры — и воздушного дыхания — трахейная система и легкие.

Перистые, или ветвистые, жабры, обильно снабженные кровью, располагаются снаружи по бокам тела у кольчатых червей и у ракообразных. Пластинчатые, или ветвящиеся, жабры, лежащие внутри мантийной полости, имеются у моллюсков.

У наземных членистоногих органами дыхания служат трахеи или листовидные легкие, расположенные в углублениях тела.

Дыхательная система хордовых. Дыхательная система у всех хордовых и топографически, и по происхождению связана с кишечником (рис. 178). У водных хордовых функцию дыхания выполняют жаберные щели, пронизывающие передний отдел кишечной трубки (глотку). У представителей наземных хордовых жаберные щели закладываются во время эмбрионального развития, а затем исчезают. Функцию дыхания у них выполняют легкие, образующиеся из выпячивания кишечной стенки.

Эволюция жаберного аппарата у хордовых шла по пути уменьшения числа жаберных щелей при одновременном увеличении дыхательной поверхности путем образования жаберных лепестков. Эволюция легких выражается в обособлении более или менее сложных дыхательных путей и увеличении дыхательной поверхности путем образования губчатого строения легких со сложной системой разветвлений внутрилегочных бронхов, завершающихся конечными пузырьками с ячеистыми стенками.

Наиболее примитивна дыхательная система у ланцетника (подтип бесчерепных). Передний отдел кишечника — стенка глотки — прободен жаберными щелями (до 150 пар), которые открываются в атриальную (околожаберную) полость.

У круглоротых (подтип позвоночных) органами дыхания являются жаберные мешки (5—15 пар), сообщающиеся с передним отделом кишечника и открывающиеся наружу самостоятельными отверстиями.

У рыб имеется 4—6 жаберных мешков в виде щелевидных пространств между жаберными дужками. В них находятся многочисленные жаберные лепестки, пронизанные капиллярами. На вогнутой поверхности жаберных дужек есть тычинки, препятствующие попаданию пищи из глотки в жаберы. Помимо этого, у некоторых рыб имеются добавочные органы дыхания, позволяющие им использовать для дыхания кислород воздуха. Особый интерес представляет использование плавательного пузыря для воздушного дыхания и образования легких. Стенки плавательного пузыря богаты кровеносными сосудами, поэтому он может служить некоторым

Рис. 178. Сравнительная морфология органов дыхания (схема).

зарывающимся в ил рыбам для газообмена. Несмотря на это, плавательный пузырь не гомологичен легким, так как они развиваются из брюшной части жаберного мешка, а плавательный пузырь — из спинной его части. Легкие имеются у двоякодышащих рыб, а плавательный пузырь у них отсутствует. У двоякодышащих рыб в связи с развитием легочного дыхания имеются, помимо наружных, еще и внутренние ноздри (хоаны), при помощи которых обонятельные полости сообщаются с полостью передней части кишечной трубки.

У большинства взрослых амфибий появляются легкие в виде тонкостенных ячеистых мешков. Они закладываются еще у личинок в виде парных выростов брюшной стенки глотки кзади от последнего жаберного мешка. У амфибий функцию дыхания, кроме легких, выполняет также кожа с большим количеством кровеносных капилляров и слизистых желез.

гается голосовыми мешками, образованными слизистой оболочкой ротовой полости. Скелет гортани гомологичен брюшному отделу пятой жаберной дуги.

У рептилий легкие усложняются. В них развиваются многочисленные ячеистые перекладины, резко увеличивающие дыхательную поверхность легких. В дыхательных путях тоже наблюдается прогресс, появляются разветвленные бронхи.

Легкие птиц представляют собой губчатые тела, пронизанные разветвлениями бронхов, а не мешки, как у рептилий.

У млекопитающих идет дальнейшее усложнение бронхиального дерева, появляются бронхи второго, третьего и четвертого порядков, бронхиолы и альвеолы. Грудная полость отделяется от брюшной при помощи диафрагмы, которая играет важнейшую роль в акте дыхания.

Интересно появление гортанных хрящей (щитовидных), образующихся за счет второй и третьей жаберных дуг.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Выделительная система бесхордовых. Органы выделения, выполняющие функцию удаления из организма жидких продуктов обмена, развиваются из мезодермы.

У низших многоклеточных (губки, кишечнополостные) обособленных выделительных органов еще нет и продукты обмена удаляются путем диффузии всей поверхностью тела. У представителей типов плоских и круглых червей появляется специальная экскреторная система, называемая протонефридиальной. Она представляет собой систему канальцев, разветвляющихся по всему телу. Конечные разветвления этих канальцев заканчиваются относительно крупными клетками со жгутом ресничек, входящим в полость канальца.

Конечные продукты обмена веществ, подлежащие удалению, путем диффузии проникают в цитоплазму таких клеток, а затем поступают в выделительные канальцы, где создается ток жидкости благодаря колебанию мерцательного жгутика. Множество мелких канальцев объединяются в более крупные, которые открываются наружу выделительными порами.

С появлением вторичной полости тела (целома) у кольчатых червей возникает другая форма выделительной системы — метанефридии. Они представляют собой систему извитых канальцев, расположенных метамерно таким образом, что каждый сегмент тела содержит два канальца. Один конец канальца открывается во вторичную полость тела нефростомом — воронкой, края которой имеют мерцательные реснички. Другой конец канальца открывается отверстием — нефропорой — на боковой поверхности тела. Выделительную функцию выполняют как нефростом, так и стенки канальца.

У моллюсков и членистоногих вторичная полость редуцируется и нефридии значительно изменяются. У ракообразных и большинства моллюсков они располагаются не метамерно вдоль тела, а образуют компактные органы, напоминающие почки позвоночных. У насекомых нефридии утрачивают выделительные воронки и открываются в полость кишечника. Такие выделительные канальцы называются мальпигиевыми сосудами.

Выделительная система хордовых. Выделительные органы у хордовых построены по типу нефридиев.

Эволюция выделительной системы у хордовых выражается в переходе от нефридий низших хордовых к специальным органам — почкам, состоящим из большого числа выделительных канальцев, соединяющихся с общим выводным протоком, и последовательной смене трех типов почек у позвоночных (табл. 6).

Типы строения почек на различных этапах эволюции животных

Тип строения почки	Типы и классы животных
Протонефридии	Плоские черви, круглые черви
Метанефридии и органы выделения метанефридиального типа	Кольчатые черви, членистоногие, моллюски, бесчерепные
Предпочка	Круглоротые (миксины)
Первичная почка	Круглоротые (миноги), рыбы, земноводные
Вторичная почка	Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие

У ланцетника в области жаберных щелей имеется до 100 пар метамерно расположенных нефридиев, один конец которых открывается во вторую полость тела, а другой — в околожабрную полость. Край целомического отверстия нефридиев имеют множество соленоцитов — клеток с тонкими внутриклеточными канальцами, внутри которых колеблется жгутик. Следовательно, выделительные органы ланцетника имеют характер как прото-, так и метанефридиев.

Органы выделения позвоночных — парные почки, снабженные выводными каналами-мочеточниками. У высших позвоночных во время эмбриогенеза развивается последовательно три типа почек: предпочка, или головная почка (prophros), сменяется первичной, или туловищной (mesonephros), и, наконец, вторичная, или тазовая, почка (metanephros).

Прогрессивное развитие в строении органов выделения прежде всего зависит от строения почечных канальцев. Постепенное усложнение строения почечных канальцев показано на рис. 179.

Наиболее примитивные почечные канальцы, развивающиеся в предпочке, напоминают по своему строению метанефридии кольчатых червей. Почечный каналец такого типа образован извитой трубкой, имеющей обращенную в полость тела мерцательную воронку, а противоположным концом открывающийся в продольный выводной канал. В полости тела около воронки находится наружный сосудистый клубок. В нем осуществляется фильтрация крови.

Усложнение в строении почечного канальца связано с развитием фильтровального аппарата внутри канальца. Капилляры клубочков становятся более извилистыми, а сами клубочки получают название мальпигиевых телец. Они располагаются в особых камерах, образованных стенками канальцев. Эти камеры вместе с заключенными в них мальпигиевыми тельцами называются капсулами Шумлянского, по имени открывшего их русского ученого А. М. Шумлянского (1748—1795).

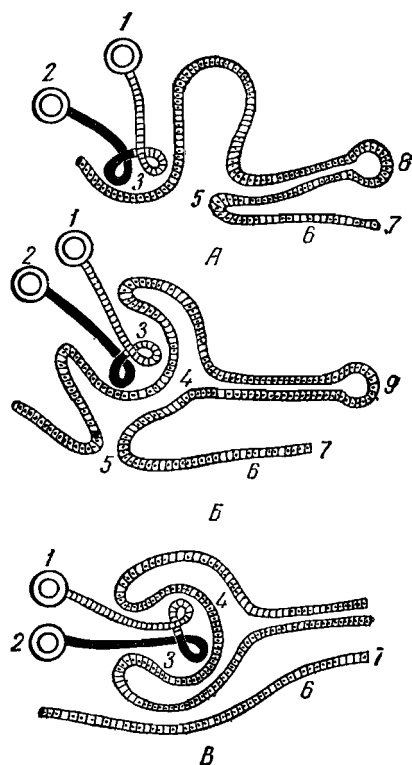


Рис. 179. Схема взаимоотношений почечных канальцев и кровеносных сосудов. Предпочка (А), туловищная (Б) и тазовая (В) почки.

1 — артерия; 2 — вена; 3 — клубочек; 4 — капсула Шумлянского; 5 — нефростом; 6 — целом; 7 — целотелий; 8 — проток предпочки; 9 — проток первичной почки.

Такие каналы характерны для первичной почки. Дальнейшая эволюция связана с исчезновением мерцательной воронки и развитием вместо нее капсулы Шумлянского. Каналы такого типа появляются даже в первичной почке, но более характерны для вторичной.

Четкой грани между строением предпочки, первичной и вторичной почек нет: редукция воронки и усложнение канала происходят постепенно. В развитии органов выделения обращает на себя внимание все более тесное сближение их с кровеносной системой и увеличение поверхности выделения. Предпочка имеет 4—10 канальцев, первичная почка — 100, вторичная — до 1 млн. канальцев.

Предпочка закладывается из отдельных парных зачатков, которые, разрастаясь и сливаясь между собой, образуют предпочечный проток. Из воронок предпочек у большинства позвоночных развиваются воронки яйцеводов.

Первичная почка закладывается позади предпочки. Ее проток расщепляется вдоль на два канала. Один из них вольфов канал, другой — мюллеров канал. Судьба этих каналов в разных классах и у разных полов различна. У самок низших позвоночных вольфов канал превращается в мочеточник, а мюллеров — в яйцевод. У самцов низших позвоночных вольфов канал функционирует одновременно и как мочеточник, и как семяпровод, а мюллеров канал атрофируется.

У высших позвоночных вторичная почка развивается позади первичной; ее каналы открываются в особый выводной проток — мочеточник, отщепляющийся от заднего отдела вольфова канала. Сам же вольфов канал сохраняется только у самцов, где он преобразуется в семяпровод. Мюллеров канал, как и у низших позвоночных, сохраняется только у самок и выполняет функцию яйцевода.

Трем этапам в эмбриональном развитии почек у позвоночных (предпочка, первичная и вторичная почки) соответствует и филогенетическая смена почек у разных классов позвоночных (табл. VII на вклейке).

У наиболее примитивных позвоночных — круглоротых — во взрослом состоянии функционирует первичная почка, но у некоторых миксин сохраняются элементы предпочки — воронки выделительных канальцев открываются в околосоердечную полость.

У взрослых рыб и амфибий органом выделения является исключительно первичная почка. У личинок рыб и амфибий хорошо развиты предпочки.

У рептилий, птиц и млекопитающих во взрослом состоянии функционируют только вторичные почки, представляющие собой компактные или дольчатые органы, расположенные около позвоночного столба. У клоачных и сумчатых млекопитающих до наступления половой зрелости функционирует и первичная почка.

Мочеточники у большинства позвоночных образуют в задней части расширение — мочевой пузырь. Только у птиц он отсутствует.

Протоки выделительной системы у амфибий, рептилий и птиц открываются в клоаку. Для млекопитающих характерно продолжение мочевого пузыря в мочеиспускательный канал, открывающийся самостоятельным отверстием.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Сосудистая система бесхордовых. Обмен веществ в тканях животных возможен при непрерывной доставке питательных веществ и кислорода, а также удалении продуктов распада и углекислоты. Процесс перемещения этих веществ внутри организма осуществляется различными путями. У низших беспозвоночных — губок, кишечнополостных, плоских червей — доставка питательных веществ и кислорода от места их восприятия до частей тела происходит путем диффузных токов

в тканевых жидкостях. Этот процесс облегчается наличием многочисленных разветвлений кишечных полостей у этих организмов. У многих видов беспозвоночных движение тканевой жидкости может происходить в разнообразных направлениях, но у некоторых в тканях появляются определенные пути, по которым преимущественно идет циркуляция. Так возникают примитивные сосуды. Дальнейшая эволюция связана с развитием в стенках сосудов мышечной ткани, благодаря чему они приобретают возможность сокращаться, а также с превращением заполняющей их жидкости в особую ткань — кровь. В жидкой части крови плавают различного вида кровяные клетки.

Доставка кислорода к тканям осуществляется за счет особых веществ, либо находящихся в жидкой части крови, либо сосредоточенных в кровяных клетках. Эти вещества способны вступать в неустойчивую связь с кислородом.

Кровеносная система называется замкнутой, если кровь циркулирует только по сосудам, и незамкнутой, если сосуды местами переходят в щелевидные пространства (лакуны, синусы).

Хорошо развитая замкнутая система имеется у кольчатых червей. Она представляет собой как бы схему строения кровеносной системы ряда хордовых. Имеются два главных продольных сосуда — брюшной и спинной, связанные между собой несколькими кольцевыми сосудами, идущими вокруг кишечника. От этих главных стволов отходят мелкие сосуды к стенкам тела, а также к жабрам (если они имеются). Движение крови происходит в определенном направлении — по спинному вперед к головному концу, и по брюшному — назад благодаря пульсации спинного и кольцевых сосудов.

У членистоногих кровеносная система не замкнута. Пульсирующий спинной сосуд разделен на отдельные камеры — сердца, между которыми имеются клапаны. При последовательном сокращении сердец кровь поступает в артерии, откуда изливается в щелевидные пространства между органами и медленно стекает в околосердечную полость. В сердце кровь вновь всасывается через парные отверстия, снабженные клапанами.

У насекомых схема кровообращения та же, но кровь не выполняет дыхательной функции, обычно бесцветна и поэтому называется гемолимфой.

У моллюсков кровеносная система тоже незамкнутая, но имеются и артериальные, и венозные сосуды. Сердце состоит из нескольких предсердий, куда впадают вены, и одного более сильно развитого желудочка, от которого отходят артерии.

Сосудистая система хордовых (табл. VIII на вклейке). У хордовых животных схема расположения сосудов очень похожа на сосудистую систему кольчатых червей.

Эволюция кровеносной системы хордовых выражается в обособлении специального мышечного сосуда — сердца: у низших форм двухкамерного, а по мере усложнения организации животных — трех- и четырехкамерного; в дальнейшем развитии система сосудов дифференцируется на собственно кровеносные и лимфатические. У наземных форм в связи с приобретением легочного дыхания развивается второй круг кровообращения, и сердце получает, кроме венозной, артериальную кровь. Дальнейшая эволюция идет по пути развития приспособлений для разграничения венозного и артериального токов крови как в самом сердце, так и в сосудах.

На низшем этапе развития кровеносной системы сердце отсутствует, и его функцию выполняют крупные сосуды. Так, у ланцетника (подтип бесчерепные) в замкнутой кровеносной системе функцию сердца выполняет брюшной кровеносный сосуд — брюшная аорта. По ней венозная кровь течет вперед и поступает в жаберные сосуды. Здесь она обогащается кислородом, переходит в наджаберные сосуды, а из них в сонные ар-

терии, идущие к передней части тела и в спинную аорту, несущую кровь назад, ко всем органам тела. Венозная кровь из передней части тела собирается в парные передние кардинальные вены, а из задней — в задние кардинальные вены. Передние и задние кардинальные вены сливаются в парные кювьеровы протоки, по которым кровь поступает в брюшную аорту. От кишечника венозная кровь поступает в подкишечную вену, которая подходит к печени и распадается на капилляры. Из печени кровь идет по печеночной вене в брюшную аорту, куда поступает кровь и из кювьеровых протоков.

Усложнение кровеносной системы у водных позвоночных выражено в появлении сердца, которое имеет лишь одно предсердие и один желудочек. В сердце бывает только венозная кровь; круг кровообращения один, в котором артериальная и венозная кровь не смешивается. Круговорот крови по телу сходен с кровеносной системой ланцетника. От сердца венозная кровь направляется к жабрам. Окисленная, уже артериальная, кровь артериями разносится по всему телу и по венам возвращается к сердцу.

Дальнейшее усложнение кровеносной системы наблюдается у наземных позвоночных, что связано с выключением жаберного и приобретением легочного дыхания. Сердце получает не только венозную, но и артериальную кровь. Для разделения этих двух токов в камерах сердца появляются перегородки. Сердце становится сначала трех-, а затем четырехкамерным.

Высшие наземные позвоночные (птицы и млекопитающие) имеют сердце, разделенное на четыре камеры: два предсердия и два желудочка. Артериальная и венозная кровь также не смешивается, но это достигается существованием двух кругов кровообращения: большого и малого.

Большой круг кровообращения начинается от левого желудочка, из которого артериальная кровь по артериям разносится по телу, а затем по капиллярам переходит в вены и приносится в правое предсердие.

Малый круг кровообращения начинается от правого желудочка. Венозная кровь из него по легочным артериям попадает в легкие, а окисленная, артериальная, кровь по легочным венам поступает в левое предсердие.

Промежуточную ступень в развитии системы кровообращения от низших позвоночных к высшим занимает кровеносная система земноводных и пресмыкающихся. В ней уже два круга кровообращения, но они еще не полностью обособлены, поэтому происходит смешение артериальной и венозной крови.

У эмбрионов позвоночных впереди от сердца закладывается непарная брюшная аорта, от которой отходят артериальные дуги. Они гомологичны артериальным дугам в кровеносной системе ланцетника. Но у позвоночных число артериальных дуг небольшое и равняется числу висцеральных дуг. Так, у круглоротых их образуется от 5 до 15 пар, у рыб — 6—7 пар, у наземных позвоночных — 6 пар.

Первые две пары дуг у всех позвоночных испытывают редукцию. Лишь у рыб они могут давать незначительные артерии. Следующие пары артериальных дуг у рыб разделяются на приносящие и выносящие жаберные артерии, а у наземных позвоночных подвергаются сильному преобразованию. Из третьей пары дуг образуются сонные артерии. Четвертая пара достигает значительного развития. Из нее развиваются собственно дуги аорты. У амфибий и рептилий дуги аорты развиты симметрично.

У птиц левая дуга атрофируется и сохраняется только правая. У млекопитающих редукции подвергается правая и сохраняется лишь левая дуга. Пятая пара дуг у всех позвоночных атрофируется. Только у хвостатых амфибий от нее сохраняется незначительный проток. Шестая дуга теряет связь со спинной аортой, от нее берут начало легочные артерии.

Сосуд, связывающий во время зародышевого развития легочную артерию со спинной аортой, называется боталловым протоком. Во взрослом состоянии он сохраняется у хвостатых амфибий и некоторых рептилий. Как результат нарушений нормального развития этот проток может сохраняться также у других позвоночных и человека.

В связи с кровеносной системой находится незамкнутая лимфатическая система. Лимфа выполняет существенную функцию в обмене веществ, являясь посредником между кровью и тканями. Кроме того, лимфа богата лейкоцитами (фагоцитами), играющими важную роль в явлениях иммунитета.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Нервная система бесхордовых. Нервная система всех животных имеет эктодермальное происхождение. Функция ее заключается в восприятии и передаче раздражений. Простейший тип строения нервной системы представляет собой сеть нервных клеток, распределенных по всему телу и связанных между собой тонкими отростками. Такой тип строения нервной системы, связывающий части организма в одно целое, имеется у типа кишечнополостных. Помимо этой диффузной системы, у медуз и полипов уже появляются скопления воспринимающих внешние раздражения клеток, расположенных в определенных местах тела (около рта, по краям зонтика медузы). Эти клетки являются предшественниками органов чувств.

Дальнейшая эволюция идет по пути концентрации нервных клеток в определенных местах тела — образования нервных узлов. Такие узлы или нервные центры в первую очередь возникают в тех частях тела, где находятся воспринимающие клетки. У организмов с билатеральной симметрией это происходит на переднем конце тела, а у организмов с радиальной симметрией формируется и радиальный тип нервной системы.

У плоских червей образуются парные головные узлы, от которых отходят вперед нервные волокна к органам чувств и более мощные парные нервные стволы, идущие вдоль тела.

У круглых червей головные нервные узлы с брюшной и спинной сторон сливаются, образуя окологлоточное нервное кольцо.

Дальнейшее усложнение нервной системы у кольчатых червей приводит к образованию нервной цепочки. В каждом членике тела формируются самостоятельные парные нервные узлы.

Все они соединяются между собой как продольными, так и поперечными тяжами. В результате нервная система приобретает строение, напоминающее лестницу. Часто обе цепочки сближаются между собой, соединяясь по средней линии тела в непарную брюшную нервную цепочку.

У членистоногих имеется такой же тип нервной системы. С дальнейшим развитием органов чувств, конечностей и уменьшением числа сегментов тела у них происходит все большая концентрация нервных клеток. Надглоточный узел образует большую нервную массу, в которой происходит обособление отдельных нервных центров. Количество узлов нервной цепочки уменьшается, а размеры их увеличиваются. У большинства представителей типа моллюсков нервная система более примитивна и состоит из нескольких нервных узлов, находящихся в разных частях тела и соединенных тяжами. Только у головоногих вокруг глотки образуются большие скопления нервной ткани.

Нервная система хордовых. Простейшим типом нервной системы у хордовых является нервная трубка, которая в процессе эволюции дифференцируется на головной и спинной мозг. Так, у низших хордовых животных центральная нервная система имеет вид трубки с полостью внутри (невроцель). Помимо этой мозговой трубки, имеется еще перифери-

ческая нервная система в виде отходящих нервов. У ланцетника (подтип бесчерепных) над хордой расположена нервная трубка, которая в головном отделе образует небольшое расширение — зачаток головного мозга. Расширенная в этом месте центральная полость трубки (невроцель) носит название желудочка.

У всех позвоночных в онтогенезе на переднем конце нервной трубки образуются три вздутия — передний, средний и задний мозговые пузыри. В дальнейшем передний мозговой пузырь делится на два отдела, из которых образуются передний отдел головного мозга и промежуточный мозг. Из среднего мозгового пузыря формируется средний мозг. Задний мозговой пузырь также делится на два отдела, из которых передний развивается в мозжечок, а задний — в продолговатый мозг, переходящий в спинной.

У всех классов позвоночных головной мозг состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего, мозжечка и продолговатого. Но в различных классах степень развития этих отделов мозга неодинакова (см. табл. VI Б на вклейке).

У круглоротых центральная нервная система уже состоит из головного и спинного мозга. В головном мозге, как и у всех позвоночных, пять отделов: 1) очень маленькие полушария переднего мозга с крупными обонятельными долями; 2) промежуточный мозг; 3) средний мозг; 4) очень слабо развитый мозжечок; 5) продолговатый мозг. Все пять отделов головного мозга расположены друг за другом в одной горизонтальной плоскости. Невроцель в каждом отделе образует расширение — желудочки. Продолговатый мозг непосредственно переходит в спинной с центральным каналом внутри. От него отходят спинномозговые нервы, которые начинаются двумя корешками — спинным и брюшным.

Головной мозг рыб значительно более дифференцирован по сравнению с мозгом круглоротых. Полушария развиты значительно лучше, особенно у двоякодышащих рыб. С нижней стороны промежуточного мозга находится мозговая железа — гипофиз.

В области среднего мозга образуется изгиб, характерный для всех вышестоящих позвоночных. Хорошо выражены зрительные доли среднего мозга. Размеры мозжечка, представляющего собой центр координации движений, варьируют в зависимости от активности движения данного вида рыбы. Из головного мозга выходят 10 пар черепномозговых нервов.

Нервная система амфибий близка по своему строению к нервной системе двоякодышащих рыб, но отличается от нее значительным развитием и полным разделением парных вытянутых полушарий, а также слабым развитием мозжечка, что обусловлено сравнительно малой подвижностью амфибий и большим однообразием их движений. У низших амфибий, как и у рыб, все отделы мозга расположены в одной плоскости. Особое внимание обращает на себя развитие коры полушарий переднего мозга, образующей первичный мозговой свод — архипаллиум.

От головного мозга отходят, как и у рыб, 10 пар черепномозговых нервов. Хорошо развита симпатическая нервная система, иннервирующая внутренние органы.

Головной мозг рептилий отличается прогрессивным развитием всех отделов мозга, что связано с их более активным образом жизни. По сравнению с мозгом земноводных у рептилий более развиты полушария и мозговой свод, обособлены теменные доли. На поверхности полушарий впервые в процессе эволюции появляется кора, образующая два островка на латеральной и медиальной сторонах каждого полушария. В связи с большим объемом движений увеличен размер мозжечка. Продолговатый мозг образует резкий изгиб, характерный для всех амниот. Теменной орган функционирует у некоторых рептилий, как глаз. Появляется впервые кора. Из головного мозга выходят все 12 пар нервов.

Головной мозг птиц имеет относительно большие полушария и зрительные доли, хорошо развитый мозжечок и очень маленькие обонятельные доли.

В головном мозге млекопитающих особенно развиты полушария, достигающие настолько больших размеров, что они покрывают средний мозг и мозжечок. Особого развития достигает также кора головного мозга, площадь которой увеличивается за счет образования извилин и борозд. Появляется вторичный мозговой свод — неопаллиум. Сильно прогрессирует и мозжечок.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ОБЗОР РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ

Органы размножения бесхордовых. Органы размножения у всех животных формируются в мезодерме, хотя первичные половые клетки обособливаются в онтогенезе значительно раньше, чем образуется третий зародышевый листок. Дифференцировка клеток на половые и соматические и в процессе филогенеза была наиболее ранней.

У низших многоклеточных (губки, большинство кишечнополостных) еще не имеется ни половых органов, ни выводных протоков для выделения половых клеток наружу.

Половые клетки (сперматозоиды и яйцеклетки) созревают среди экто- или энтодермальных клеток и через разрывы стенок тела выходят наружу. Характерно, что и мужские, и женские половые клетки образуются в одном организме, только созревание их обычно происходит в разное время.

У плоских червей гермафродитный тип строения половой системы сохраняется, но в связи с общим усложнением строения тела для выведения половых продуктов из организма формируется сложная система протоков: семяпроводы, семяизвергательные каналы для мужских половых клеток и яйцеводы, матка, влагалище — для женских. Формирование половых клеток происходит в трубчатых или гроздьевидных железах — семенниках и яичниках. Половые органы многих видов плоских червей достигают значительного размера в связи с паразитическим образом жизни.

У круглых червей и членистоногих половые железы и их протоки тоже имеют трубчатое строение, но эти организмы раздельнополые. С усложнением строения половой системы происходит развитие приспособлений для внутреннего оплодотворения — копулятивного аппарата.

В связи с появлением сложных личиночных стадий развития у червей, членистоногих и моллюсков женские половые клетки снабжаются большим количеством питательных веществ и защитных оболочек. Для формирования их в выводных протоках женской половой системы возникают различные добавочные железы (желточники и др.)

Интересно, что еще у кольчатых червей половые клетки выделяются во вторичную полость тела, а оттуда выводятся наружу через систему канальцев, связанных с нефридиями. Таким образом, выводные протоки половых желез и каналы выделительной системы у этих червей тесно связаны. Аналогичное явление наблюдается среди классов позвоночных.

Органы размножения хордовых. Среди хордовых только представители подтипа оболочников гермафродиты, остальные — раздельнополые.

В процессе эволюции репродуктивная система у хордовых изменялась от сходных по строению женских и мужских желез к специализации их и возникновению связи с различными для каждого пола частями выделительной системы, которые становились половыми протоками; от осеменения наружного (у водных животных) к внутреннему и связанным с ним приспособлениям у особей обоих полов. У низших хордовых мужские и

женские железы по строению сходны, а половой диморфизм у самих организмов не выражен.

У ланцетника (самцов и самок) половые железы имеют вид пузырьков, которые в количестве 26 пар метамерно залегают в стенках околожаберной полости. В этих железах нет половых протоков, а созревшие половые клетки через разрывы стенок попадают в околожаберную полость, откуда с током воды выходят наружу через агриопор.

У круглоротых (подтип позвоночные) половая железа непарная и имеет вид длинной ленты. Семенник и яичник состоят из округлых клеточных скоплений — фолликулов. Половые железы, как и у ланцетника, не имеют выводных протоков и зрелые половые клетки вначале попадают в полость тела, а затем выводятся через половые отверстия. Интересно, что у миног наблюдаются еще следы гермафродитизма — у самок задняя часть яичника представляет собой рудиментарный семенник, а у самцов передняя часть семенника — рудиментарный яичник.

У представителей класса рыб половые органы очень разнообразны. Яичник (обычно непарный) сохраняет фолликулярный тип строения, а в семенниках (чаще парных) появляются семявыводящие каналы. У рыб выводные протоки половых желез уже тесно связаны с выделительными каналами почек. У самок хрящевых и двоякодышащих рыб мюллеровы каналы видоизменяются в яйцеводы, а вольфовы — функционируют как мочеточник. У самцов этих рыб мюллеровы каналы редуцированы, а вольфовы служат и семяпроводами, и мочеточниками. У всех остальных видов рыб половыми протоками и у самцов, и у самок служит особый, обособленный канал; вольфов канал у обоих полов выполняет функцию мочеточника, а мюллеров — редуцируется.

У многих рыб половые железы сильно разрастаются в связи с приспособлением к откладыванию огромного количества икринок. У большинства рыб оплодотворение наружное, но у немногих живородящих рыб есть и внутреннее.

У амфибий парные половые органы состоят из бобовидных семенников у самцов и пигментированных зернистых яичников у самок. Соотношение половых и выделительных каналов у них такое же, как и у двоякодышащих рыб. От семенников отходят выносящие протоки, проникающие в передний отдел почки. Здесь они соединяются с мочевыми канальцами и открываются в мочеточник (вольфов канал), функционирующий и как семяпровод, впадающий в клоаку. У самок яйца из яичников вырастают в полость тела, откуда через извилистые яйцеводы (мюллеровы каналы) выводятся наружу через клоаку.

У хвостатых амфибий оплодотворение внутреннее, а у бесхвостых — наружное.

У всех высших позвоночных (амниот) оплодотворение внутреннее.

У рептилий и птиц половые железы закладываются как парные органы, но затем развиваются неравномерно. У многих рептилий левый яичник развит слабее правого. У птиц, наоборот, развивается только левый яичник с очень крупным яйцеводом.

Яйцевод у птиц дифференцирован на отделы: передняя часть его выделяет белковые вещества, а задняя — вещества, из которых формируются скорлупа яиц.

У однопроходных млекопитающих половая система напоминает такую рептилий (наличие клоаки, откладывание яиц).

У других представителей млекопитающих происходит дальнейшее усложнение половой системы, связанное прежде всего с развитием приспособления для развития детенышей в матке и питания их за счет организма матери через плаценту.

В результате расширения задней части яйцеводов и сращения их в один непарный орган образуется матка. Противоположные концы яйцеводов открываются воронками в брюшную полость рядом с яичниками.

У самцов некоторых видов млекопитающих семенники находятся в брюшной полости, но у большинства видов они выходят наружу и лежат в мошонке. Появляется также сложная система придаточных желез (семенные пузырьки, предстательная железа) и копулятивных органов.

РОДОСЛОВНОЕ ДРЕВО ЖИВОТНОГО МИРА

ФИЛОГЕНИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП БЕСХОРДОВЫХ

Филогенетическое древо представлено на рис. 180.

По мнению современных исследователей (А. П. Маркевич, 1954), наибольшее сходство с первичными одноклеточными, появившимися на Земле, имеют саркодовые. Согласно этим авторам, древние амебоподобные организмы явились родоначальниками современных саркодовых и жгутиковых. По другой гипотезе самыми древними простейшими признаются жгутиковые, имеющие сходство с низшими из растений. По-видимому, современные жгутиковые и саркодовые произошли от общего предка; на генетические связи их указывает способность некоторых жгутиковых образовывать псевдоподии, а саркодовых — жгутики. От саркодовых и жгутиковых независимо друг от друга произошли различные отряды споровиков. Строение инфузорий указывает на их родственные связи со жгутиковыми.

Колониальные одноклеточные явились предками многоклеточных. От колониальных жгутиковых произошел гипотетический свободноплавающий организм — паренхимелла, давшая начало радиально-симметричным животным. Предки губок вели прикрепленный образ жизни, что ограничило их дальнейшую эволюцию и даже упростило строение.

Предки кишечнополостных долго вели свободноплавающий образ жизни, поэтому организация их значительно продвинулась по пути прогресса. Переход к сидячему образу жизни обусловил развитие радиальной симметрии тела.

Все остальные многоклеточные (первичноротые и вторичноротые) приобрели двустороннюю симметрию.

Среди *первичноротых* самые примитивные — отряд бескишечных ресничных червей. Они являются потомками паренхимеллы. От бескишечных (Acoela) произошли остальные отряды ресничных червей, которые дали начало паразитическим плоским червям (сосальщикам и ленточным). Однако возможно, что ленточные произошли и непосредственно от бескишечных турбеллярий. Круглые (первичнополостные) черви произошли, вероятно, от ресничных червей.

Кольчатые черви — наиболее высокоразвитые из червей — берут свое начало, по-видимому, от древних кишечнополостных.

Моллюски имеют большое сходство в развитии яиц с кольчецами, личинка у примитивных моллюсков — та же трохофора. Это дает основание считать, что предками моллюсков были малосегментированные с несовершенной метамерией первичные кольчатые черви.

Самый богатый формами тип членистоногих настолько сходен по строению с кольчатыми червями, что есть все основания признать их филогенетическое родство. Некоторые зоологи даже объединяют их в один тип — членистых. Переход от кольчатых червей сопровождался значительным повышением организации. Тип членистоногих в процессе филогенеза давно распался на несколько подтипов, которые, однако, произошли от каких-то общих предков — примитивных первичных членистоногих. Некоторые из них обнаружены в ископаемом состоянии. Один из древних вымерших подтипов членистоногих — трилобиты. Трилобиты имели ряд примитивных признаков: сегментация тела и конечностей у них была еще в значительной мере гомономной; у наиболее примитивных трилобитов

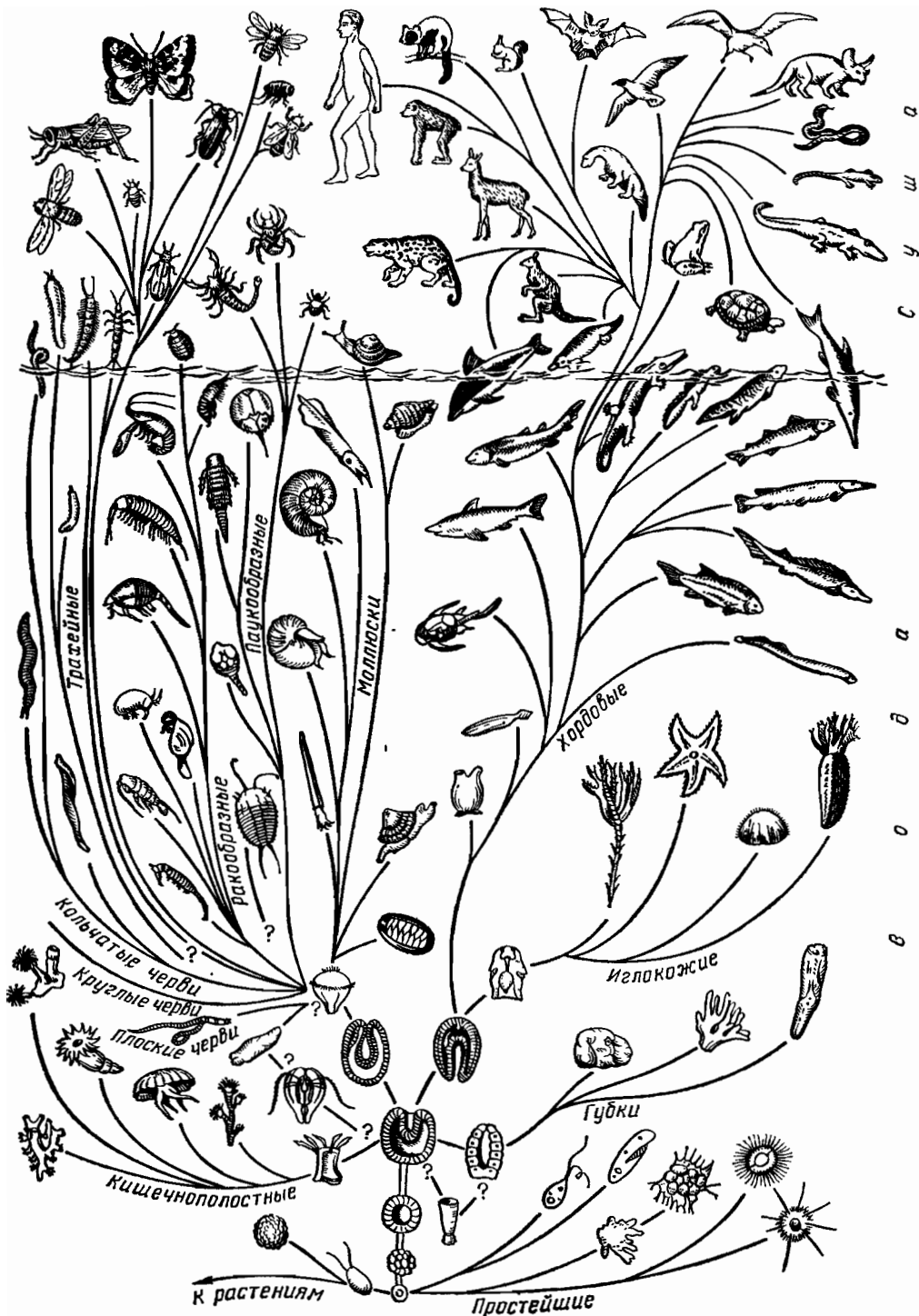


Рис. 180. Филогения органического мира.

тело состояло из двух отделов: головы и туловища; конечности трилобитов двуветвистые, что сближает их как с полихетами, так и с ракообразными. В трилобитах можно видеть промежуточное звено между коль-

чатыми червями и древнейшими предками членистоногих. По-видимому, трилобиты ближе всего к предкам ракообразных. С трилобитами в филогенетическом родстве находится также вымершая группа членистоногих — ракоскорпионы. Найдены ископаемые переходные формы между ракоскорпионами и древними паукообразными, в частности скорпионами. В строении скорпионов обнаруживаются общие черты с другими паукообразными. Наиболее высокой организации и разнообразия форм достигли насекомые, приспособившиеся к полету. Но и в их строении сохраняется много общего с аннелидами, а первичнотрахеальные прямо указывают на родственные связи между насекомыми и кольчецами.

Вторичноротыми являются иглокожие, погонофоры и хордовые. Предками этих групп организмов были, по-видимому, билатеральносимметричные подвижные животные, близкие к гребневикам. Предки иглокожих, родственные предкам хордовых, обладали билатеральной симметрией, но переход к прикрепленному или малоподвижному образу жизни повлек утрату этой симметрии и частичный переход к радиальной симметрии.

От древних вторичноротых еще раньше отделилась ветвь к погонофорам. Своеобразные условия жизни стали причиной упрощения их организации. Наоборот, значительно более активный образ жизни предков хордовых способствовал прогрессивному развитию представителей этого типа.

ФИЛОГЕНИЯ ХОРДОВЫХ

Предками хордовых считаются гипотетические первичнохордовые, близкие к полухордовым (баляноглоссу). От них произошли оболочники, бесчерепные и предки позвоночных.

Позвоночные развились в пресных проточных водах. Сопrotивление течению обусловило появление на месте хорды более плотного скелета — позвоночника, а также конечностей и черепа. К примитивным предкам позвоночных наиболее близки круглоротые, представляющие собой боковую ветвь основного ствола эволюции хордовых. Прогрессивное развитие предков позвоночных, которых можно назвать *Protovertebrata*, привело к активному захватыванию пищи. В результате этого произошло преобразование жаберных дуг в части челюстного и подъязычного аппаратов. Первыми челюстными были рыбы. Среди них древнейшую группу составляли панцирные рыбы, имевшие хрящевой скелет. Уже в девонском периоде появились все современные подклассы рыб. Из них наиболее древними следует признать акул и скатов. Костные рыбы — более молодая ветвь. От древних костных рыб произошли кистеперые, двоякодышащие и современные костистые рыбы.

Появившиеся среди костных кистеперые рыбы представляют для филогении наибольший интерес. От них произошли древнейшие земноводные — стегоцефалы, существовавшие в каменноугольном, пермском и триасовом периодах, давшие начало современным хвостатым, бесхвостым и безногим амфибиям. Эти древнейшие земноводные, судя по костям черепа, были чрезвычайно сходны с древними кистеперыми рыбами. Характерные признаки их — панцирь из кожных костей на голове, боках и животе, спиральный клапан кишечника, отсутствие тел позвонков, слабо развитые короткие конечности.

Современные амфибии приспособились к наземным условиям жизни. От рыб они отличаются наличием пятипалых конечностей, легких и связанных с ними особенностями кровеносной системы. С рыбами их объединяет развитие личинки (головастика) в водной среде, наличие у личинок жаберных щелей, наружных жабр, боковой линии, артериального конуса и отсутствие зародышевых оболочек во время эмбрионального развития.

Древнейшие рептилии также происходят от стегоцефалов, а именно от лабиринтозубых стегоцефалов. Появление пресмыкающихся связано с новым прогрессивным этапом развития позвоночных. У них появились такие приспособления к наземному образу жизни, которые сделали пресмыкающихся первыми настоящими наземными позвоночными. Одной из ветвей древнейших рептилий явились котилозавры. Они — предки современных пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Птицы — потомки древних пресмыкающихся псевдозухий, произошедших от котилозавров. Псевдозухии передвигались на задних ногах, некоторые из них обитали на деревьях и могли планировать в воздухе.

Млекопитающие произошли от древних примитивных рептилий. Исходной группой служили зверозубые ящеры (Theriodontia). Боковой ветвью были однопроходные. Предками сумчатых и планентарных стала вымершая группа Trituberculata. Древнейшим отрядом плацентарных являются насекомоядные. От примитивных насекомоядных произошли грызуны, рукокрылые и древние хищные, а от последних — современные хищные, ластоногие, китообразные и примитивные копытные. Приматы связаны в своем происхождении с древними насекомоядными, обитавшими на деревьях. Прогрессивная эволюция привела к появлению человека.

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ЛЕТОПИСЬ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ

Развитие органического мира тесно связано с историей Земли. В истории Земли установлено пять эр, каждая из них подразделяется на периоды, которые в свою очередь делятся на эпохи. Для каждого геологического стратиграфического времени характерны свои ископаемые организмы, по которым можно определить этот отрезок времени. Такие ископаемые получили название руководящих форм. В последнее время используется метод, который дает возможность достаточно точно определить возраст геологических отложений Земли. Для этого в горных породах определяют соотношение стабильных и радиоактивных изотопов. Легкий уран (U^{235}), распадаясь с постоянной скоростью, образует легкий свинец (Pb^{206}), тяжелый уран (U^{238}) — средний свинец (Pb^{207}). Радиоактивный углерод (C^{14}) образует азот и т. д. Скорость распада урана равна 1426 млн. лет, тяжелого урана — 9 млрд. лет, радиоактивного углерода — 11 200 лет и т. д. Относительное количество названных элементов, как и других стабильных и радиоактивных изотопов, позволяет определить возраст породы.

Геохронология органического мира рисуется следующим образом.

В архейскую эру (древность 3600—1600 млн. лет), по-видимому, зародилась жизнь, но ископаемых остатков ее не сохранилось.

В протерозойскую эру (древность 1600—600 млн. лет) эволюция организмов достигла клеточного уровня (бактерии и синезеленые водоросли, водоросли, простейшие). Появились организмы, способные к фотосинтезу. Таким образом произошла дивергенция в развитии органического мира на автотрофные (растения) и гетеротрофные (животные) организмы. Появились первые многоклеточные организмы, развитие которых привело уже к появлению губок, кишечнополостных, моллюсков, низших членистоногих, иглокожих, низших хордовых.

В палеозойскую эру (древность 600—500 млн. лет) шло дальнейшее усложнение организации беспозвоночных. В силурийском периоде этой эры (425—405 млн. лет) началось заселение суши растениями и животными. Первыми были псилофиты и членистоногие. Эволюция хордовых привела к появлению бесчелюстных панцирных рыб.

Девонский период (405—345 млн. лет) характеризуется «завоеванием суши». Возникают леса из папоротникообразных растений. Появляются насекомые и земноводные.

В каменноугольный период (345—280 млн. лет) появляются голосеменные растения, бесхвостые амфибии и первые пресмыкающиеся.

В пермский период (280—230 млн. лет) возникают хвойные растения и звероподобные пресмыкающиеся.

Мезозойская эра (древность 230—63 млн. лет) — время пресмыкающихся. В триасовом периоде (230—181 млн. лет) развиваются первые яйцекладущие млекопитающие. В юрский период появляются покрытосеменные растения, пернатые (археоптерикс и архюрнис). В меловой период (135—63 млн. лет) получают массовое распространение покрытосеменные. Это связывают с появлением большого числа насекомых (опылителей) и птиц — распространителей плодов и семян.

Кайнозойская эра (древность 63 млн. лет) — время млекопитающих. Третичный период (63—1 млн. лет) характеризуется расцветом цветковых растений и млекопитающих, богатством насекомых, костистых рыб и птиц. Появляются ближайшие предки человека.

Четвертичный период начался около 1 млн. лет назад и характеризуется становлением человека.

Глава XXII. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА (АНТРОПОГЕНЕЗ)

ИДЕОЛОГИЧЕСКАЯ БОРЬБА ВОКРУГ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА

Происхождение человека всегда занимало умы мыслителей. Решение этой кардинальной проблемы естествознания имеет принципиальное, мировоззренческое значение. Вокруг вопроса о становление человека издавна шла острая идеологическая борьба. Идеализм, считая, что человеку свойственна некая нематериальная субстанция, отделимая от тела, с которой связано человеческое сознание, коренным образом отделяет человека от всего органического мира, приписывает человеку сверхъестественное происхождение. Не трудно видеть, что эти представления смыкаются с мистикой и религией и являются антинаучными.

Материализм всегда защищал ту точку зрения, что человек имеет естественное происхождение, вышел из природы и тесно связан со всем живым миром. Однако материалисты-метафизики, не признавая развития материи, появления в ней новых, качественно особых, форм, не видели возникшей вместе с появлением человека новой формы существования материи, коренных отличий человека от животных, а человеческого общества от сообществ животных и растений.

Единственно верное, последовательно материалистическое решение вопроса дает диалектический материализм. Человек — продукт развития природы, имеет животное происхождение, поэтому структура и основные физиологические и биохимические процессы во многом те же, что и у животных. Но в становлении человека существенную роль сыграл общественный труд, т. е. уже не биологический, а социальный фактор. Многие особенности в строении человеческого тела связаны с приспособлением к трудовым процессам. Следовательно, социальный фактор наложил отпечаток и на биологические особенности человеческого организма. Человек не может существовать вне человеческого общества, а в обществе действуют не биологические, а социальные законы. У человека биологические закономерности подчинены более высокой форме существования материи — социальной.

Свою точку зрения на сущность человека и его происхождение диалектическому материализму постоянно приходилось отстаивать в борьбе с идеализмом и метафизикой.

ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА

Прогрессивное развитие жизни на Земле завершилось появлением человека. Человеческий организм совмещает в себе как черты своих предков — животных, так и новые качественные особенности, отличающие его от животных.

В родстве человека с животными убеждает строение человеческого тела. Даже Карл Линней, сторонник божественного происхождения человека, в «Системе природы» (десятое издание 1758 г.) отнес его к классу млекопитающих, отряду приматов, куда он включил также обезьян, лемуру и некоторых других животных.

Человек несет в себе все типичные черты хордовых животных: тело его билатерально-симметрично, в зародышевом развитии имеются хорда и жаберные щели, нервная система приобретает форму трубки, расположенной на спинной стороне, сердце находится на брюшной стороне.

Точно так же человеку свойственны все черты, типичные для млекопитающих: живорождение и вскармливание детей молоком, вырабатываемым специальными железами. Человек обладает волосатым покровом, хотя и редуцированным на значительной части тела. Обилие в коже потовых желез, которые обеспечивают регуляцию тепла в организме, также характерный признак млекопитающих.

Как и у всех млекопитающих, полость тела человека разделена диафрагмой на грудной и брюшной отделы; зрелые эритроциты лишены ядер; зубы имеют две смены (молочные и постоянные) и делятся на три группы. У человека нет ни одной кости, которой не было бы у млекопитающих. В скелете человека 7 шейных позвонков, 2 мышелка затылочной кости для сочленения с позвоночником, 3 слуховые косточки — свойственные всем млекопитающим. Четырехкамерное сердце, одна (левая) дуга аорты — также черты, характерные для млекопитающих.

На VI месяце зародышевого развития человеческий эмбрион одет густыми волосами, длительное время у него остается выраженный копчиковый отдел позвоночника. У зародыша закладывается не одна, а несколько пар сосков.

Иногда в результате нарушения нормального зародышевого развития эти признаки могут сохранились и в послезародышевой жизни. Эти атавистические признаки являются доказательством родства человека с животными.

У человека во взрослом состоянии немало органов, наличие которых можно понять, лишь учитывая его животное происхождение. К числу таких рудиментарных органов относятся мышцы, приводящие в движение ушную раковину, червеобразный отросток слепой кишки, полулунная складка (третье веко) глаза и многие другие.

Наибольшее сходство человек обнаруживает с человекообразными обезьянами. У них, так же как у человека, концы пальцев с тыльной стороны одеты ногтями, а с ладонной стороны покрыты папиллярными линиями и узором; I палец может противопоставляться всем остальным. На близость крови человека и человекообразных обезьян указывают реакции преципитации. Эти обезьяны имеют такие же группы крови, как и человек. У обезьян встречаются те же паразиты, что и у человека, например одинаковые виды вшей, человеческая аскарида и др. Обезьяны заражаются болезнями, свойственными исключительно человеку. Эта особенность, по предложению И. И. Мечникова, широко используется для изучения на обезьянах клиники и терапии таких исключительно «человеческих» болезней, которыми не удастся заразить других животных, например брюшной тиф, сифилис и некоторые другие. У самок человекообразных обезьян имеются менструальные циклы; продолжительность беременности у шимпанзе и гориллы около 9 месяцев, вскармливание детенышей длится около года. Сложное поведение обезьян имеет сходство с поведением человека, обезьяны обладают богатой мимикой, могут плакать, смеяться, выражать радость, горе и т. д.

ОТЛИЧИЯ ЧЕЛОВЕКА ОТ ЖИВОТНЫХ

Человек — социальное существо, производящее орудия труда, использующее их для воздействия на природу, обладающее высокоразвитым мозгом, сознанием, членораздельной речью и рядом анатомических особенностей, связанных с трудовой деятельностью, свойственных только человеку.

Прямохождение, без которого невозможен был бы переход к трудовой деятельности, вызвало характерные изгибы позвоночника (лордозы и кифозы) и куполообразную форму стопы. Оба этих признака обеспечивают смягчение толчков и сотрясений, возникающих при ходьбе. Значительного развития достигают нижние конечности. Бедренная кость — самая мощная в скелете человека: она может выдержать нагрузку до 1650 кг. Сильно развиты и мышцы нижних конечностей. Таз в связи с вертикальным положением тела принимает на себя давление всех органов; он стал широким в противоположность узкому тазу у животных.

Кисть подвижна, значительно увеличены размеры I пальца, мускулатура которого также стала более дифференцированной. Характерна и некоторая асимметрия передних конечностей. Примерно у 75% людей правая рука несколько длиннее левой, у 18% они равны и лишь у 7% левая рука длиннее правой. У животных такой резко выраженной асимметрии в строении конечностей не наблюдается.

Если у обезьян размеры лицевого черепа преобладают над мозговым, то у человека мозговой череп значительно превосходит по размерам лицевой. Зубы человека имеют очень небольшие размеры по отношению к размерам тела.

Большого объема и веса достигает головной мозг.

Средний объем мозга человека равен 1350—1500 г, гориллы 460 г, шимпанзе — 460 г, орангутанга — 430 г. Мозг человека составляет $\frac{1}{40}$ веса тела, а у обезьяны — от $\frac{1}{60}$ до $\frac{1}{200}$ их веса. Еще разительнее отличие в поверхности мозга. У человека поверхность мозга достигает в среднем 1250 см², а у шимпанзе, имеющей наиболее развитый мозг, поверхность его равна 395 см².

У человека развита вторая сигнальная система, т. е. звуковой и письменный язык и связанное с ним отвлеченное мышление, чего нет ни у одного животного и чему не удастся обучить никакое животное.

Указанные черты говорят о коренном отличии человека от животных, в том числе и от обезьян. Это, в частности, свидетельствует о том, что человек не мог произойти от какой-либо из современных обезьян. Он имеет с ними лишь общих предков.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЧЕЛОВЕКА

На основании современных палеонтологических данных можно заключить, что приматы произошли от самой примитивной группы древнейших млекопитающих — насекомоядных (рис. 181). К ним наиболее близки тупайи — низшие из современных приматов.

От предков современных тупайи отделилась ветвь, давшая предков человекообразных обезьян. Человекообразные появились в середине третичного периода, около 35 млн. лет назад. Остатки древнейшего их представителя — фраасова парапитека — обнаружены в Египте. Дальнейшая эволюция шла в трех направлениях: к проплиопитеку, палеосимии и группе дриопитеков. Потомками проплиопитека, обитавшего в Египте, стали гиббоны, от палеосимии произошли оранги, а большая группа дриопитеков, вымершая около 16 млн. лет назад, стала родоначальницей шимпанзе, гориллы и человека. Дриопитеки по ряду признаков ближе к человеку, чем современные человекообразные обезьяны. Это и понятно. Их потомки, с одной стороны обезьяны, с другой — человек, развивались в разных направлениях и приобрели ряд специальных черт. Дриопитеки были широко расселены в Старом свете, о чем говорят последние палеонтологические находки.

Одной из форм перехода от дриопитеков к человеку были существа типа австралопитеков (южных обезьян). Многочисленные остатки их найдены в Южной Африке. Они обладали хорошо развитым, большим по

объему мозгом, достигавшим 700 см³. Такой объем черепной коробки у современных обезьян не встречается. Лицевой череп и челюсти по многим признакам более сходны с человеческими, чем с обезьяньими. Судя по раздробленным костям животных, можно заключить, что австралопитеки наряду с растительной пищей использовали и мясную, а для разбивания костей пользовались тяжелыми предметами. Однако орудия труда у австралопитеков не обнаружены.

В Восточной Грузии (близ селения Удабно) найдены отдельные кости существа, близкого к австралопитеку, получившего название удабно-питека. На основании этой находки можно полагать, что отдельные районы нашей страны, по-видимому, входили в ту территорию, где совершался процесс становления человека.

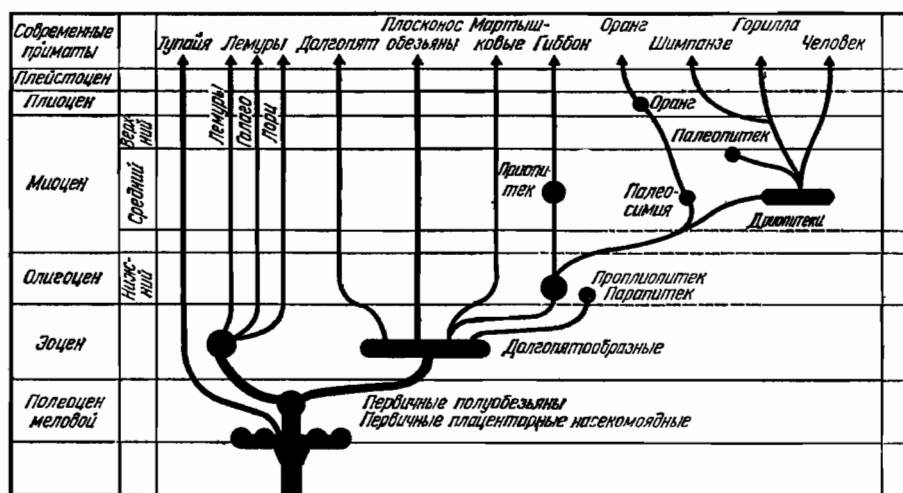


Рис. 181 Родословная приматов.

Находки австралопитека заполняют брешь между древнейшими обезьянами — дриопитеками и древнейшими людьми. Правда, австралопитеки не являются прямыми предками человека. Считается, что австралопитеки — одна из групп организмов, шедшая по пути очеловечивания, но вымершая, не оставившая потомков. Хотя австралопитеки и не являются прямыми предками современного человека, тем не менее эти находки дают представление о ранних стадиях становления человека. По-видимому, в эволюционном древе ветвь, увенчанная появлением человека, отделилась от дриопитеков. Она дала формы, близкие к австралопитекам, и еще не найденные в ископаемом состоянии.

В 60-е годы XX века в устье Олдовай, расположенном в северной части Танзании, антропологом Л. Лики обнаружены обломки черепа, зубы и кости голени, принадлежащие нескольким экземплярам зинджантропа (от «киндо» — древнего арабского названия Восточной Африки и греческого *anthropos* — человек).

Л. Лики в ряд других исследователей считают зинджантропа древнейшим ископаемым человеком, обитавшим на Земле, может быть, более 1 млн лет назад. Кости зинджантропа морфологически еще мало отличаются от костей австралопитека. Интересно, что вместе с костями этого существа были найдены примитивные орудия — гальки заостренной формы. Возможно, что зинджантроп использовал эти орудия, находя их готовыми в природе, а может быть научился изготавливать сам.

Способность зинджантропа использовать орудия труда дала основание назвать его *Homo habilis*, т. е. человек умелый.

Наиболее вероятным ископаемым предком человека является питекантроп (от греч. *pithekos* — обезьяна и *anthropos* — человек) — *Pithecantropus erectus* (т. е. обезьяночеловек прямоходящий).

Остатки питекантропа были обнаружены впервые на острове Ява в 1891 г. французским врачом Дюбуа. Была найдена неполная черепная крышка, бедренная кость, кусок нижней челюсти и несколько зубов. В настоящее время известны остатки многих питекантропов. На основании их можно представить облик древнейшего человека. Ростом он был около 170 см, передвигался на двух ногах, слегка согнутых в коленях. Череп питекантропа довольно примитивный, однако общим черепной коробки намного больше, чем у обезьяны, и достигает 900 см³. Древность питекантропов исчисляется в 1 млн. лет.

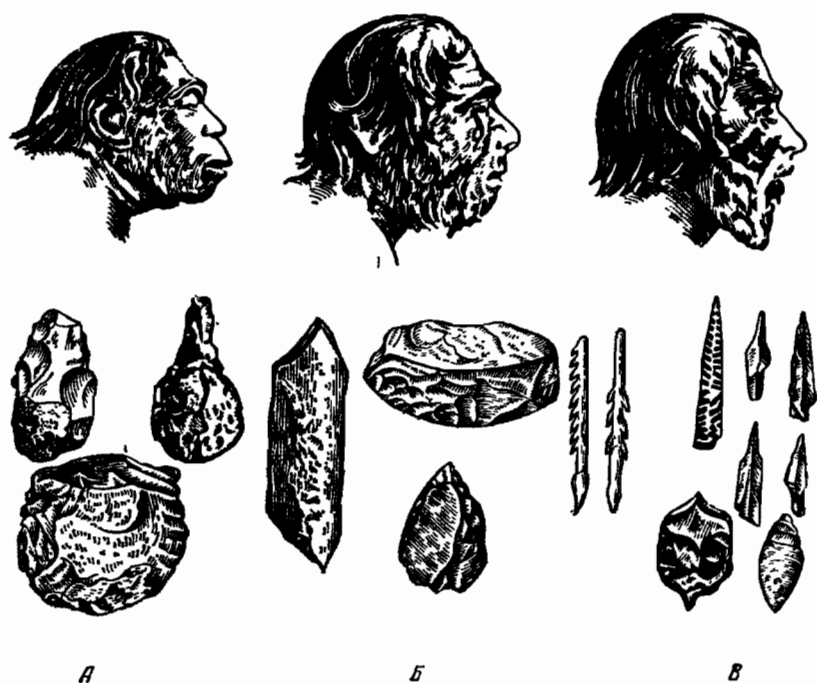


Рис. 182. Ископаемые предки человека. Синантроп (А), неандерталец (Б), кроманьонец (В) и их орудия.

К группе древнейших людей относится также синантроп, или китайский человек (*Sinanthropus pekinensis*) (рис. 182), названный так потому, что первая находка его была сделана в Китае, близ Пекина, в 1927 г. Череп синантропа сходен с черепом питекантропа, но объем его больше, до 1050 см³. Интересно, что у синантропа в области нижней части левой лобной извилины мозга имеется дифференцированный рельеф. В этом месте у современного человека расположен двигательный центр речи. Отсюда можно предполагать, что синантроп уже обладал примитивной речью. В то же время череп синантропа несет еще ряд примитивных признаков: нижняя челюсть очень массивна, с крупными зубами, подбородочный выступ отсутствует.

В пещере, где обитали синантропы, найдены орудия из камня, кости, рога. Большое количество золы свидетельствует, что им был известен огонь. Найденные здесь же черепа млекопитающих, по-видимому, служили синантропам посудой. Существовал синантроп около 600 000—400 000 лет назад.

Появившись, по-видимому, в юго-восточной Азии, древнейшие люди широко расселились по земной поверхности. Ископаемые остатки сходного типа найдены в Западной Европе (гейдельбергский человек) и в Африке.

От обезьянолюдей, или древнейших, людей произошли древние люди (*Homo primigenius*). Они появились около 100 000 лет назад и известны под названием неандертальцев (см. рис. 182). Одна из первых находок первобытного человека была сделана в долине Неандерталь в Германии. В настоящее время остатки людей неандертальского типа найдены в Африке, Азии, Европе. На территории СССР остатки неандертальцев найдены в Крыму (грот Киик-Коба) и Узбекистане (пещера Тешик-Таш).



Рис. 183. Древний художник (по Буриану).

Неандертальцы обладали вместительной черепной коробкой (1300—1600 см³). Нижняя челюсть при всей своей массивности значительно ближе к челюсти человека, чем обезьяны; намечается на ней и подбородочный выступ. Каменные орудия совершеннее, чем у синантропа. Неандертальцы занимались охотой и рыболовством, строили жилища, одевались в шкуры.

От неандертальцев произошли люди современного физического типа (*Homo sapiens*). Наиболее древним представителем современных людей являются кроманьонцы (см. рис. 183). Первая находка, сделанная во Франции близ деревни Кроманьон, относится к 1868 г.

Кроманьонцы были высокорослы (до 180 см), обладали большим черепом, узким носом, широким прямым лбом, нижняя челюсть имела большой подбородочный выступ. Остатки кроманьонцев многочисленны. Найдены они и во многих районах нашей страны.

Кроманьонцы искусно делали каменные и костяные орудия: наконечники копий, гарпуны, иглы для шитья и т. д. В пещерах найдены рисунки животных, сцен охоты и др. (рис. 183).

Ф. ЭНГЕЛЬС О РОЛИ ТРУДА В ПРОЦЕССЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ ОБЕЗЬЯНЫ В ЧЕЛОВЕКА

Научное решение проблемы становления человека дано впервые Ф. Энгельсом. Его работа «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» написана в 1871—1873 гг. Энгельс пришел к выводу, что основное, принципиальное отличие человека от животного заключается в способности к труду. Если животное в процессе приспособления к условиям существования может использовать предметы природы (палки, камни), то человек способен не только пользоваться ими, но изготавливать, *производить орудия труда*, изменяя предметы природы, приспособляя их к своим потребностям. Человек имеет орган труда — руки.

Процесс превращения передней (верхней) конечности животного в человеческую руку был связан в первую очередь с ее освобождением от функции передвижения, т. е. с переходом к прямохождению, передвижению с помощью преимущественно задних (нижних) конечностей. Изменение условий существования (климата, растительности и др.) в конце третичного периода кайнозойской эры сыграло, по-видимому, важную роль в переходе древних человекообразных обезьян из лесов на равнины.

Этим предшественникам человека было уже свойственно манипулирование, т. е. использование верхних конечностей для защиты и добывания пищи.

Ставшая свободной верхняя конечность наших предков могла приобретать новые и все более разнообразные навыки. Высокая организация нервной системы — развитие коры головного мозга — обеспечила появление прочной связи между способностью манипулировать и потребностью в наиболее выгодном использовании предметов природы. Так появился первый обтесанный камень, заостренная палка или кость. Эти сознательно измененные человеком предметы стали первыми орудиями труда. Их появление и использование озаменовали собой качественно новый этап в развитии животного мира — появление человека, умеющего не только приспосабливаться к условиям среды, но и изменять ее в полезном для себя направлении.

Трудовая деятельность отделила человека от животных. В свою очередь выполнение трудовых процессов повлекло за собой усовершенствование его физической и умственной организации, в первую очередь руки и мозга. «Рука,— по выражению Энгельса,— является не только органом труда, она также и продукт его»¹.

Труд способствовал объединению, сплочению членов первобытного общества. Совместная трудовая деятельность вызвала потребность общения, что и обусловило развитие наиболее совершенного из средств общения — человеческой речи. Совместное существование и труд вызвали к жизни новые отношения между членами сообщества, отношения общественные, социальные. Появление общественных отношений явилось второй, завершающей гранью, отделившей человека от его животных предков.

Современные представления об этапах антропогенеза

Современная антропология называет четыре основных этапа антропогенеза.

I этап — предшественники человека; наиболее типичные представители — австралопитеки.

II этап — древнейшие люди — архантропы — типичные представители — питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек.

III этап — древние люди — палеантропы; типичные представители — люди неандертальского типа.

IV этап — люди современного физического типа — неоантропы; представители — кроманьонцы и современные люди.

Выше уже приводилась краткая характеристика ископаемых предков человека на каждом из этапов его становления. Здесь еще раз следует подчеркнуть, что понимая человека как качественно новую форму представителя органического мира, как существо, способное активно преобразовывать природу с помощью общественного производства, важно ответить на вопросы: когда и как проявлялось это новое качество, на каком из основных четырех этапов мы вправе называть наших предков именно человеком. По этому вопросу существует несколько точек зрения. Большинство советских антропологов придерживается точки зрения, по-

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения. Т. 20. М., 1961, стр. 488.

лучившей название теории двух поворотных пунктов в антропогенезе.

Первый из них — это грань между предшественниками человека (I этап) и архантропами (II этап). Новое, человеческое качество проявлялось здесь в появлении трудовой деятельности, в способности человека производить орудия труда.

Однако следует отметить, что эволюция предков человека на протяжении II и III этапов характеризовалась очень медленным совершенствованием орудий труда и одновременно значительными сдвигами в преобразовании морфологических особенностей самих первобытных людей (изменение скелета, мозга, пропорций тела и др.).

Начиная с неантропов (IV этап) стала проявляться другая закономерность — гигантская скорость развития производства, смена ряда социально-экономических формаций и одновременно удивительная стабильность видовых особенностей человека, физический облик которого фактически не менялся на протяжении последних 40 000 лет (и кроманьонец и современный человек — люди общего физического типа). Очевидно, существование второго поворотного пункта в антропогенезе — на грани между III и IV этапом становления человека.

Новое качество, характеризующее эту грань, заключается в ином характере взаимоотношений между людьми — преобладании социальных закономерностей над биологическими.

Согласно высказанным положениям, нет оснований думать, что человечество будущего по своим морфо-функциональным особенностям будет существенно отличаться от человека современного типа. Смещение рас и улучшение условий жизни должны явиться факторами более гармоничного развития наших потомков. Не биологические, а социальные преобразования — победа передового социального строя, формирование коммунистического общества — определяют будущее человечества.

Глава XXIII. ОРГАНИЗМ И СРЕДА

Организмы находятся в состоянии постоянного обмена с окружающей средой. Вне среды организмы не существуют. Закономерности, возникающие при взаимодействии организмов со средой, изучает специальная биологическая наука — экология (от греч. *oikos* — жилище, *logos* — учение). Элементы окружающей среды, оказывающие определенное воздействие на организмы, принято называть факторами среды.

В среде, окружающей организмы, выделяют факторы абиотические, биотические и антропогенные. Эти факторы, переплетаясь, создают комплекс условий, в которых обитают организмы.

Абиотические (от греч. *a* — отрицание, *bios* — жизнь) факторы определяются элементами неживой природы, их физическим состоянием, химическим составом.

Биотические факторы (от греч. *bios* — жизнь) создаются совокупностью живых организмов, находящихся в среде.

Антропогенные факторы (от греч. *anthropos* — человек, *genos* — рождение) — это особенности среды, обусловленные присутствием человека и его трудовой деятельностью.

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

В процессе эволюционного развития каждый вид организмов приспособился к определенным абиотическим условиям. Так, форма тела одних животных обеспечивает передвижение в воде (рис. 184), других — в воздухе, третьих — в почве и т. д.

Существуют приспособления к определенному химическому составу среды, температурному и световому режиму и другим факторам. Практически не встречаются виды, которые могли бы обитать повсюду, во всех средах. Каждый вид организмов имеет свой ареал, т. е. занимает определенную географическую область, отличающуюся своими границами от областей обитания других видов.

Существование каждого вида организмов ограничено определенным минимумом жизненно важных факторов. Избыток какого-либо фактора оказывает также ограничивающее действие. Поэтому территории распространения и места обитания каждого вида обусловлены его терпимостью к условиям внешней среды.

К действию каждого фактора у любого вида организмов существуют крайние границы терпимости (минимум и максимум) и оптимум, т. е. такое количество фактора, с которым связаны наилучшие условия жизнедеятельности. Так, крайние температурные границы, при которых происходит развитие яйца аскариды, это 12° и 40°; оптимум 25°.

Разумеется, границы существования и оптимум любого фактора для различных организмов неодинаковы. Арктическая водоросль *Sphaerella nivalis* способна расти при температуре —34°, а синезеленые водоросли *Formidium bijahense* и *Oscillaria filiformis* обитают в воде гейзеров, имеющих температуру +85° и выше.

Одни организмы способны переносить значительные изменения внешних условий, другие существуют лишь в узких пределах их колебаний. Первые называют эврибионтными (от греч. *eury* — широкий), вторых — стенобионтными (от греч. *stenos* — узкий). По отношению к колебаниям

температурных условий различают эвритермные и stenотермные организмы, по отношению к содержанию солей — эвригалльные и стеногалльные и т. д. Один и тот же вид по отношению к одним факторам может быть эврибионтным, а по отношению к другим — стенобионтным.

Примером stenотермных организмов могут служить многие морские беспозвоночные животные, выдерживающие повышение температуры лишь до 30° и, реже, до 38°. Они являются обитателями крупных водое-

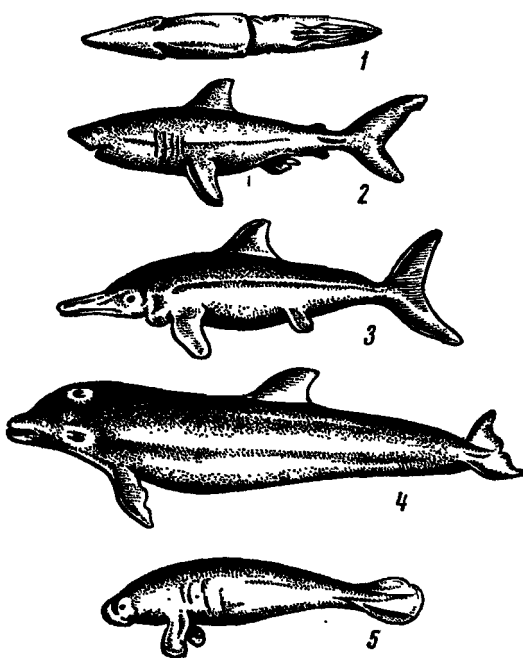


Рис. 184. Форма тела, обеспечивающая передвижение в водной среде.

1 — головоногий моллюск (вид сверху); 2 — акула; 3 — хитозавр; 4 — дельфин; 5 — дюгонь.

мов, не подвергающихся перегреванию, поэтому у них не выработалось приспособление к выживанию при высокой температуре окружающей среды. Значительно более эвритермными видами являются пресноводные животные, которые могут выдерживать как промерзание водоема, так и нагревание до 41—44°. Ясно, что такая стойкость к широким колебаниям температуры сложилась исторически в результате естественного отбора.

На один и тот же фактор различные организмы отвечают разной реакцией. Проследим это на примере отношения организмов к свету. В яйце фасциолы мнрацидий может сформироваться только при ярком освещении. Для яиц лягушки свет не является обязательным условием развития, хотя и ускоряет его. Наоборот, яйца некоторых видов моллюсков дробятся только в темноте, а свет тормозит их развитие.

Для аэробных организмов кислород — обязательное условие существования, тогда как для анаэробов обязательным является его отсутствие.

Отношение к внешним условиям изменяется даже у одного и того же организма в процессе индивидуального развития. Яйцо аскариды для развития нуждается в кислороде, а на зрелую аскариду он действует как яд; последнее обстоятельство используется для лечения при аскаридозе. Личинки комаров развиваются в воде, а имаго обитает на суше.

Температура является важным ограничивающим фактором. У большинства организмов процессы жизнедеятельности протекают в пределах от —4° до +40—45°. Этим объясняется скудность жизни в арктических областях и условиях пустынь. Обитатели этих областей приобрели разнообразные приспособления для жизни в неблагоприятных условиях. Многие животные пустынь ведут ночной образ жизни, а дневные часы проводят в норах. Следует также отметить, что существуют исключительно теплоустойчивые организмы. Водоросли — обитатели гейзеров — уже упоминались. В горячих источниках при температуре 81° обнаружены круглые черви.

Периодически наступающие неблагоприятные температурные условия многие организмы переносят в состоянии оцепенения (см. ниже).

Свет является необходимым условием для фотосинтеза, осуществляемого зелеными растениями, но избыток света может стать причиной гибели как растений, так и животных. Поэтому у тех и у других суще-

ствуют приспособления для защиты как от недостатка, так и от избытка этого фактора.

Ритмичная смена освещения в течение суток привела к появлению приспособлений для дневного и ночного образа жизни и изменения активности в различные часы. Изменение продолжительности светового дня повлекло за собой возникновение у организмов фотопериодизма (см. ниже).

Количество осадков и влажность воздуха играют ограничивающую роль в существовании обитателей суши — растений и животных.

Содержание газов в воде, химических элементов в почве, рельеф местности и многие другие факторы могут лимитировать существование организмов.

Но следует иметь в виду, что факторы, лимитирующие существование, действуют на организмы не изолированно. Увеличение или уменьшение количества одного фактора влечет за собой изменение отношения к другому. Так, при температуре 20° низкая влажность замедляет процесс пищеварения у комара *Anopheles*, а при температуре 10° ускоряет его.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ К КОЛЕБАНИЯМ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ

Одно из свойств всего живого — способность сохранять постоянство внутренней среды. Это свойство получило название гомеостаза (от греч. *homoios* — равный, *stasis* — состояние). Гомеостаз выражается в относительном постоянстве химического состава, осмотического давления и ряде других признаков. У высших животных существуют механизмы, поддерживающие постоянную температуру тела. Такие животные получили название теплокровных, или гомойотермных (от греч. *homoios* — равный, *therme* — жар).

Животных с непостоянной температурой тела называют пойкилотермными (от греч. *poikiloi* — разнообразный и *therme* — жар).

У животных стабильные условия внутренней среды регулируются нервной и эндокринной системами. У гомойотермных животных терморегуляция осуществляется изменением интенсивности окислительно-восстановительных процессов, продуцирующих тепло, а также приспособлениями для охлаждения. У большинства млекопитающих, например, охлаждение достигается в результате потоотделения и испарения пота с поверхности кожи. Волосной покров у млекопитающих и перья у птиц, подкожные отложения жира также обеспечивают терморегуляцию. В убежищах животных (норах, гнездах, логовищах) создается своеобразный, наиболее благоприятный для них, микроклимат.

Пойкилотермные животные и растения в известной мере могут регулировать температурные условия внутренней среды испарением воды.

Приспособление к колебаниям температуры у многих животных проявляется в форме миграций, связанных с переселением животных из неблагоприятных условий в более благоприятные. Киты ежегодно перемещаются из полярных областей Тихого и Атлантического океанов в субтропическую и тропическую области и обратно. Нерегулярные миграции наблюдаются у ряда других видов млекопитающих. Многие виды птиц из холодного и умеренного поясов, из области их гнездовий, ежегодно совершают перелет к местам зимовок в более теплом климате. Распространены миграции у рыб, насекомых и некоторых других животных.

ФОТОПЕРИОДИЗМ

Для многих видов животных и растений характерны годовые циклы развития, получившие название фотопериодизма (от греч. *photos* — свет и *periodos* — круговращение). Регулируются эти циклы продолжительностью светового дня и в известной мере температурным режимом.

Различная продолжительность светового дня на разных широтах обусловила появление растений, зацветающих лишь при коротком световом дне на юге и лишь при длинном — на севере. К первым относятся просо, кукуруза, хлопчатник, ко вторым — пшеница, овес, ячмень, лен. Многие растения короткого дня, перенесенные в условия длинного дня, развивают мощную вегетативную массу, но не завершают развития и не переходят к плодоношению.

Длина светового дня оказывает влияние на половую функцию многих животных. Увеличение светового дня весной стимулирует деятельность половых желез, а уменьшение дня осенью влечет затухание их функций. Укорочение дня предшествует наступлению похолодания, поэтому в процессе эволюции органического мира для многих видов уменьшение светового дня стало биологическим сигналом подготовки к зиме: стремление к миграции, линька, накопление жира, формирование покоящихся стадий.

У насекомых и других членистоногих происходит подготовка к диapaузе (от греч. *dia* — через и лат. *pausa* — остановка), при которой временно приостанавливаются процессы развития и наступает оцепенение (см. ниже). Диапаузе обычно предшествует накопление жира и углеводов в организме. Диапауза у разных видов животных совпадает с определенными стадиями развития. У одного из видов малярийных комаров, например дупляного (*Anopheles plumbeus*), она приходится на стадию яйца, у ряда других видов малярийных комаров, в том числе у *Anopheles maculipennis*, — на стадию имаго.

ОЦЕПЕНЕНИЕ

Многие виды организмов приобрели способность переживать неблагоприятные условия (снижение влажности, высокая или низкая температура, отсутствие пищи и др.), наступающие в различное время года, в состоянии оцепенения.

Оцепенение характеризуется неподвижностью животного, прекращением питания, замедлением газообмена и резким снижением других физиологических процессов. Температура, вызывающая оцепенение, различна для разных видов. У некоторых насекомых, рыб и земноводных оцепенение наступает при падении температуры ниже 15°, у других — при 10°, у третьих — лишь при температуре, близкой к 0°. Иные из животных в состоянии оцепенения вмерзают в лед и при оттаивании возвращаются к активной жизнедеятельности. Этим пользуются, в частности, в народном хозяйстве при транспортировке живой рыбы. У некоторых видов животных, преимущественно в жарких странах, встречается летнее оцепенение. Связано оно с наступлением засушливого периода. Двоякодышащие рыбы лепидосирен и протоптерус, земноводные, пиявки впадают в оцепенение при пересыхании водоемов.

Снижение интенсивности обмена веществ, встречающееся у млекопитающих, проявляется в форме спячки. Причиной наступления ее служат понижение температуры, отсутствие пищи как зимой, так и летом, когда растительность выгорает от зноя. Хомяки, бурундуки, летучие мыши, ежи, некоторые виды сусликов впадают в зимнюю спячку. У других видов сусликов наблюдается летняя спячка обычно во вторую засушливую половину лета. Во время спячки снижается активная терморегуляция, температура тела падает почти до температуры окружающей среды, замедляются все функции: частота сердцебиений у летучих мышей, например, падает с 420 до 16 в минуту. У некоторых млекопитающих — медведей, барсуков, енотовидных собак, белок — наступает зимний сон, при котором также значительно снижается обмен веществ, но нет резкого падения температуры тела. Наиболее глубокое оцепенение наблюдается при анабиозе.

АНАБИОЗ

Анабиоз (от греч. ана — обратно, за bios — жизнь, anabiosis — переживание) — явление, при котором жизненные процессы настолько снижены, что видимые проявления жизни отсутствуют. Впервые анабиоз у мелких беспозвоночных животных наблюдал Антон Левенгук, описавший его в 1719 г. Анабиоз — одно из приспособлений к переживанию в неблагоприятных условиях.

У некоторых организмов анабиоз наблюдается при значительном повышении или снижении температуры окружающей среды. Так, простейшие, дафнии, циклопы, насекомые могут вмерзать в лед, а при оттаивании обнаруживают все признаки жизни. У других организмов анабиоз проявляется при высушивании. Обитатели луж и болот — коловратки, низшие ракообразные, простейшие — при пересыхании водоемов также впадают в состояние скрытой жизни. Во время анабиоза некоторые из них покрываются плотной оболочкой. Многие паразитические простейшие в период пребывания во внешней среде также покрываются оболочкой и длительное время могут находиться в форме цисты, пока не попадут в нужный для них организм. Инцистированные инфузории оставались живыми до 6 лет.

ГИПОТЕРМИЯ

Изучение анабиоза дало теоретическое обоснование методу гипотермии (от греч. hupo — ниже и thermos — тепло), т. е. искусственному охлаждению теплокровных организмов. Для получения феномена гипотермии у животных и человека предварительно наркотиками выключаются те отделы головного мозга, которые управляют терморегуляцией, а затем погружением в холодную ванну с водой 2—5° снижается температура. К организму, подвергающемуся гипотермии, нередко подключается искусственное сердце. Оно компенсирует работу собственного сердца, жизнедеятельность которого временно резко замедлена. Кроме того, это позволяет достигнуть большего снижения температуры тела, так как из искусственного сердца в организм поступает охлажденная кровь.

У человека допустимо охлаждение до 28—30°. При гипотермии теряется болевая чувствительность и значительно снижаются процессы обмена веществ. В силу этого повышается устойчивость мозга к кислородному голоданию. Гипотермия дает возможность выключить сердце из кровообращения до 15—20 минут без каких-либо вредных последствий для мозга — органа, наиболее чувствительного к кислородному голоданию.

В последнее время стали применять метод охлаждения лишь одного головного мозга. Советскими учеными для этой цели сконструирован специальный аппарат — гипотерм. Этот способ позволяет удлинять время операции на сердце до 30 минут. Гипотермия сыграла в свое время важную роль в развитии хирургии сердца.

В настоящее время изобретение аппарата экстракорпорального кровообращения, который может на время операции полностью заменить работу сердца, позволяет проводить сложные операции и без гипотермии.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ.

ПОНЯТИЕ О БИОЦЕНОЗЕ

Под биотическими факторами понимаются воздействия на организм всех других живых существ того же и других видов животных и растений. Наиболее тесные взаимоотношения складываются между организмами,

населяющими биотоп (от греч. *bios* — жизнь, *topos* — место), т. е. определенный участок среды обитания с однородными условиями существования. Примеры биотопов: однородный участок степи, леса, озера и т. п.

Исторически сложившееся сообщество организмов, населяющих биотоп, получило название биоценоза (от греч. *bios* — жизнь, *koínos* — общий). В состав биоценоза могут входить сотни и тысячи различных видов, но большинство из них обычно играет незначительную роль в жизни биоценоза и лишь один или несколько видов являются основными регулирующими факторами. В наземных биоценозах обычно такими видами являются растения, так как они служат пищей и представляют собой убежище для многих видов животных.

Между всеми компонентами биоценоза устанавливается определенное динамическое равновесие — экологический гомеостаз. Возрастание численности какого-либо вида организмов приводит к массовому появлению его потребителей. Так, массовое размножение грызунов приводит к увеличению численности хищников и паразитов. Они сокращают численность популяции грызунов. Но вслед за этим сокращается и численность хищников, так как они начинают погибать от голода, т. е. динамическое равновесие в биоценозе восстанавливается.

Каждый биоценоз испытывает закономерную смену своих сообществ — экологическую сукцессию. Основные причины ее не совсем ясны. Определенное значение имеет следующее. Деятельность организмов, входящих в состав биоценоза, приводит к тому, что занимаемая ими местность становится малоподходящей для видов, входящих в состав данного биоценоза, но пригодной для других видов. Так, в природных условиях, без вмешательства человека, пруд рано или поздно начнет заболачиваться, затем высохнет, покроется сначала кустарником, а затем и древесной растительностью.

Взаимоотношения между членами биоценоза очень сложны; в первую очередь они могут характеризоваться как пространственные и пищевые.

Можно выделить следующие типы взаимоотношений: цепи питания (т. е. хищничество и растительность), конкуренцию, антабиоз, симбиоз (в широком смысле слова).

ЦЕПИ ПИТАНИЯ

Взаимоотношения между организмами, связанные с питанием, приводят к возникновению цепей питания.

Источник энергии, за счет которой существуют все организмы, — Солнце. Первое звено всякой цепи питания — превращение в процессе фотосинтеза световой энергии в химическую и образование органических соединений. При этом лишь около 3% световой энергии, падающей на растение, переходит в потенциальную энергию органических веществ; остальная рассеивается в виде тепла. Животные, поедающие растения, также значительную часть энергии, получаемой из пищи, рассеивают в пространство и только часть ее идет на построение протоплазмы. Травоядных животных поедают хищники. Пример цепи питания: планктонные водоросли — планктонные животные — рачки — рыбы — рыбоядные птицы и млекопитающие. Другой пример: растения — насекомые — насекомоядные птицы — хищные птицы. Каждая цепь имеет разветвления и усложняется еще тем, что в нее включаются паразиты и сверхпаразиты. Так, суслик питается растениями, на сусликах питаются блохи, в кишечнике блох обитают бактерии, в бактериях — вирусы.

Каждая цепь питания включает, как правило, не более 4—5 звеньев, так как из-за потери энергии общая биомасса каждого последующего звена примерно в 10 раз меньше предыдущего. В каждом последующем

звене убывает и число особей. Если бы было иначе, то хищники, уничтожив свои жертвы, сами были бы обречены на гибель.

Поедание одних организмов другими обычно не разрушает сложившихся взаимосвязей в биоценозе, так как гибель сочленов сообщества возмещается размножением. Между хищниками и их жертвами устанавливается определенное равновесие (рис. 185).

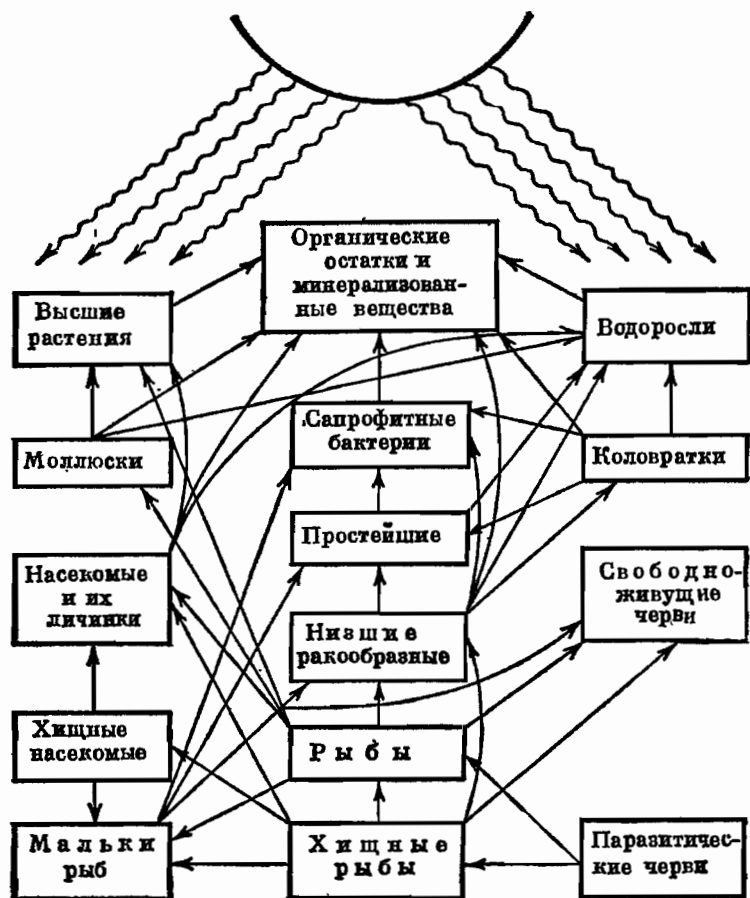


Рис. 185. Цепи питания в пресном водоеме. Стрелки направлены от потребителя к пище. Зигзагообразными линиями показан поток энергии, идущий от Солнца.

КОНКУРЕНЦИЯ И АНТИБИОЗ

Конкуренцией называются взаимоотношения, возникающие между организмами одного или различных видов, использующих одинаковые условия среды. Например, саранчевые, грызуны и копытные, питающиеся травами, вступают между собой в конкурентные взаимоотношения. Такие взаимоотношения существуют между хищными птицами и лисами, основной пищей которых служат мышевидные грызуны. У организмов, являющихся потенциальной жертвой для хищников, происходит конкуренция за лучшие способы защиты. У растений конкуренция возникает за свет, влагу, лучшую защиту от поедания животными и т. п.

Антибиоз проявляется в том, что одни организмы оказывают угнетающее воздействие на другие, чаще всего в результате выделения особых веществ различной химической природы — антибиотиков (от греч. *anti* — против, *bios* — жизнь).

На существование антибиотиков у низших растений обратил внимание еще И. И. Мечников. В настоящее время подробно изучены антибиотики, продуцируемые грибами, бактериями и другими организмами. Активными образователями антибиотиков оказались плесневые грибы, например *Penicillium*, выделяющий пенициллин, губительный для многих бактерий. К антибиотикам, полученным из плесневых грибов и бактерий, относятся грамицидин, стрептомицин, биомицин, тетрациклин и др., нашедшие широкое применение в клинике. В настоящее время это наиболее ценные препараты для лечения инфекционных заболеваний. С ними связана победа над многими болезнями и успехи хирургии.

Антибиотики, продуцируемые высшими растениями, — фитонциды (от греч. *phyton* — растение и лат. *caedere* — убивать), открыты в 1928 г. советским ученым Б. П. Токиным. Они губительны для бактерий, грибов, простейших и некоторых других организмов. Большинство фитонцидов — летучие вещества, действующие на расстоянии. Но некоторые малолетучие и нелетучие вещества, образуемые растениями, обладают теми же свойствами. Фитонциды играют существенную роль в биологической очистке воздуха. В сосновых и кедровых лесах воздух практически не содержит микробов. Мощные продуценты фитонцидов — лук и чеснок. Фитонциды нашли применение в медицине. Их используют при лечении гноящихся ран, дизентерии, некоторых заболеваниях, вызываемых паразитическими простейшими.

ФОРМЫ СОЖИТЕЛЬНОСТИ ОРГАНИЗМОВ

Под симбиозом (от греч. *symbiosis* — сожительство) следует понимать все формы сожительства, которые встречаются между организмами, относящимися к различным видам.

Все случаи сожительства (симбиоза) можно разбить на три категории: а) обоюдополезный, положительный симбиоз, или мутуализм; б) симбиоз с односторонней пользой без ущерба для другого партнера — синиокия и комменсализм; в) антагонистический, отрицательный для одного из партнеров симбиоз, или паразитизм.

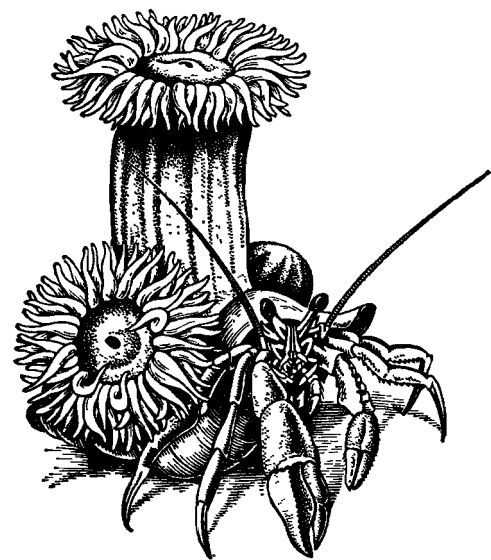


Рис. 186. Симбиоз актинии и рака-отшельника.

Мутуализм (от лат. *mutus* — взаимный) широко распространен среди растений и животных. Классическим примером мутуализма среди растений могут служить лишайники. Симбионты в лишайнике — гриб и водоросль физиологически дополняют друг друга. Поэтому лишайники могут поселяться там, где не в состоянии обитать никакие иные растения, например на голых скалах. Многие травы и деревья нормально существуют лишь в сожительстве с почвенными грибами (микориза), поселяющимися на их корнях. Микоризные грибы способствуют проникновению воды, минеральных и органических веществ из почвы в корни растений, а также благоприятствуют усвоению ряда веществ. В свою очередь они получают из корней растения углеводы и другие органические вещества, необходимые для их существования.

Морской червь *Aspidosifon*, так же как и рак-отшельник, поселяется в пустых раковинах моллюсков. Затем на таких раковинах находят пристанище актинии (рис. 186). Актиния использует своих симбионтов как средство передвижения. Защищаясь от врагов стрекательными клетками, она охраняет и своих партнеров.

У комаров, вшей, оводов, мухи цеце и ряда других насекомых в различных органах имеются специальные образования, заселенные бактериями или одноклеточными грибами. Нередко эти образования расположены вблизи яичников и симбионты, попадая в яйцевые клетки, передаются из поколения в поколение. В клетках насекомых сожители нахо-

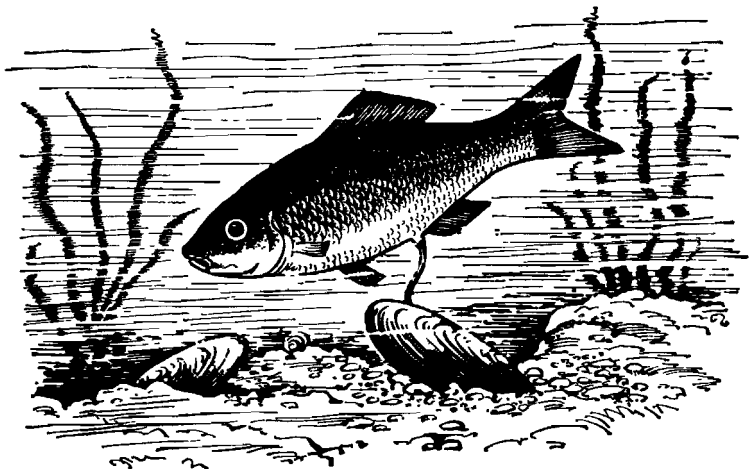


Рис. 197. Горчак, мечущий икру в мантийную полость двустворчатого моллюска.

дят благоприятные условия для существования, в свою очередь они выделяют вещества, способствующие перевариванию пищи их хозяевами.

В кишечнике термитов обитают одноклеточные животные — жгутиконосцы. В своей массе они составляют до 36% веса термита. Термиты питаются древесиной, для переваривания которой, как оказалось, собственных ферментов не вырабатывают. Отсутствие ферментов у термитов восполняют жгутиконосцы, которые переводят съеденную древесину в усвояемое состояние. Таким образом, термиты не могут существовать без своих симбионтов, а для этого вида жгутиконосцев единственной средой обитания служит кишечник термитов. Молодые термиты приобретают жгутиконосцев, слизывая испражнения более старых особей.

Синюкия (от греч. *syn* — вместе, *oikos* — дом) — сожительство, при котором один партнер использует другого только как жилище; комменсализм (от *commensal* — сотрапезник) — сожительство с использованием партнера и в качестве жилища и в качестве источника питания, однако без вреда для него. Пресноводная рыба горчак откладывает икринки в мантийную полость двустворчатых моллюсков (рис. 187). Икринки, защищенные раковиной моллюска, развиваются, не нанося вреда хозяину. Некоторые морские полипы, относящиеся к типу кишечнополостных, поселяясь на очень крупных рыбах, в качестве пищи используют их испражнения. В первом примере хозяин предоставляет своему партнеру только место для жизни, во — втором — и «квартиру», и питание.

Паразитизм — форма сожительства организмов, относящихся к разным видам, при которой один организм (паразит) использует другой организм (хозяина) в качестве среды обитания и источника питания.

Паразитическими организмами являются все вирусы, некоторые бактерии и грибы. Даже среди высших растений встречаются паразитические, поселяющиеся на других растениях, например повилика, заразиха и др. Из животных паразитический образ жизни ведут многие одноклеточные, черви, членистоногие.

ОРГАНИЗМ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ

Каждый организм — своеобразный биоценоз. Учение об организме как среде обитания наиболее полно разработано акад. Е. Н. Павловским. Для паразитов, поселяющихся в теле хозяина, последний служит средой обитания. Средой по отношению к паразиту будут как органы хозяина, так и другие населяющие его паразиты. Это среда первого порядка. Но паразиты связаны и с внешней средой, окружающей хозяина, — это среда второго порядка. Она действует на паразитов опосредованно через тело хозяина.

Совокупность всех паразитов, одновременно живущих в каком-либо организме, составляет паразитоценоз. Компонентами паразитоценоза являются вирусы, риккетсии, спирохеты, бактерии, грибки, простейшие, гельминты, членистоногие и др. Внутри паразитоценоза между отдельными паразитами и организмом хозяина устанавливаются сложные взаимоотношения. Взаимоотношения между организмом хозяина и всем комплексом паразитоценоза являются источником возникновения патологических процессов (болезни) в организм хозяина.

Развитие патогенных грибов в теле человека сдерживается симбиотическими бактериями — комменсалами. Существование их может оказаться подавленным при лечении больного антибиотиками, чем создаются благоприятные условия для патогенных грибов, поэтому внедрение в медицинскую практику антибиотиков неожиданно повлекло за собой учащение заболеваний, вызываемых грибами, в частности рода *Candida* (кандидамикоз).

Многочисленные факты убеждают в том, что заболевания, вызываемые паразитами, развиваются вследствие многообразных взаимоотношений между макроорганизмом и компонентами всего биоценоза в условиях абиотической, а для человека и социальной среды.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И МОРФОЛОГИИ ПАЗИТА, СВЯЗАННЫЕ С ЕГО ОБРАЗОМ ЖИЗНИ

Филогенетически паразитизм произошел из других форм сожительства, например из симбиоза и комменсализма. Некоторые формы паразитизма, по-видимому, развились из хищничества. Можно допустить также, что иные из животных перешли к паразитизму в результате случайного попадания в тело других организмов, где они находили благоприятные условия. Постоянный паразит обеспечен пищей, не нуждается в ее поисках. Связь с внешней средой, особенно у эндопаразитов, опосредована через организм хозяина. Поэтому в строении многих паразитов имеется тенденция к упрощению. Типичным примером изменения организации в связи с паразитическим образом жизни служит ракообразное — саккулина (рис. 104). Это животное, паразитирующее в других ракообразных, утратило членистость своего тела, органы чувств, пищеварительную систему. Оно состоит из бесформенного мешка, наполненного половыми железами и яйцами. О принадлежности саккулины к классу ракообразных узнали лишь благодаря изучению ее зародышевого развития. Нередко упрощение организации сопровождается уменьшением размеров паразита, что способствует проникновению его в хозяина. Можно предположить, что у вирусов чрезвычайно мелкие размеры и упрощение организации вплоть до потери клеточного строения объясняются приспособ-

соблещением к внутриклеточному паразитированию. У многих паразитов упрощение сказывается в утрате органов чувств, у некоторых паразитов, обитающих в кишечнике или крови, отсутствует пищеварительная система. Наоборот, у временных паразитов в кишечнике имеются приспособления к возможно большему наполнению. В этом можно видеть одну из причин того, что пиявки и клещи имеют в кишечнике боковые выросты.

У паразитов хорошо развиты органы прикрепления: присоски у сосальщиков, присоски, крючья, ботрии у ленточных, специально устроенные цепкие конечности у ряда паразитических членистоногих и т. д. Эндopазиты обитают в бескислородной среде, поэтому у них появились специальные приспособления для процессов жизнедеятельности в этих условиях. У гельминтов — обитателей кишечника клетки на поверхности тела выделяют вещества, препятствующие перевариванию этих паразитов ферментами пищеварительных соков хозяина.

Характерной чертой паразитов является сильное развитие органов размножения и колоссальная плодовитость. Она — следствие двух причин. Во-первых, обильное питание обеспечивает возможность интенсивного размножения. Во-вторых, в результате естественного отбора выжили лишь те из паразитов, которые приобрели способность к интенсивному размножению в связи с трудностями распространения, необходимостью смены хозяев и гибелью большого количества зародышей. Кроме того, яйца гельминтов и цисты простейших приобрели большую стойкость к неблагоприятным условиям абиотической среды.

ВЛИЯНИЕ ПАЗАЗИТА НА ХОЗЯИНА

Влияние паразита на хозяина многообразно. Прежде всего паразит своим пребыванием в теле хозяина производит механическое воздействие. Так, пузырь эхинококка давит на органы, нарушая их функционирование. Ленточные черви и аскариды могут создать кишечную непроходимость.

Кишечная непроходимость может быть следствием не только механической закупорки, но и рефлекторных спазмов в ответ на раздражение стенки кишечника паразитами. Печеночные сосальщики и аскариды могут закупорить желчные протоки и стать причиной возникновения желтухи.

Паразиты кишечника используют часть пищи, переваренной их хозяином, что может обусловить истощение хозяина.

Паразиты, выделяя продукты жизнедеятельности, постоянно отравляют организм ядовитыми химическими веществами — токсинами. Токсины малярийных плазмодиев вызывают приступы малярии. Аскариды и анкилостомы выделяют вещества, растворяющие эритроциты. Экстракт из ленточного червя влияет на моторную функцию кишечника. Слюна кровососущих членистоногих также обладает токсическими свойствами.

Ряд паразитов способствует проникновению в тело хозяина других болезнетворных организмов. Некоторые из возбудителей болезней могут проникнуть в организм хозяина с помощью кровососущих членистоногих, т. е. трансмиссивным путем.

ЗАЩИТНЫЕ СВОЙСТВА ОРГАНИЗМОВ И ИММУНИТЕТ

Иммунитетом называется невосприимчивость организма к различным болезнетворным агентам, чаще всего к паразитам, т. е. вирусам, бактериям и другим возбудителям заболеваний растительного и животного происхождения.

Надежные препятствия для проникновения в организм болезнетворных микроорганизмов представляют кожа и слизистые оболочки. Они являются не только механическим барьером, но обладают также бактери-

цидными свойствами. Большинство микроорганизмов, попавших на кожу, быстро погибают.

В слезах, слюне, материнском молоке, крови содержится лизоцим, обладающий свойством убивать бактерии. Желудочный сок содержит соляную кислоту, разрушающую некоторые микроорганизмы.

Однако многие болезнетворные микробы способны проникнуть через внешние барьеры организма. Тогда в реакцию вступают новые защитные свойства. На них впервые обратил внимание великий русский ученый И. И. Мечников. Эти свойства связаны в первую очередь с клетками крови и лимфы, кроветворных органов, рыхлой соединительной ткани. Мечников отметил, что на низших ступенях развития органического мира у одноклеточных и наиболее просто устроенных многоклеточных животных переваривание пищи осуществляется внутри клеток. Позднее, в процессе эволюции, развилась специальная пищеварительная система. Вместе с тем в теле животного и человека существуют подвижные клетки, способные к внутриклеточному пищеварению. Они всегда скапливаются вокруг микробов и других инородных тел, попавших внутрь организма. Подвижные клетки, названные Мечниковым фагоцитами (от греч. *phagein* — пожирать, *cytos* — клетка), захватывают инородные тела и, если те органического происхождения, переваривают их. Так, на базе дарвиновского учения И. И. Мечников объяснил происхождение иммунитета — одной из форм невосприимчивости организмов к болезнетворным началам. Причину иммунитета И. И. Мечников видел в деятельности фагоцитов. Позднейшие исследования подтвердили огромное значение фагоцитов в явлениях иммунитета. Этот способ защиты имеет место у представителей всех типов животного мира, имеющих ткани мезодермального происхождения. Но, как было выяснено в дальнейшем, у животных появился еще дополнительный защитный механизм. У этих организмов клетки тела вырабатывают особые вещества, способные растворять микробы. К ним относятся комплексы белковых веществ, получивших название комплемента и антител. Они находятся в жидкой части крови и поэтому получили название гуморальных факторов (от лат. *humor* — влага).

Таким образом, иммунитет обусловлен специальными клетками — фагоцитами — и иммунными свойствами крови и тканей. Активность этих факторов зависит от общего состояния организма и в том числе от нервной системы.

Наряду с врожденным иммунитетом существует иммунитет приобретенный. В основе врожденной невосприимчивости лежит комплемент. Он не обладает специфичностью и действует на самые разнообразные микроорганизмы.

Приобретенный иммунитет к определенным возбудителям развивается после перенесения заболевания, а также может быть достигнут искусственно, предохранительными прививками. Выработка приобретенного иммунитета обусловлена свойством макроорганизмов образовывать антитела. Они, так же как комплемент, убивают и растворяют микробов, но обладают специфичностью, т. е. действуют лишь против тех видов микробов, под воздействием которых образовались.

Вызывают образование антител не только вещества, входящие в состав микробов, но и другие соединения, преимущественно белковой природы, проникающие в организм. Такие вещества получили название антигенов (от лат. *anti* — против, *genos* — рождение).

Антитела — мощный фактор иммунитета. Иногда с лечебной целью больным вводят антитела иммунизированного организма, например при дифтерии или после укуса ядовитыми змеями. Это так называемая пассивная иммунизация.

Активный искусственный иммунитет возникает после введения в организм живых или убитых возбудителей заболеваний. Невосприимчивость

развивается не сразу, а спустя определенное время, иногда через несколько недель. Иммуитет может быть стойким, как например, при оспе (5—6 лет) или туляремии (5 лет).

Предохранительные прививки сыграли большую роль в борьбе с болезнями и победе над ними. Так, в Советском Союзе полностью ликвидирована оспа, что явилось следствием обязательного оспопрививания. Декрет о нем был подписан В. И. Лениным в 1919 г. В настоящее время Всемирная организация здравоохранения ставит задачу добиться введения обязательного оспопрививания во всех странах и ликвидировать оспу во всем мире. Предохранительные прививки играют большую роль в профилактике полиомиелита, дифтерии, бруцеллеза и других заболеваний.

БИОСФЕРА И ЧЕЛОВЕК

БИОСФЕРА

Учение о биосфере¹ (от греч. *bios* — жизнь, *sphaira* — шар, оболочка) создано акад. В. И. Вернадским. Биосфера — часть оболочек земного шара (атмосферы, гидросферы, литосферы), которая заселена живыми существами. В. И. Вернадский определил биосферу как термодинамическую оболочку с температурой от +50 до —50° и давлением около 1 атм. Эти условия составляют границы жизни для большинства организмов (рис. 188).

Верхняя граница биосферы по последним данным поднимается выше 22 км над уровнем моря и ограничивается воздействием излучения. В океанах нижняя граница жизни простирается до глубин выше 10 км. В твердую земную оболочку (литосферу), где предел жизни ограничивается высокой температурой, организмы проникают до глубины 2—3 км.

Извлекая из недр и сжигая угли, нефть, газы; добывая руду и выплавляя чистые металлы; создавая сплавы, которых не существовало в природе, и новые химические элементы; рассеивая, наконец, продукты своей деятельности, человек значительно усилил биогенную миграцию элементов.

ПОНЯТИЕ О НООСФЕРЕ

С появлением человека биосфера приобрела новое качество на Земле. Деятельность человека — это очень мощный экологический фактор. В современный период существования нашей планеты наибольшие преобразования в биосфере осуществляются именно человеком. Распахивая огромные территории, вырубая леса, создавая крупные населенные пункты и промышленные предприятия, добывая полезные ископаемые, сооружая каналы, водохранилища, изменяя русла рек, проводя лесонасаждения, человек значительно изменяет природу. Деятельность человека сказывается на изменении климата, рельефа местности, состава атмосферы, видового и численного состава флоры и фауны. Использование атомной энергии повлекло за собой накопление радиоактивных веществ в атмосферном воздухе и мировом океане.

Все живые организмы в своей совокупности образуют биомассу планеты. По весу биомасса составляет около 0,01% веса земной коры. Но несмотря на незначительную общую биомассу, роль живых организмов в процессах, протекающих в биосфере, огромна. Деятельностью живых организмов обусловлен химический состав атмосферы, концентрация солей в гидросфере, в литосфере — образование одних и разрушение других горных пород, образование почвенного покрова и т. д.

¹ Термин «биосфера» впервые применил еще Ламарк.

Насколько каждая из оболочек Земли преобразена живыми организмами видно из следующих примеров.

Литосфера. Органогенные происхождения имеют известняки, образующиеся в морях из скелетов организмов; диатомит — из остатков одноклеточных водорослей; угли, горючие сланцы, нефть — из подвергшихся химическим превращениям остатков мягких тканей животных и растений.

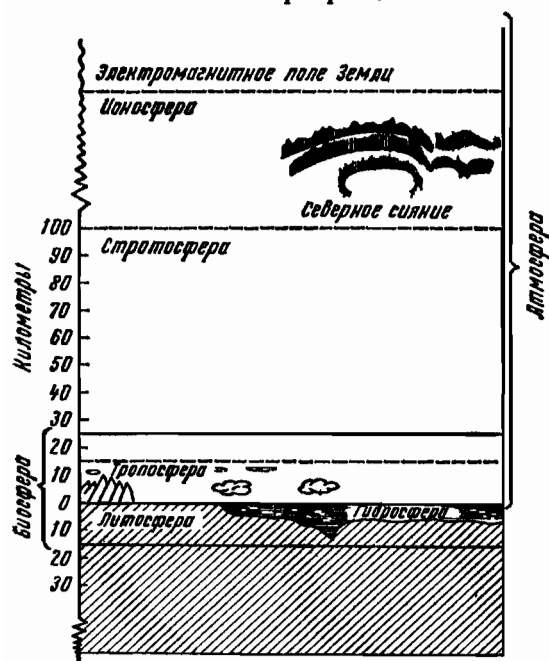


Рис. 188. Геосферы Земли.

Но организмы не только создают горные породы. Деятельность организмов непосредственно и косвенно способствует также и разрушению их. Как пример непосредственного воздействия можно указать на лишайники, разрушающие скалы химически своими ферментами и механически, — отрывая кусочки породы. Косвенная роль организмов видна из следующего. Природные воды содержат в своем составе растворенные, биогенного происхождения кислород и углекислый газ, а также органические соединения. Благодаря такому составу растворяющая способность природных вод значительно повышается и они разрушают многие горные породы.

Почва. Исходным материалом для почвообразования служат поверхностные слои горных пород. Из них под воздействием микроорганизмов, растений и животных формируется почвенный покров. Организмы концентрируют в своем составе биогенные элементы, после отмирания растений и животных и разложения их эти элементы переходят в состав почвы, благодаря чему в ней происходит аккумуляция биогенных элементов, а также накопление не полностью разложившихся органических веществ. В почве находится огромное количество микроорганизмов. Так, в одном грамме чернозема число их достигает $25 \cdot 10^6$. Таким образом, почва имеет биогенное происхождение, состоящее из неорганических и органических соединений и живых организмов. Вне биосферы возникновение и существование почвы невозможно. Почва — среда обитания многих организмов, из нее растения черпают питательные вещества и воду.

Атмосфера. Химический состав атмосферы регулируется деятельностью животных организмов. Сухой воздух приземного слоя атмосферы состоит (в объемных процентах) из азота — 78,084; кислорода — 20,946; аргона — 0,934; углекислого газа — 0,033. Из четырех основных газов, составляющих атмосферу, только аргон не связан с жизнедеятельностью организмов, а поступление и расход кислорода, азота и углекислого газа регулируется организмами (см. круговорот веществ в природе в главе IV).

В верхних слоях тропосферы из кислорода образуется озон. Молекулы озона поглощают губительные для жизни ультрафиолетовые лучи. Благодаря озоновому экрану — результату жизнедеятельности организмов — возможно существование жизни на Земле. Говоря словами Вернадского: «Жизнь как бы сама создала себе область жизни».

Гидросфера. Химический состав природных вод формируется под воздействием организмов непосредственно и косвенно. Живые организмы и продукты их жизнедеятельности способствуют разрушению горных пород и вымыванию из них ряда веществ. С речным стоком эти вещества поступают в Мировой океан. В пресных и особенно в морских водах растворенные вещества концентрируются многими организмами. Например, железо вносится в море в виде соединений с органическими веществами. Часть из этого железа осаждается биогенным путем: накапливается в скелетах саркодовых, иглокожих, в морских водорослях.

Миграция элементов. Живыми организмами осуществляется миграция элементов из литосферы в гидросферу и почву, обмен элементами между гидросферой, почвой и атмосферой, между сушей и морем, осуществляется круговорот воды, углерода, азота и других веществ, входящих в состав живого вещества. «Жизнь — писал В. И. Вернадский, — захватывает значительную часть атомов, составляющих материю земной поверхности. Под ее влиянием эти атомы находятся в непрерывном интенсивном движении. Из них все время создаются миллионы разнообразнейших соединений. И этот процесс длится без перерыва десятки миллионов лет, от древнейших, археозойских эр до нашего времени. На земной поверхности нет химической силы более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом». Достаточно сказать, что ежегодно на Земле образуется $4 \cdot 10^{11}$ т органического вещества.

Большая роль живых организмов в биосфере связана с их способностью:

- 1) аккумулировать и трансформировать солнечную энергию;
- 2) размножаться и этим обеспечивать непрерывность своей деятельности, результаты которой накапливаются во времени;
- 3) совершать химические реакции с такой скоростью, которая во много раз превышает скорость реакций в неживой природе.

В. И. Вернадский пришел к заключению, что человечество образует в совокупности новую оболочку Земли — ноосферу (от греч. по — разум), т. е. сферу разумной жизни.

Из всемирной истории известно, что человек далеко не всегда, к сожалению, разумно подходил, да и сейчас еще подходит к использованию природных богатств нашей планеты. В результате нерациональной деятельности человека только на протяжении нескольких последних столетий безвозвратно истреблено много видов животных. Нередко гидротехнические сооружения лишают рыбу возможности достигнуть нерестилища. Спуск недостаточно очищенных промышленных отходов в водоемы губит в них жизнь. Вырубка лесов без учета их воспроизведения приводит к обмелению рек и эрозии почв.

Уменьшение площади лесов, все увеличивающиеся площади возделываемых культур, испаряющих значительное количество воды, рост городов, дорог и других территорий с покрытиями, препятствующими проникновению воды в почву, приводят к обеднению почвы водой, что затрудняет вегетацию растений. Вместе с тем увеличивается потребность в воде для бытовых и промышленных нужд. Перед человечеством нависла угроза водного голода. Проблема пресной воды должна быть решена в ближайшие годы.

Природа нуждается в разумном, рациональном использовании ее ресурсов.

Уже в первые годы Советской власти за подписью Председателя Совета Народных Комиссаров В. И. Ленина было принято несколько декретов об охране природы. В настоящее время во всех союзных республиках действуют законы об охране природы, принятые Верховными Советами этих республик.

Деятельность человека по преобразованию природы влекла и влечет за собой изменение ареалов многих болезней, связанных с природными факторами. Так, на территориях пустынь в прошлом не регистрировались местные заболевания аскаридозом, так как в почве было недостаточно влаги для выживания яиц аскариды. Но одновременно со строительством ирригационных систем климат в этих местностях изменился, приблизился к влажным субтропикам и одновременно появились местные очаги аскаридоза.

В ОАР в результате расширения сети ирригационных систем возросла заболеваемость шистосоматозом, так как увеличилась площадь биотопов, заселяемых моллюсками — промежуточными хозяевами кровяной двуустки.

Желтая лихорадка первоначально встречалась лишь в Западной и Центральной Африке, где была болезнью приматов, передаваемой комарами, обитающими в джунглях. В дальнейшем, когда один из видов комаров, передающих вирус желтой лихорадки, *Aedes aegypti* стал обитать вблизи человеческого жилья, стал синантропным (от греч. *syn* — вместе и *anthropos* — человек, т. е. обитающий вместе с человеком) видом, появились внутригородские очаги желтой лихорадки. Когда же вместе с европейцами и неграми-невольниками в тропическую Америку проник возбудитель желтой лихорадки и комар *Aedes aegypti*, там возникли сначала внутригородские очаги, а затем вторичные природные очаги. В последних хозяевами для возбудителя стали американские (широкоусые) обезьяны, а переносчиками — американские виды комаров.

Осушительные борьбы как с вредителями сельского хозяйства, так и с животными — переносчиками различных болезней — требует обязательного учета отношений, складывающихся в биоценозе. В противном случае проводимые мероприятия, помимо нерационального расхода средств, могут оказаться даже вредными. Так, использование ДДТ для борьбы с вредителями сельского хозяйства привело в Америке в ряде случаев к противоположному результату: численность вредителей увеличилась. Оказалось, что от яда погибли естественные враги насекомых-вредителей.

Другим примером нерациональных мероприятий может служить осушка болот путем дренажа в одном из штатов Индии. Так были уничтожены места выплода ряда безвредных видов комаров, но значительно увеличилась численность главного переносчика малярии в той местности — *Anopheles listoni*. Личинки этого комара успешно развиваются в дренажных канавах с медленно текущей водой. В результате нерациональных «оздоровительных» мероприятий заболеваемость малярией возросла. Нерациональное использование природных ресурсов нередко влечет за собой нарушение равновесия в биологических сообществах.

МЕЖДУНАРОДНАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОГРАММА

Численность населения Земли в настоящее время превысила 3 млрд. В 2000 г. она будет достигать примерно 6 млрд. человек. Это значит, что, для того чтобы прокормить человечество через 30 лет, потребуется продуктов в 2 раза больше, чем теперь. Если в настоящее время во всем мире производится 900—950 млн. всех видов зерна, то к 2000 г. это количество необходимо будет увеличить не менее чем в 2,5 раза. Уже сейчас в мире производится пищевого белка вдвое меньше, чем необходимо для полноценного питания всего населения земного шара. По данным ЮНЕСКО, Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ) и других авторитетных организаций, две трети населения планеты не имеют полноценного питания (в первую очередь это население слаборазвитых стран). Разумеется, создавшееся положение — это следствие не столько

биологических, сколько социальных причин. Но, с другой стороны, проблема обеспечения всего населения полноценным питанием имеет и биологические аспекты. Человечество получает от живой природы не только питание, а и шерсть, кожи, древесину, бумагу...

Быстрый рост населения и интенсивное развитие промышленности влекут за собой все возрастающее использование ресурсов живой природы. При этом нередко нерациональное использование природных богатств приводит к нарушению биологического равновесия в некоторых сообществах и даже к их истощению и гибели. Все это ставит задачу выяснения мировых ресурсов биосферы для разработки наиболее рациональных методов их использования. С этой целью в 1966 г. создана специальная организация — Международная биологическая программа. Ее задача заключается в том, чтобы выяснить *биологическую продуктивность* естественных и созданных человеком наземных и водных растительных и животных сообществ, ответить на вопрос, как, не истощая ресурсы живой природы, обеспечить возрастающую численность всего человечества пищей, одеждой и другими продуктами, получаемыми из биосферы.

Что такое биологическая продуктивность? Как известно, основными создателями органического вещества являются зеленые растения, использующие для синтеза солнечную энергию. Биомассу растений, образующуюся в единицу времени, называют первичной продуктивностью.

В результате существующих в природе цепей питания можно говорить о вторичных и третичных уровнях продуктивности. Разумеется, что общее количество энергии, переходящей в каждый следующий трофический уровень, уменьшается.

Так, растения в среднем аккумулируют 0,1—0,3% солнечной энергии, падающей на их поверхность. Организмы вторичного трофического уровня — растительноядные животные — большую часть съеденной пищи используют на создание тепла и на выработку энергии, необходимой для локомоторной деятельности. Они потребляют около 10% энергии, накопленной растениями, а плотоядные первого порядка (третий трофический уровень) — около 10% энергии, содержащейся в биомассе растительноядных.

В глобальном масштабе общая биомасса первичной продуктивности огромна. Общая первичная продуктивность суши составляет 53 млрд. т., в том числе на долю лесов земного шара приходится 8 млрд. т. органического вещества за год. Но первичная продуктивность растительных сообществ весьма различна в зависимости от географической широты местности. Суммарная растительная масса на 1 га в тундре составляет 28,25 т., а в тропическом лесу — 524 т.

В умеренном поясе 1 га леса в год образует около 6 т древесины и 4 т листьев, что составляет приблизительно 46 млн. ккал. Вторичная продуктивность (в биомассе насекомых, птиц и других животных) в этом лесу, по-видимому, составляет от 0,8 до 3% от биомассы растений, т. е. около 500 тыс. ккал в год.

Первичная годовая продуктивность различных сообществ, созданных человеком, резко различна. Так, средняя мировая продуктивность в тоннах сухого вещества на 1 га составляет: пшеницы — 3,44, картофеля — 3,85, риса — 4,97, сахарной свеклы — 7,65 и т. д.

Общая первичная продуктивность фитопланктона мирового океана составляет 50 млрд. т в год. Большинство образователей этой биомассы — одноклеточные водоросли — отмирают, падают на дно и органическое вещество их разрушается сапрофитами. Лишь около 0,01% из первичной продуктивности Мирового океана доходит через длинную цепь трофических уровней до человека в виде пищи и химической энергии.

На суше также значительная часть первичной продукции разрушается сапрофитами. Собираемый человеком урожай составляет менее 0,5% общей биологической продуктивности поля.

Вопрос о том, насколько эффективно используют энергию первичной продуктивности организмы, относящиеся к следующим трофическим уровням, мало изучен.

Из используемых человеком организмов, создающих вторичную продуктивность, лучше других изучены пресноводные рыбы. Они в рыбоводческих хозяйствах дают около 1,7% первичной продуктивности.

Следует признать, что сведения, которыми располагает наука по вопросу о биологической продуктивности различных сообществ и отдельных видов организмов, еще очень отрывочны и недостаточны для полного научного прогнозирования. В связи с этим в порядке реализации Международной биологической программы создан ряд международных комиссий, изучающих продуктивность организмов на всех уровнях организации.

На клеточном уровне изучаются процессы фотосинтеза, синтеза и ресинтеза живого вещества; на организмовом — продуктивность различных видов животных и растений; на биоценотическом — продуктивность наземных и водных сообществ растений и животных; наконец, на глобальном уровне — продуктивность всей биосферы.

Комитет по управлению и использованию ресурсов собирает сведения о генофонде культурных растений и домашних животных, изучает лучшие селекционные сорта, рекомендует их для интродукции в новые районы.

Специальный комитет занимается вопросами охраны природы. Его задача — разработка научных основ всемирной программы сохранения территорий, важных в биологическом отношении, для научных исследований в будущем.

Существует и комитет по выяснению приспособляемости человека. В его задачу входит изучение физического развития, работоспособности, заболеваемости человека в резко различных климатических и ландшафтных условиях.

Конечная цель Международной биологической программы — выработка рекомендации, как человечеству обеспечить себя полноценным питанием, а промышленность сырьем, как создать наиболее экономически выгодные искусственные сообщества организмов в различных зонах земного шара, как использовать живую природу, не истощая ее ресурсов, не нарушая существующей в ней гармонии.

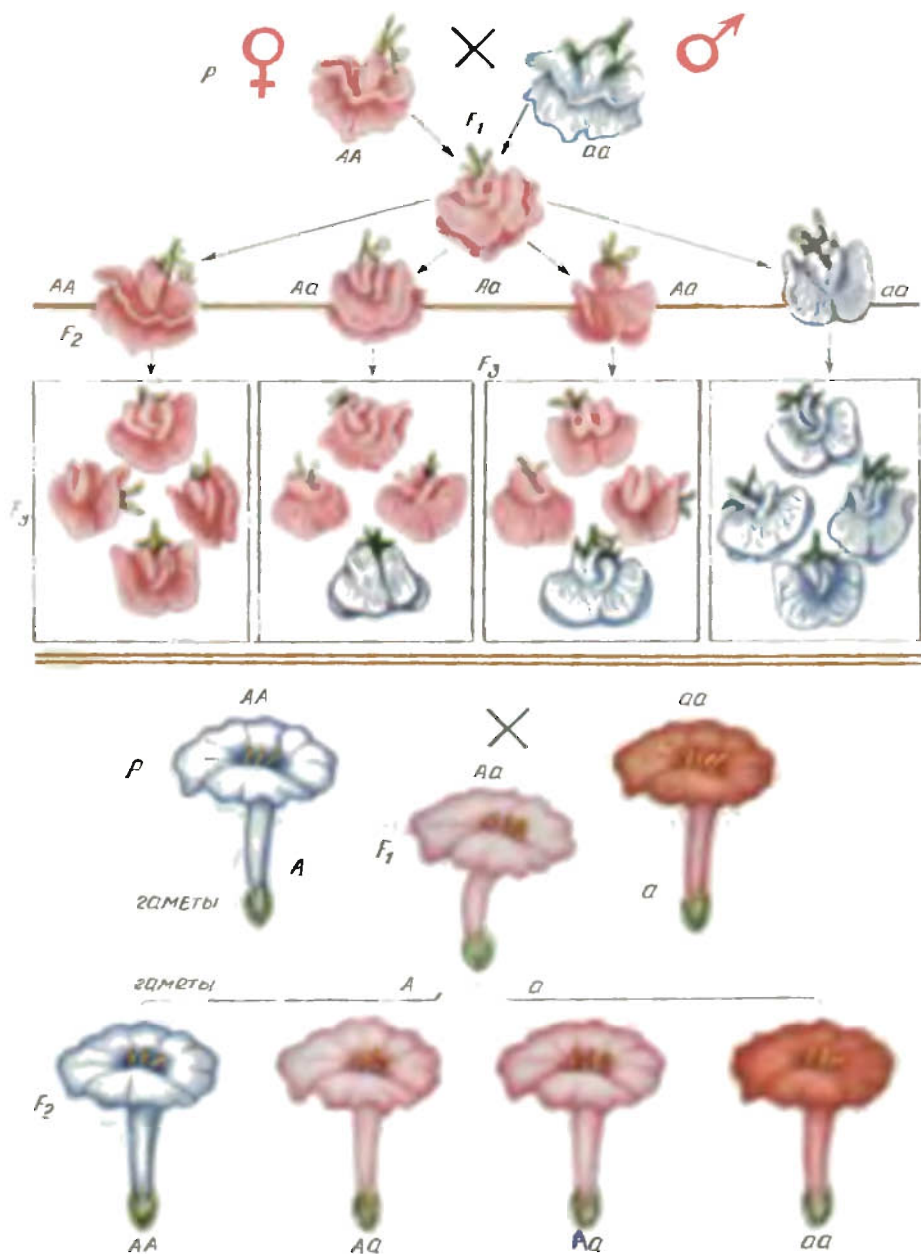


Таблица I. Моногибридное скрещивание

A — первый и второй законы Менделя на примере скрещивания гомозиготных рас гороха, отличающихся одной парой альтернативных признаков — окраской венчика (пурпурный — белый); F_1 — единообразие гибридного поколения по фенотипу и генотипу при полном доминировании одного из признаков (пурпурная окраска венчика); F_2 — расщепление в отношении 3:1 по фенотипу и 1:2:1 по генотипу. 50% потомков F_2 — гибриды, дающие в последующих поколениях (F_3 и др.) расщепление, 25% — чистосортные гомозиготные особи, доминантные (пурпурные) и 25% — чистосортные, рецессивные (белые).

Б — неполное доминирование на примере наследования окраски венчика «ночной красавицы». В первом гибридном поколении (F_1) особи единообразны, но имеют розовую окраску (промежуточное выражение признака). Во втором гибридном поколении (F_2) в связи с неполным доминированием отчетливо видно расщепление по генотипу в отношении 1:2:1.

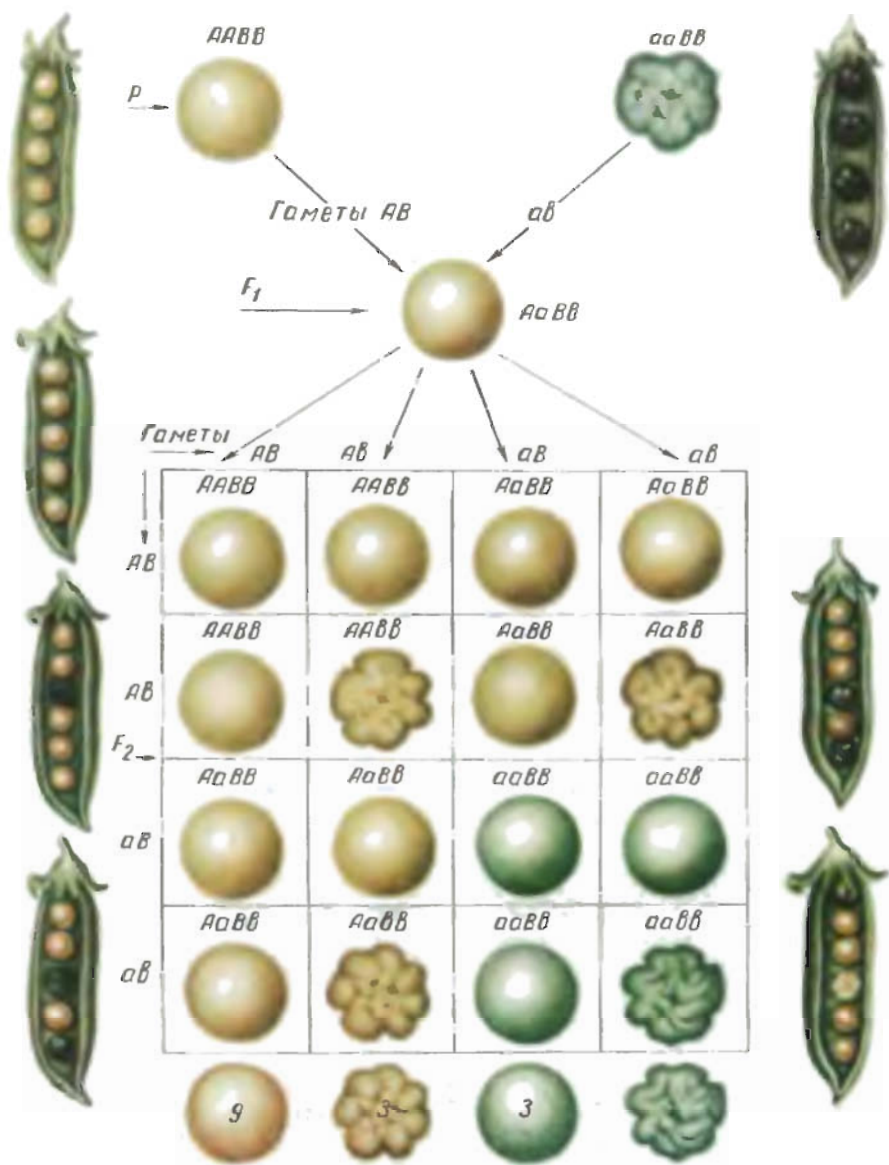


Таблица II. Дигибридное скрещивание

Третий закон Менделя на примере скрещивания гомозиготных растений гороха, отличающихся двумя парами альтернативных признаков: окраска семян (желтые — зеленые) и формой семян (гладкие — морщинистые). Для второго гибридного поколения (F_2) характерно расщепление в отношении 9:3:3:1 по фенотипу и 1:2:2:4:1:2:1:2:1 — по генотипу. В результате независимого расщепления признаков появились особи с комбинацией признаков, не свойственной ни родительским, ни дедовским формам ($AAbb$, $Aabb$, $aaBB$, $aaBb$)

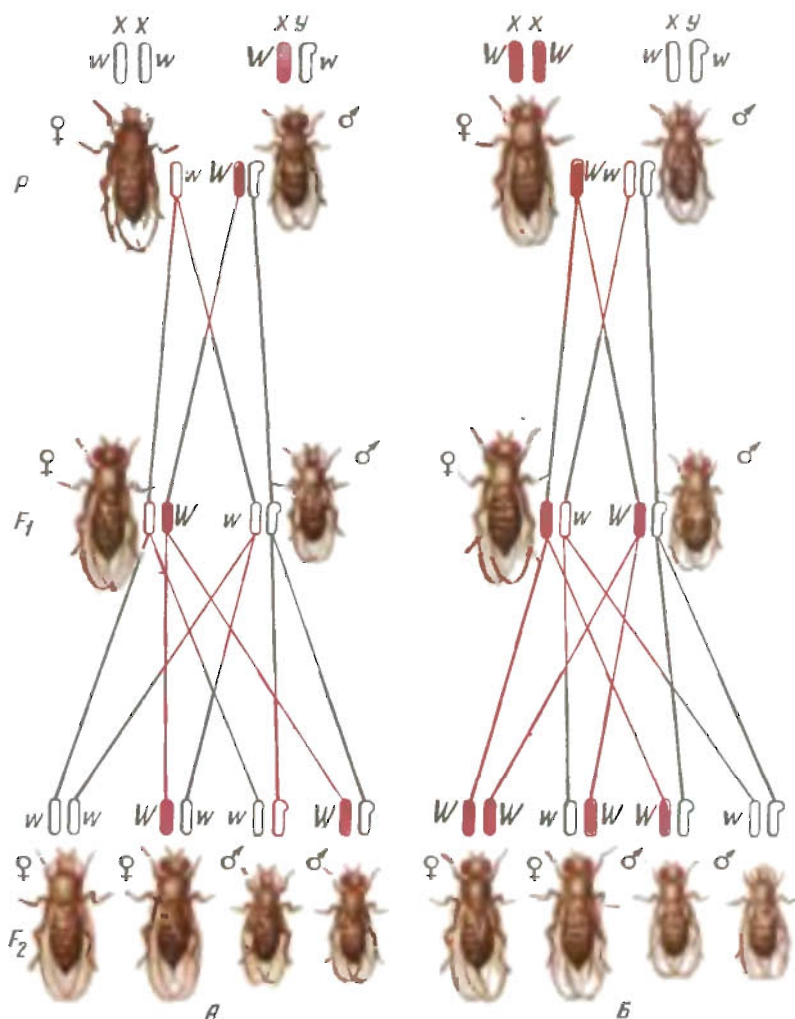


Таблица III. Наследование, сцепленное с полом на примере окраски глаз у дрозофилы

X хромосома изображена ровной палочкой, Y хромосома — палочкой с загнутым концом. Аллельные гены доминантный ген красной окраски глаз (X^W) и рецессивный ген белой окраски глаз (X^w) находятся в X хромосоме. Y хромосома генов аллельных этой паре, не содержит.

A — скрещивание белоглазой гомозиготной самки (X^wX^w) с красноглазым самцом (X^WY). В первом поколении все самки красноглазые гетерозиготные (X^WX^w), самцы белоглазые (X^wY). Во втором поколении имеет место расщепление: половина самок красноглазых гетерозиготных (X^WX^w) и половина белоглазых (X^wX^w), половина самцов красноглазых (X^WY), половина — белоглазых (X^wY).

Б — скрещивание красноглазой гомозиготной самки (X^WX^W) с белоглазым самцом (X^wY). В первом поколении все красноглазые самки и самцы гетерозиготные (X^WX^w и X^WY). Во втором поколении все самки красноглазые, но из них половина гомозиготных (X^WX^W) и половина гетерозиготных (X^WX^w). Из самцов половина красноглазых (X^WY) и половина белоглазых (X^wY).

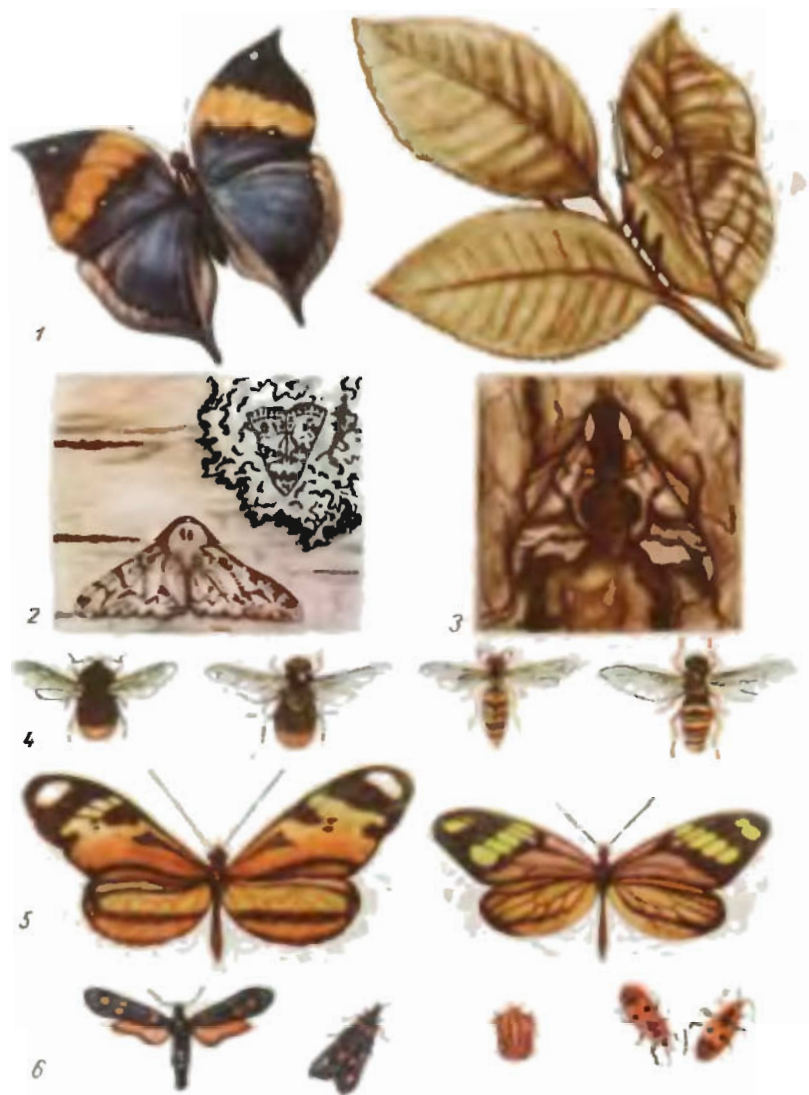


Таблица IV. Покровительственная окраска и мимикрия у насекомых

1 — бабочка каллима в полете и на ветке бука; 2 — покровительственная, защитная окраска березовой пяденицы (внизу) и совки гаммы (вверху на лишайнике); 3 — глазчатый бражник на коре дерева; 4 — мимикрия: мухи, подражающие жалящим насекомым. Левая пара — шмель и похожая на него журчалка шмелевидная; правая пара — оса и муха журчалка осовидная; 5 — слева «ядовитая» тропическая бабочка геликониды, справа подражающая ей окраской крыльев съедобная дизморфина; 6 — предупреждающая окраска у несъедобных насекомых: нестриянка таволговая в полете и со сложенными крыльями, итальянский клоп, красноклоп бескрылый — «солдатик».

(к главе XIV)

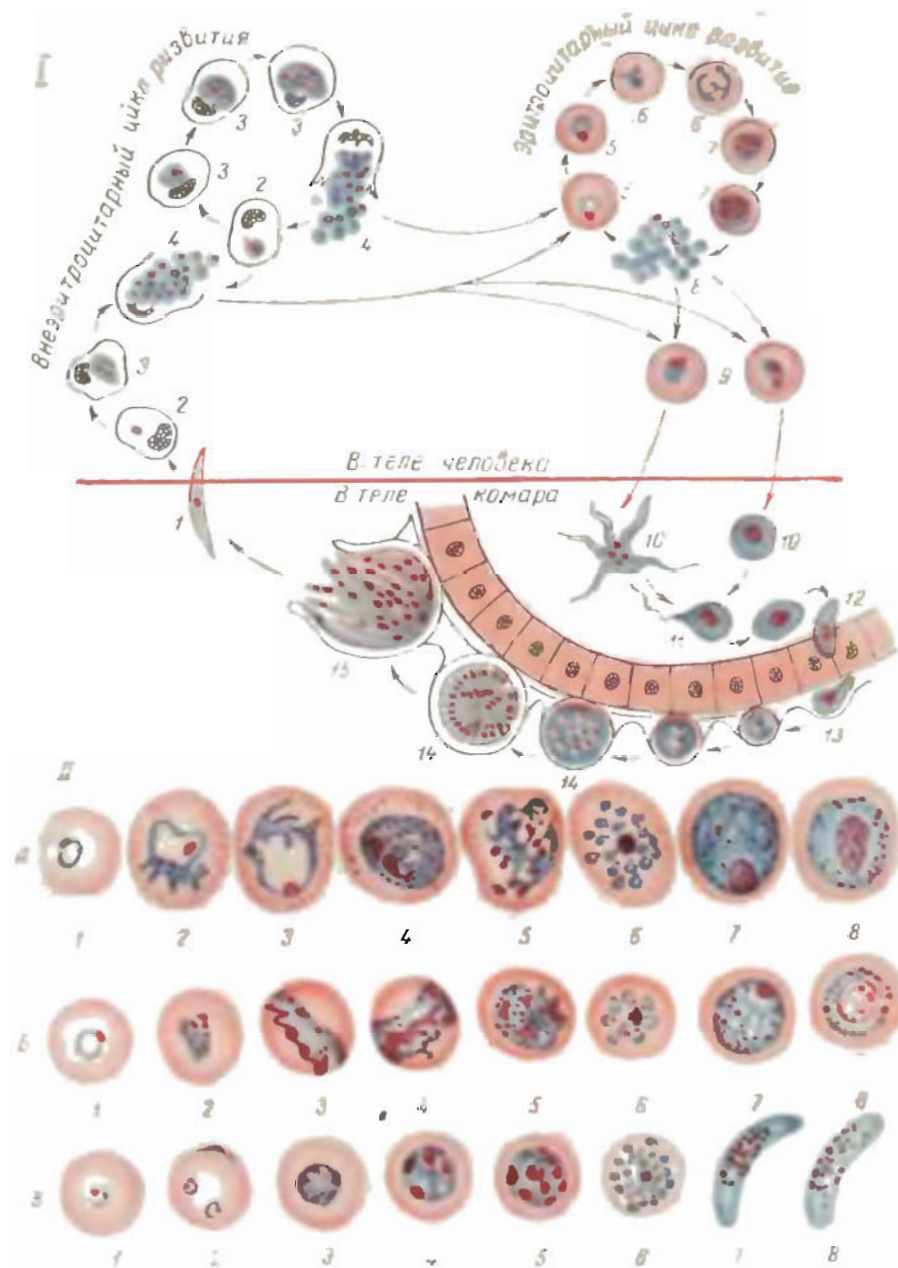


Таблица V. Малярийный плазмодий

I — жизненный цикл малярийного плазмодия (*Plasmodium vivax*).

1 — спорозонт, вышедший из протока слюнной железы комара; 2, 3 — развитие криптозонта в ретикуло-эндотелиальной ткани человека; 4 — выход мерозоитов из клетки; 5 — схизонт в стадии кольца в эритроците; 6 — амёбовидные схизонты; 7 — схизогония (меруляция); 8 — мерозонты, вышедшие из эритроцита; 9 — гаметоциты; 10 — слева — образование микрогамет, справа — макрогамета; 11 — образование зиготы; 12 — оокинета; 13, 14 — ооциста; 15 — выход спорозонта из спороцисты в теле комара.

II — сравнительная морфология возбудителей малярии человека в мазке крови.

A — *Plasmodium vivax*; B — *Plasmodium malariae*; B — *Plasmodium falciparum*; 1, 2 — стадии кольца; 3, 4 — амёбовидные схизонты; 5, 6 — схизогонез (меруляция); 7, 8 — гаметоциты.

Таблица VI. Гомология органов

I — кости скелета передней конечности наземных позвоночных.

Верхний ряд: передние конечности саламандры, черепахи, крокодила, птицы. Нижний ряд: передние конечности летучей мыши, кита, крота, человека.

1 — плечевая кость; 2 — лучевая; 3 — локтевая; 4 — кости запястья; 5 — кости пясти; 6 — фаланги пальцев.

II — головной мозг позвоночных: А — костистой рыбы; Б — амфибии; В — рептилии; Г — птицы; Д — млекопитающего (кролика).

1 — обонятельные доли; 2 — передний мозг (большие полушария); 3 — промежуточный мозг; 4 — средний мозг; 5 — мозжечок; 6 — продолговатый мозг.

Гомологичные части органов отмечены одинаковым цветом

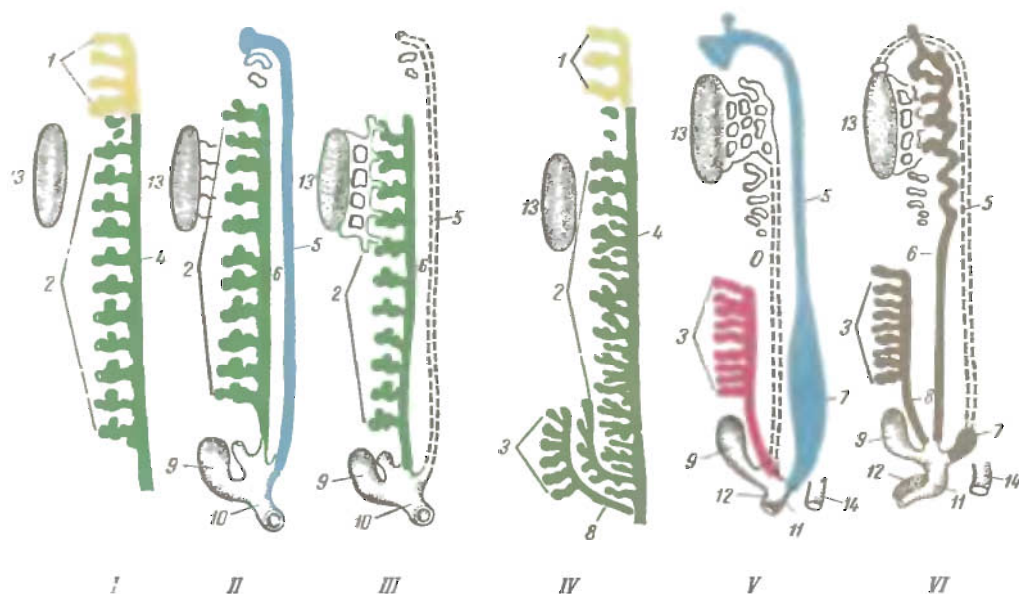
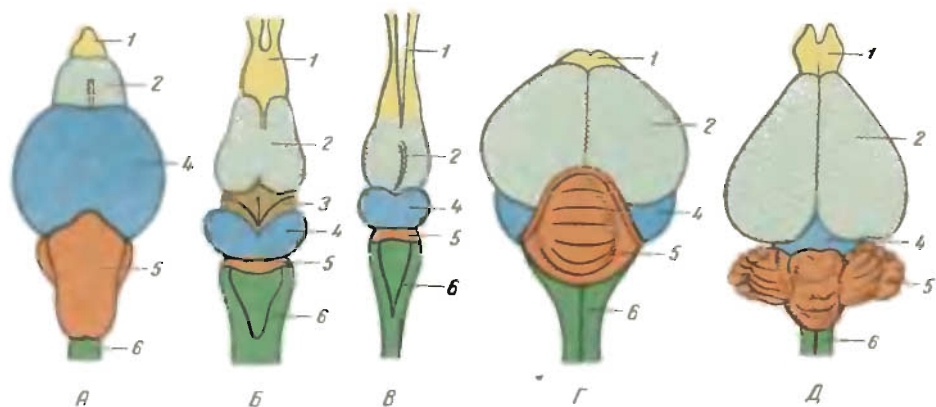
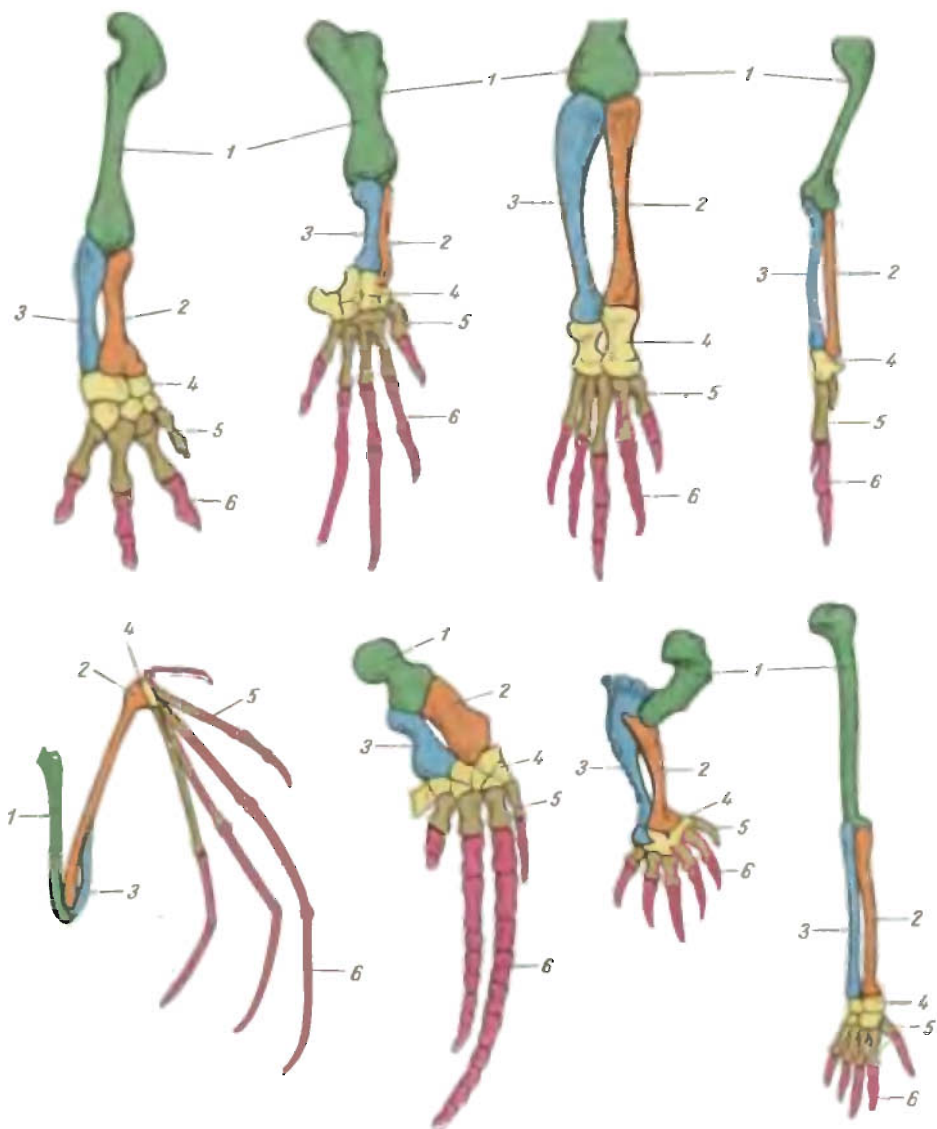


Таблица VII. Развитие выделительной и половой систем у позвоночных

I — нейтральный зародыш с соединением у низшего позвоночного. II — самка наземного позвоночного. III — самец наземного позвоночного. IV — нейтральный зародыш высшей позвоночной. V — самка высшего позвоночного, VI — самец высшего позвоночного.

1 — нефрос (преточка); 2 — мезонефроз (первичная почка); 3 — вторичная почка; 4 — пронефрический канал; 5 — мочевыводящий канал; 6 — вольфов канал; 7 — матка; 8 — мочевой пузырь; 9 — мочевой пузырь; 10 — клоака; 11 — мочеполовой синус; 12 — половой лист (самец или ли ор (самка); 13 — половая железа; 14 — задняя кишка.



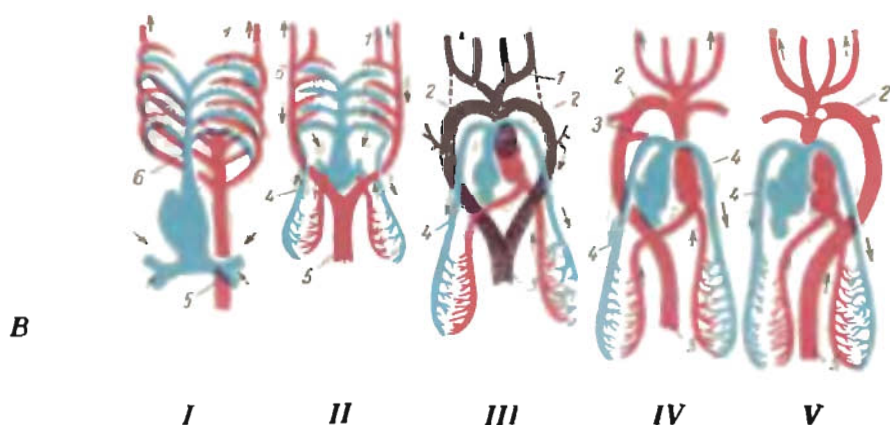
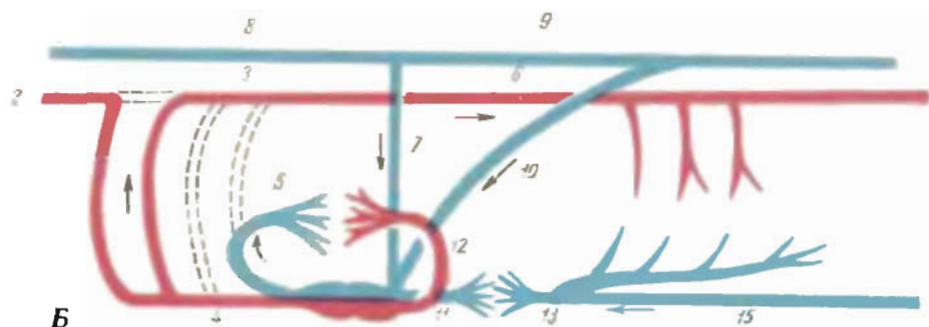
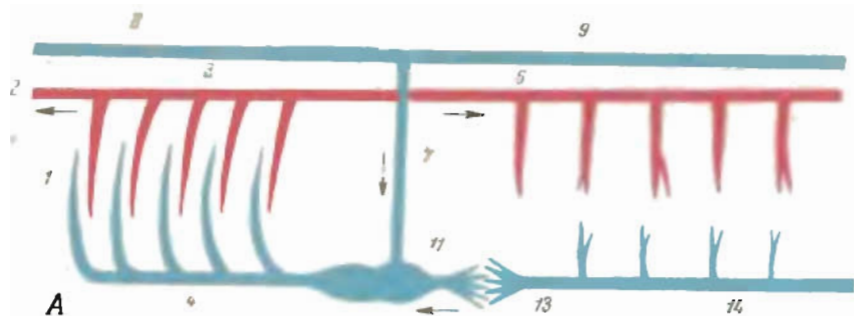


Таблица VIII. Сравнительная морфология органов кровообращения

А, Б — схема кровообращения рыбы и наземного позвоночного.

1 — жабберные артерии; *2* — сонная артерия; *3, 6* — спинная аорта; *4* — брюшная аорта; *5* — легочная артерия; *7* — кювьеров проток; *8, 9* — передняя и задняя кардинальные вены; *10* — задняя полая вена; *11* — печеночная вена; *12* — легочная вена; *13* — воротная вена печени; *14* — подкишечная вена; *15* — брюшной сосуд.

В — схема кровообращения и изменений жабберных артерий у различных позвоночных (сосуды изображены с брюшной стороны): *I* — рыба; *II* — двоякодышащая рыба; *III* — бесхвостая амфибия; *IV* — птица; *V* — млекопитающее.

1 — первая пара жабберных артериальных дуг (у наземных общие сонные артерии); *2* — вторая пара жабберных артериальных дуг (дуги аорты у наземных), *3* — третья пара жабберных артериальных дуг; *4* — четвертая пара жабберных артериальных дуг (легочные артерии наземных); *5* — спинная аорта; *6* — брюшная аорта.

Стрелки показывают направление движения крови.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абиотические факторы среды** 451
Авитаминоз 48
Автогенетические теории 261
Авторадиография 21, 68
Автоплоидия 278
Авторепродукция 34, 47, 67
Адекватность реакций 79
Аденин 45, 47, 57, 136, 220
Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) 27, 59—61, 71, 80, 81
Азот 75
Активный перенос 56
Альвеококк 346
Амнион 173
Аллополиплоиды 278
Амеба дизентерийная 314
 — кишечная 315
 — пресноводная 313
Амебондные движения 79
Аминокислотный фонд 42
Аминокислоты 42, 57, 58, 69, 136
Амитоз 65
Амнион 173
Амниоты 173, 410
Амфибии 407
 — дыхательная система 408
 — кровеносная система 409
 — нервная система 409
 — размножение 409
 — филогения 409, 441
Амфотерность 42
Анабиоз 455
Анаболия 270
Анатомия 5
Анафаза 63
Анаэробы 73
Анемия серповидно-клеточная 43, 118, 160
Анизогамия 92
Анкилостома 356
Аномалии развития 182
Антибиотики 458
Антибиоз 457
Антигены 462
Антидарвинизм в России 258
Антикодон 136
Антитела 462
Антропогенез, этапы 449
Антропология 6
Анэуплоидия 144, 146
Аристотель 8
Ароморфоз (определение) 272
Архаллакис 271
Аскарида 352
 — патогенное значение 354
Ассимиляция 51
Асидия 397
Аутолиз 66
Аутосомы 35
Аутотрофные организмы 69
Аутофагия клеток 57
Аэробы 73
Баброчицы семейство 385
Бактерии тип 290
Безусловные рефлексы 84
Белки 41
 — молекула 43
 — синтез 135—136
 — специфичность 43
Бесчерепные 398
 — ланцетник 398
Биномиальная кривая 154
Биогенетический закон 268—269
Биогеография 6, 265
Биогенные элементы 36
Биологический прогресс 271
Биология 5
 — методы исследования 7
 — общая 5
 — теоретическая основа медицины 11
 — этапы развития 7
Биосфера 462
Биоценоз 456
Биоценотический уровень организации 16
Бластодерма 168
Бластула 168
Близнецы конкордантные 156
 — дискордантные 156
Блохи отряд 381
Болезни природноочаговые 304
 — трансмиссивные 304
Бэра эмбриологические исследования 234, 237
Вавилова закон 151
Вакуоли 30
Вакуолярная система 26
Вариационный ряд 153
Вейсмана теория 261—262
Видовой уровень организации 16
Витамины 48
Вирхов 18
Вирусы 287
Включения 30
Власоглав человеческий 355
Вода 38
 — свободная 38
 — связанная 38
 — теплоемкость 38
 — теплопроводность 38
Водородная связь 37
Водоросли бурые 294
 — диатомовые 293
 — зеленые 293
 — красные 294
 — синезеленые 292
Вши (отряд) 379
Выделительная система бесхордовых 430
 — — хордовых 430, 431
Вымирание 273
Гаметоцит 317
Гаметогенез 94
Гаметы (строение) 93

- Гален 8
 Гаплоидный набор хромосом 35
 Гастрюляция 168
 Генетика 5, 109
 — и дарвинизм 274
 — история развития 109
 — молекулярная 134
 Генетическая информация 112, 164
 Генетические карты 131
 Генные мутации 148
 Генотип 113
 Генофонд 275
 Гены 36, 112, 135, 137
 — аллельные 112
 — взаимодействие 121
 — — комплементарное 121
 — — эпистатическое 123
 — группа сцепления 130
 — линейное расположение 131
 — тонкая структура 135
 Гермафродитизм 92
 Геронтология 5
 Гертвига опыты 174
 Гетерогония 106, 198
 Гетерозиготный организм 113, 115
 Гетероплоидия 144
 Гетеротрофные организмы 68
 Гетерохромосомы 35
 Гетерохронность 178
 Гиалоплазма 25
 Гипертрофия компенсаторная 210
 — регенерационная 209
 Гипертонический раствор 54
 Гиповитаминоз 48
 Гипотермия 455
 Гипофиз, гормоны 192
 Гишюкрат 8
 Гистогенез 170
 Гистология 5
 Гистоны 181
 Глаз фасеточный 367, 378
 Гликозиды 41
 Гликоген 40, 41, 69
 Гликолиз 59
 Глобальный уровень организации 16
 Глюкоза 40, 61, 71
 Голозойный тип питания 68
 Гомеостаз 453
 — биоценотический 14
 — экологический 456
 Гомозиготный организм 113, 115
 Гольджи комплекс 26
 Голосеменные 298
 Градиент физиологической активности 177
 Гранулы 30
 Граны 29
 Гребневика 326
 Грибы 294
 — лучистые 295
 Гуанин 45, 47, 57, 136, 220

 Дарвинизм 6, 236—283
 Движение, формы 79
 Девастация 359
 Девнация 271
 Дегельминтизация 359
 Дегенерация общая 272
 Дезоксирибоза 40
 Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)
 27, 45—48, 57—58, 62, 65—66, 97, 134—137,
 179—181
 Дензм 228

 Делеция 147
 Денатурация протоплазмы 50
 Дефинитивный хозяин 303
 Дианауза 454
 Дивергенция признаков 244, 250
 Дикроцелиоз 333
 Диктисомы 27
 Дипептид 42
 Диплоидный набор хромосом 34
 — — — человека 35
 Диполь 38
 Дисахариды 40
 Дискретность 13
 Дисперсионная среда 50
 — фаза 50
 Дисперсные системы 49
 Диссепименты 361
 Диссимилиация 51
 Дифиллоботриоз 346
 Дифференцированного петрифугирования
 метод 21
 Дифференцировка 15
 — зависящая 177
 — независимая 177
 Доминирование неполное 118
 Дробление 167
 Дрожжевые грибки 295
 Дыхательная система бесхордовых 428
 — — хордовых 428, 429

 Евгеника 161

 Жгутиковые, класс 306
 Желточный мешок 172
 Жизненный цикл клетки 62
 Жизнь, закономерности 12
 — определение 13
 — продолжительность 197
 — — у человека 198
 — субстрат 12
 — сущность 12
 Земноводные, класс 407
 Зигота 166
 Змеи 412
 — ядовитые 413

 Идиоадаптация 272
 Идиограмма 36
 Изменчивость 15, 112, 141
 — комбинативная 142
 — коррелятивная 242
 — методы изучения 153
 — мутационная 143
 — неопределенная 242
 — определенная 242
 Изогамия 91
 Изоляция 279
 — генетическая 279
 — географическая 279
 — экологическая 279
 Изотонический раствор 54
 Иммуниет 461
 — приобретенный 462
 Иммунологическая толерантность 214
 Инверсия 147
 Инстинкты 85
 Инфузория-туфелька 319
 Инфузория, балантидий 320
 — — патогенное значение 320
 Ионная связь 37
 Истинные растворы 49

 Капсула Шумлянского 431
 Каролизмфа 32

- Кариоплазма 22
- Кариотип человека 35
- Клетка, гибель 66
 - единица живого 20
 - методы исследования современные 20
 - осмотические свойства 54
 - открытие 17
 - размеры 21
 - рост 65
 - старение 66
 - строение 22
 - форма 22
- Кинетосомы 28
- Кишечнополостные 323
- Клеточная теория 237
 - — — — — Вирхова 18
 - — — — — Шванна 18
- Клеточный уровень организации 16
 - центр 27
- Клетчатка 40
- Клещи 370
 - аргазовые 374
 - иксодовые 371
 - поселковый 374
 - собачьи 372
 - таежный 373
- Коацервации явление 220
- Ковалентная связь 37
- Код 57
 - генетический 135
 - триплетный 57
- Кодон 136
- Кольчецы щетинконогие 361
- Комариные, семейство 382
 - — — — — гонотрофический цикл 382
- Конвергенция признаков 244
- Конкуренция 457
- Конъюгация 91
- Копуляция 91
- Крахмал 40
- Креационизм 224, 225
- Кребса цикл 73
- Критические периоды 178, 179
- Кроманьонцы 448
- Кроссинговер 97, 130
- Круговорот веществ в природе 74
 - азота 75
 - кислорода 76
 - углерода 75
- Круглоротые 402
 - миноги 402
- Культура тканей 215
- Коллоидный раствор 49
- Коферменты 53
- Кювье, теория катастроф 233
 - учение о типах 231
- Лайеля теория 236
- Ламарка законы 230
- Лейшмании 310
- Лентец широкий 346
- Лецитин 41
- Лизосомы 29
- Лиофилизация 213
 - метод 21
- Липиды 41
- Липопротеиды 41
- Листостебельные 296
- Личинок провизорные органы 186
- Личиночно-хордовые 396
 - асцидия 397
- Личиночно-хордовые, личиночный тип развития 164
- Лишайники 295
- Лотси теория 262
- Лямблии 311
 - патогенное значение 312
- Макрогаметоциты 317
- Макрогаметы 317
- Макромолекула 40
- Макросистемы биологические 16
- Мальпигиевы сосуды 369, 377, 430
- Макроэлементы 39
- Маларийные плазмодии 316, 317
 - — — — — стадии развития 316, 317
 - — — — — тропической 317
- Матричная РНК 48
- Матричный синтез 14
- Мезенхима 171
- Мезодерма 170, 171
 - способы образования 170
- Мезосистемы биологические 16
- Мейоз 96
- Межхромомерные нити 32
- Мембранные структуры 31
- Метаболизм 67
- Метаболический фонд 51
- Метагенез 106
- Метаморфоз 186, 365, 390, 394 396, 420
 - у земноводных 186
 - — — — — насекомых 186
- Метанефридии 363
- Мерцательное движение 80
- Метафаза 63
- Механоламаркизм 260
- Микоплазма 289
- Микрогаметоцит 317
- Микроманипулятор 20
- Микросистемы биологические 16
- Микроскопическая техника 20
- Мягроскопия люминесцентная 21
 - ультрафиолетовая 21
- Микрофибриллы 33
- Микроэлементы 37, 39
- Миксотрофы 70
- Мимикрия 249
- Митоз 62
 - фазы 63
- Митотический цикл 62
- Митохондрии 27
- Мицеллярный уровень организации 16
- Млекопитающие 416
 - система выделительная 417
 - — — — — дыхательная 417
 - — — — — нервная 418
 - — — — — пищеварительная 417
 - — — — — покровы тела 416
- Множественные аллели 126
- Модификации 141
- Моногибридные скрещивания 114
- Молекула белка 43
 - — — — — структура 44
- Молекулярный уровень организации 16
- Мономеры 40
- Моносахариды 40
- Моносомия 146
- Моноспермия 102
- Монофилия теория 274
- Морган Т. 110
- Морула 168
- Морфаллаксин 209

Морфология 5
 Морфологический прогресс 271
 Мохообразные 296, 297
 Мышечное движение 80
 Мутагенез индуцированный 149
 — радиационный 150
 — химический 149
 Мутации генные 148, 276
 — генеративные 148
 — доминантные 276
 — летальные 148
 — — причина наследственных болезней 159
 — рецессивные 276
 — соматические 148
 Мутон 135
 Мутуализм 458
 Мягкотелые 389

Наследование 113
 — сцепленное с полом 129
 Наследственность 15
 — и среда 139
 — псевдоцитоплазматическая 138
 — нехромосомная 137
 — хромосомная теория 127, 134
 — у человека 155
 — — методы изучения 155
 Насии 79, 82
 Науплиус 368
 Неандертальцы 448
 Нейросекреты 191
 Неличиночный тип развития 165
 Необратимость эволюции 273
 Неодарвинизм 261
 Неорганические соединения 38
 Нервная система бесхордовых 435
 — — хордовых 435
 Нехватки 147
 Ноосфера 463
 Нуклеиновые кислоты 45
 — — видовая специфичность 45
 Нуклеопротенд 33, 45
 Нуклеотиды 45

Обмен веществ 13, 67
 — — типы 67
 — — эволюция типов 73
 Общая дегенерация 272
 Овисты 163
 Овогенез 95
 Окраска покровительственная 248
 — предупреждающая 249
 Онтогенез 162
 — внутриутробный 165
 — личиночный 164
 — неличиночный 165
 — постэмбриональный 185
 — реализация действия генов 179
 — типы 164
 Ооцита 317
 Описторхоз 335
 Оперон 137
 Оплодотворение 100
 — двойное 105
 Опухоли злокачественные 195
 Организация живого структурная 13
 — — уровни 13
 Организменный уровень организации 16
 Органный уровень организации 16
 Органические соединения 40
 Органогенез 170, 171
 Органоиды 20, 21, 25
 Органы атавистические 267

— рудиментарные 267
 Ортобиоз 200
 Осемениение 98
 — искусственное 99
 Осмос 54
 Осмотический тип питания 68
 Осмотическое давление 54
 Острица 355
 Отбор естественный 245
 — — борьба за существование 246
 — — выживаемость наиболее приспособлен-
 ных 247
 — — дивергентный 279, 280
 — — интенсивность размножения 245
 — — стабилизирующий 281
 — искусственный 243
 — — бессознательный 243
 — — методический 243
 Оцененение 454

Палеонтология 6
 Панмиксия 279
 Папоротникообразные 297
 Паразитизм 301, 459
 — истинный 301
 Паразитология 6, 301
 Паранекроз протоплазмы 50
 Партогенез 102
 Патогенность паразитов 304
 Пауки 370
 Паукообразные 368
 Пенетрантность 140
 Пептидная связь 42
 Первичноротые 172, 301, 439
 Пиноцитоз 56
 Питекантроп 446, 449
 Пищеварительная система бесхордовых 426
 — — хордовых 426, 427
 Пиявки 364
 Плазмодесмы 30
 Плазмодиоз 54
 Планария 328
 Пластинная наследственность 137
 Пластиды 28
 Плацента 173
 Плейотропия 126
 Пол гетерогаметный 128
 — гомогаметный 128
 — хромосомное определение 128
 Покровы тела бесхордовых 421
 — — хордовых 421
 Покрытосеменные, тип 298
 Полимерия 123
 Полимеры 40
 Полипептид 42
 Полиплоидия 144
 Полисахариды 40
 Полиспермия 102
 Полифилин теория 273
 Половой диморфизм 107
 — хроматин 157
 Полухордовые 396
 Популяция 275
 — генетические процессы 277
 Порог раздражимости 77
 Пороки развития 182
 Постоянство числа хромосом, правило 34
 Постсинтетический период 62
 Постэмбриональный онтогенез, периоды 185
 Почкование 88
 Правило индивидуальности хромосом 34
 — независимого комбинирования призна-
 ков 119

- непрерывности хромосом 34
- парности хромосом 34
- постоянства числа хромосом 34
- Предетерминация 138
- Преснитетический период 62
- Пресмыкающиеся, класс 410
- Преформизм 162
- Продуктивность первичная 468
- Прометафаза 63
- Проницаемость 53
- Пропластиды 29
- Протеиды 45
- Протеины 41
- Протоплазма 22
 - коллоидное состояние 50
 - кристаллическое состояние 50
 - физико-химические свойства 49
 - элементарный состав 36
- Профаза 63
- Прозмбриональный период развития 165
- Психомаркизм 261
- Птицы 413
 - система выделительная 415
 - дыхательная 415
 - кровеносная 415
 - покровы тела 414
- Развитие 15
- Раздражимость 15, 77—86
 - организмов, имеющих нервную систему 83
 - не имеющих нервной системы 81
- Размножение 61, 87—108
 - бесполое 87
 - вегетативное 87
 - одноклеточных 87
 - многоклеточных животных 88
 - растений 89
 - спорообразование 87, 90
 - половое 90
 - биологическая роль 107
 - одноклеточных 91
 - многоклеточных 92
- Размножения органы бесхордовых 437
 - хордовых 437
- Растения, космическая роль 72
- Расщепления правило 116
- Реанимация 204
- Регенерационная гипертрофия 209
- Регенерация 205—211
 - репаративная 207
 - гетероморфоз 208
 - гомоморфоз 208
 - стимуляция 211
 - у млекопитающих 210
 - физиологическая 206
- Регуляция внутренняя 15
- Резервуарный хозяин 303
- Реканитуляция 268
- Реконы 135
- Репродукция 14, 87
- Рентгеноструктурный анализ 21
- Рептилии 410
- Рефлексы 84
 - безусловные 84
 - условные 85
- Рефлекторная дуга 84
- Рецепторы 77
- Рибоза 40
- Рибонуклеиновая кислота (РНК) 25, 45—48, 57—58, 134—137, 179—181
 - инициационная 58, 135, 136
 - матричная 48
 - рибосомная 48, 58
- транспортная 58
- Рибосомы 25, 26
- Рибулоза 40
- Рост 15, 189, 198
 - влияние факторов внешней среды 189
 - злокачественный 194
 - нейро-гуморальная регуляция 190
- Ростовые движения 79
- Рыбы, класс 404
 - кистеперые 406, 441
 - систематика 406
- Самовоспроизведение 14, 67
- Самобновление 14, 67
- Саркодовые 313
- Северцов А. Н., учение о биологическом морфофизиологическом прогрессе 271
- о филоэмбриогенезах 269
- Сент-Илер, принцип аналогов 232
 - равновесия 232
- Сигнальная система вторая 86
 - первая 86
- Сигнальные раздражители 85
- Симбиоз 458
- Синантроп 447, 449
- Синапс 84
- Синкариогамия 102
- Синойкия 459
- Синтез белка 57
 - матричный 14
- Синтетический период 62
- Систематика 5
- Скелет бесхордовых 423
 - хордовых 424
 - осевой 424
- Скрещивание анализирующее 117
 - моногибридное 114
 - полигибридное 119
- Смена функций 273
- Смерть 203
 - биологическая 203
 - клиническая 203
- Соли минеральные 39
- Солватные оболочки 38, 50
- Соматоплевра 361
- Сосальщик кошачий 335
 - кровяной 337
- ланцетовидный 333
- легочный 338
- печеночный 331
 - патогенное значение 333
- Сосудистая система бесхордовых 432
 - хордовых 433
- Сперматогенез 94
- Сперматозоиды 94
- Спланхноплевра 361
- Спорообразование 87, 90
- Спутники хромосомы 32
- Среда обитания 451
 - абиотические факторы 451
 - биотические факторы 455
- Супермутагены 149
- Субстрат жизни 12
- Сущность жизни, определение 12
- Старение, основные теории 199
- Стрекающие, подтип 323
 - класс гидродидных 324, 325
 - коралловые полипы 326
 - сцифониды 326
- Стронгилоидоз, возбудитель 357
- Структурная организация 13
- Сuspензия 49
- Сцепление генов 130

Таксисы 80, 83
 Теиноз 340
 Теория вечности жизни 218
 — двух поворотных пунктов 450
 — зародышевых листков 170
 Телофаза 63
 Тимин 45, 47, 57
 Тканевая несовместимость 213
 Тканевый уровень организации 16
 Токсоплазма 312
 Транслокация 147
 Трансплантация 212—215
 — виды 212
 — в медицинской практике 212
 — у растений 214
 Трансформизм 224
 — борьба с креационизмом 227
 Трёматодозы 331
 Триплет 136
 Трипаносома 308
 — патогенное значение 309
 Трихинелла 358
 — патогенное значение 358
 Трихомонады 311
 Тропизмы 79, 81
 Трофобласт 168
 Тупики эволюции 273
 Тургорные движения 79
 Углеводы 40
 Удвоение 147
 Ультрамикроразмеры 37
 Урацил 45, 57, 136
 Условный рефлекс 85
 Фагоцитоз 56
 Фагоциты 461
 Фазового контраста метод 21
 Фенокопии 180, 183
 Фенотип 113
 Ферменты 51
 Физиологический раствор 54
 Филогенез 162
 Филогения хордовых 441
 Филоэмбриогенез 269
 Фитонциды 458
 Фотопериодизм 453
 Фотосинтез 70—72
 Фотосинтезирующие организмы 70
 Хемосинтез 72
 Хемосинтезирующие организмы 70
 Хлоропласты 29
 Хордовые, тип 395
 — подтипы 395
 — филогения 441
 Хорион 173
 Хроматиды 63, 65, 97
 Хроматин 32
 Хромомеры 32
 Хромомемы 33
 Хромопласты 29
 Хромопротенды 45
 Хромосомные aberrации 147
 — болезни 157
 Хромосомы 32
 — гаплоидный набор 35
 — гомологичные 34, 36
 — диплоидный набор 34
 — негомологичные 34, 36
 — плечи 32
 — спутники 32

Целлюлоза 40
 Целлюлярная патология Вирхова 18
 Целостность 13
 Центриоли 27
 Центросома 27
 Центромера 32
 Цепень вооруженный 340
 — карликовый 344
 — невооруженный 343
 Циклические элементы 75
 Циклоз 79
 Цистрон 135
 Цитозин 45
 Цитология 5, 20
 Цитоплазма 22, 23
 Цитоплазматический матрикс 25
 Цитоплазматическая мембрана 30
 Человека происхождение 443—450
 — палеонтологические данные 445
 — отличия от животных 444
 Черви кольчатые, тип 360
 Черви круглые, тип 349
 Черви плоские, тип 327
 Чередувание поколений 103
 — у животных 106
 — растений 104
 Чесоточный зудень 371
 «Чистоты гамет» гипотеза 117
 Чистые линии Иогансена 275
 Шванн Теодор 17
 — клеточная теория 17
 Шистосоматоз 337
 Эволюционный процесс направления 272
 Эвглена зеленая 307
 Экология 6, 451
 Экологическая сукцессия 456
 Эксперимент 7
 Эксплантация 215
 Экспрессивность 140
 Электронный микроскоп 21
 Элементарная мембрана 31
 Эмбриогенез 166
 — стадия гаструляции 168
 — дробления 167
 — зиготы 166
 Эмбриология 5
 — эволюционная 267
 Эмбриональные клетки 168
 Эйдоморфоз 209
 Эидоплазматическая сеть 26
 Энтеробиоз 355
 Эпигенез 162, 163
 Эпиморфоз 209
 Эпистаз 123
 Эффекторы 78
 Эхинококк 345
 — патогенное значение 346
 Ювенильный период 185
 — не прямое развитие 186
 — прямое развитие 185
 Ядерно-плазменное отношение 31
 Ядерный сок 32
 Ядро интерфазное 32
 — размеры 31
 — форма 31
 Ядрышки 32, 63
 Яйца изолецитальные 165
 — телелецитальные 165
 — центролецитальные 165

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Введение	5
Раздел первый	12
ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СУЩЕСТВОВАНИЯ ЖИВОГО	
Глава II. Сущность жизни	12
Глава III. Клетка	17
История учения о клетке	17
Структурные компоненты клетки	21
Структурные компоненты цитоплазмы	22
Структурные компоненты ядра	31
Химический состав протоплазмы	36
Неорганические соединения	38
Органические соединения	40
Физико-химические свойства протоплазмы	49
Обмен веществ и энергии в клетке	51
Закономерности поступления веществ в клетку	53
Биосинтез белка	57
Энергетические процессы, обеспечивающие жизнедеятельность клетки	59
Размножение клеток	61
Жизненный цикл клетки	62
Митоз	62
Амитоз	65
Рост и обновление клеточных комплексов	65
Старение и гибель клетки	66
Глава IV. Обмен веществ и энергии	67
Типы обмена веществ	67
Общая характеристика обмена веществ и энергии	67
Гетеротрофные, аутоотрофные и миксотрофные организмы	68
Космическая роль зеленых растений	72
Эволюция типов обмена веществ	73
Круговорот веществ в природе	74
Глава V. Раздражимость и движение	77
Движения как форма проявления раздражимости	79
Раздражимость у организмов, не имеющих нервной системы	81
Раздражимость у организмов, имеющих нервную систему	83
Глава VI. Размножение	87
Бесполое размножение	87
Вегетативное размножение	87
Спорообразование	90
Половое размножение	90
Половое размножение многоклеточных животных и растений	92
Строение половых клеток (гамет)	93
Гаметогенез	94
Мейоз	96
Осеменение и оплодотворение	98
Чередование поколений	103
Биологическая роль полового размножения	107
Глава VII. Наследственность и изменчивость (основы генетики)	109
Основные закономерности наследования	113
Моногибридное скрещивание	114
Правило единообразия гибридов первого поколения	114
Правило расщепления	116

Гипотеза «чистоты» гамет	117
Анализирующее скрещивание	117
Неполное доминирование	118
Отклонения от ожидаемого расщепления, связанные с летальными генами	118
Полигибридное скрещивание	119
Правило независимого комбинирования признаков	119
Взаимодействие генов	121
Плейотропия	126
Множественные аллели. Наследование групп крови у человека	126
Хромосомная теория наследственности	127
Хромосомное определение пола	128
Наследование, сцепленное с полом	129
Сцепление генов и кроссинговер	130
Линейное расположение генов. Генетические карты	131
Основные положения хромосомной теории наследственности	134
Генетические явления на молекулярном уровне (молекулярная генетика)	134
Обнаружение химической природы гена	134
Тонкая структура гена	135
Генетический код	135
Молекулярные основы взаимодействия между генами	136
Современное состояние теории гена	137
Нехромосомная (цитоплазматическая) наследственность	137
Наследственность и среда	139
Изменчивость	141
Фенотипическая (модификационная) и генотипическая изменчивость	141
Фенотипическая изменчивость	141
Комбинативная изменчивость	142
Мутационная изменчивость	143
Индукированный мутагенез	149
Гомологические ряды в наследственной изменчивости (закон Вавилова)	151
Методы изучения изменчивости количественных признаков	153
Введение в генетику человека	155
Методы изучения наследственности у человека	155
Половой хроматин	157
Хромосомные болезни	157
Генные мутации как причина наследственных болезней	159
Критика представлений о фатальности наследственных заболеваний	160
Евгеника	161

Раздел второй

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ (ОНТОГЕНЕЗ)

Глава VIII. Основные закономерности эмбрионального развития	162
Эмбриональный период	166
Провизорные органы	172
Экспериментальное изучение эмбрионального развития	174
Гетерохронный характер и критические периоды развития	178
Реализация действия генов в онтогенезе	179
Влияние условий жизни матери на развитие зародыша и плода	181
Нарушение нормального развития. Аномалии, пороки развития и уродства	182
Глава IX. Основные закономерности постэмбрионального развития	185
Метаморфоз	186
Рост	189
Влияние факторов внешней среды на рост и развитие	189
Нейро-гуморальная регуляция роста и развития	190
Злокачественный рост	194
Глава X. Процессы старения и проблемы геронтологии	197
Продолжительность жизни	197
Старость как этап онтогенеза	198
Смерть	203
Глава XI. Регенерация, трансплантация и эксплантация	205
Регенерация	205
Физиологическая регенерация	206
Репаративная регенерация	207
Трансплантация	212
Эксплантация	215

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА (ФИЛОГЕНЕЗ)

Глава XII. Происхождение жизни на Земле	217
Идеалистические и метафизические теории происхождения жизни . . .	217
Диалектико-материалистическое решение вопроса о происхождении жизни на Земле	218
Жизнь как космическое явление	222
Глава XIII. Основные этапы развития эволюционного учения	224
Зачатки эволюционных представлений в древнем мире	225
Период накопления фактических знаний. Креационизм	225
Борьба трансформизма с креационизмом в XVIII веке	227
Основные положения и значение эволюционной теории Ламарка . . .	228
Борьба эволюционизма и креационизма в первой половине XIX века .	231
Русские эволюционисты первой половины XIX века	234
Глава XIV. Основные положения учения Чарлза Дарвина	236
Социально-экономические и научные предпосылки учения Дарвина . . .	236
Дарвин о происхождении культурных растений и домашних животных .	239
Учение Дарвина об изменчивости	242
Искусственный отбор	243
Естественный отбор	245
Проблемы органической целесообразности	252
Оценка учения Дарвина классиками марксизма	253
Глава XV. Борьба за дарвинизм	256
Защита и пропаганда учения Дарвина в Западной Европе и Америке . .	256
Борьба за дарвинизм в России	258
Антидарвиновские направления в конце XIX и начале XX века . . .	259
Глава XVI. Развитие биологических наук на базе дарвинизма и современное состояние эволюционного учения	264
Развитие палеонтологии. Работы В. О. Ковалевского	264
Развитие биогеографии	265
Развитие сравнительной анатомии	266
Создание и развитие эволюционной эмбриологии. Работы А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова	267
Выяснение связи онтогенеза с филогенезом. Биогенетический закон . . .	268
Учение А. Н. Северцова о филогенезе	269
Учение А. Н. Северцова о биологическом и морфофизиологическом прогрессе. Главные направления эволюционного процесса	271
Доказательства эволюции из области биохимии и иммунологии	273
Некоторые общие закономерности эволюции	273
Значение генетики для развития эволюционного учения	274
Формы естественного отбора	279
Вопрос о наследовании приобретенных признаков	281
Дарвинизм и прикладные науки	282
Глава XVII. Многообразие органического мира (основы систематики)	284
Принципы классификации организмов	284
Растения и животные	286
Вирусы	287
Микоплазма	289
Глава XVIII. Основные черты эволюции растений	290
Основные группы растительного мира	290
Словесковые (Thallobionta)	290
Листостебельные (Cormobionta)	296
Глава XIX. Основные черты эволюции бесхордовых животных и основы медицинской паразитологии	300
Общий обзор типов животных	300
Основные понятия паразитологии	301
<i>Тип простейшие (Protozoa)</i>	305
Общая характеристика типа	305
Класс Жгутиковые (Flagellata)	306
Характеристика класса на примере свободноживущих представителей .	306

Паразитические жгутиковые	308
Класс Саркодовые (Sarcodina)	313
Характеристика класса на примере свободноживущих представителей	313
Паразитические саркодовые	314
Класс Споровики (Sporozoa)	316
Характеристика класса	316
Класс Иифузории (Infusoria)	318
Характеристика класса на примере свободноживущих представителей	318
Паразитическая иифузория — балантидий	320
Филогенетические взаимоотношения в типе простейших и происхождение многоклеточных организмов	320
Тип Губки (Spongia)	322
Общая характеристика типа	322
Тип Кишечнополостные (Coelenterata)	323
Общая характеристика типа	323
Подтип Стрекающие	323
Характеристика подтипа	323
Подтип Нестрекающие	326
Характеристика подтипа	326
Тип Плоские черви (Plathelminthes)	327
Общая характеристика типа	327
Класс Ресничные черви (Turbellaria)	328
Характеристика класса	328
Класс Сосальщики (Trematodes)	330
Характеристика класса	330
Сосальщики — паразиты человека	331
Класс Ленточные черви (Cestoidea)	338
Характеристика класса	338
Ленточные черви — паразиты человека	340
Тип Круглые черви (Nemathelminthes)	349
Общая характеристика типа	349
Класс Собственно круглые черви (Nematoda)	349
Характеристика класса	349
Круглые черви — паразиты человека	352
Дегельминтизация и девазация	359
Тип Кольчатые черви (Annelides)	360
Общая характеристика типа	360
Класс Многощетинковые (Palihaeta) и Малощетинковые (Oligochaeta)	361
Характеристика щетинконогих кольчецов	361
Класс Пиявки (Hirudinea)	364
Характеристика класса	364
Тип Членистоногие (Arthropoda)	364
Общая характеристика типа	365
Подтип Жабернодышащие (Branchiata)	366
Класс Ракообразные (Crustacea)	366
Характеристика класса	366
Подтип Хелицероносные (Chelicerata)	368
Класс Паукообразные (Arachnoidea)	368
Характеристика класса	368
Клещи — паразиты человека и переносчики трансмиссивных болезней	371
Подтип Трахейнодышащие (Tracheata)	375
Класс Насекомые (Insecta)	375
Характеристика класса	375
Насекомые — паразиты и переносчики инфекций и инвазий	379
Компоненты гноса	388
Тип Мягкотелые (Mollusca)	389
Общая характеристика типа	389
Тип Иглокожие (Echinodermata)	391
Общая характеристика типа	391
Тип Погонофоры (Pogonophora)	393
Общая характеристика типа	393
Глава XX. Основные черты эволюции хордовых (Chordata)	395
Общая характеристика типа	395
Характеристика низших хордовых	396
Подтип Позвоночные (Vertebrata)	400
Характеристика подтипа	400
Класс Круглоротые (Cyclostomata)	402
Характеристика класса	402
Класс Рыбы (Pisces)	404
Характеристика класса	404

Класс Земноводные (Amphibia)	407
Характеристика класса	407
Класс Пресмыкающиеся (Reptilia)	410
Характеристика класса	410
Класс птицы (Aves)	413
Характеристика класса	413
Класс Млекопитающие (Mammalia)	416
Характеристика класса	416
Глава XXI. Эволюция систем органов на примере типов бесхордовых животных и классов позвоночных. Филогения органического мира	421
Сравнительный обзор покровов тела	421
Сравнительный обзор строения скелета	423
Сравнительный обзор пищеварительной системы	426
Сравнительный обзор дыхательной системы	428
Сравнительный обзор выделительной системы	430
Сравнительный обзор сосудистой системы	432
Сравнительный обзор нервной системы	435
Сравнительный обзор репродуктивной системы	437
Родословное древо животного мира	439
Филогения основных групп бесхордовых	439
Филогения хордовых	441
Геологическая летопись развития жизни	442
Глава XXII. Происхождение человека (антропогенез)	443
Идеологическая борьба вокруг проблемы происхождения человека	443
Доказательства животного происхождения человека	443
Отличия человека от животных	444
Палеонтологические данные о происхождении человека	445
Ф. Энгельс о роли труда в процессе превращения обезьяны в человека	448
Глава XXIII. Организм и среда	451
Абнотические факторы среды	451
Приспособления организмов к колебаниям внешних условий	453
Фотопериодизм	453
Оцепенение	454
Анабиоз	455
Гипотермия	455
Биотические факторы среды	455
Характеристика биотических факторов	455
Понятие о биоценозе	455
Цепи питания	456
Конкуренция и антибиоз	457
Формы сожительства организмов	458
Организм как среда обитания	460
Особенности биологии и морфологии паразита, связанные с его образом жизни	460
Влияние паразита на хозяина	461
Защитные свойства организмов и иммунитет	461
Биосфера и человек	463
Биосфера	463
Понятие о ноосфере	463
Международная биологическая программа	460

СЛЮСАРЕВ АРКАДИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ

Биология с общей генетикой

Редактор *В. Н. Павлова*

Техн. редактор *Н. И. Любковская*

Корректор *Т. В. Малышева*

Художественный редактор *В. И. Микрикова*

Переплет художника *Л. С. Эрмана*

Сдано в набор 29/VII 1970 г. Подписано к печати 9/XI 1970 г. Формат бумаги 70 X 108/16. Печ. л. 80,0+0,50 печ. л. вкл. (условных 42,70 л.) 41,60 уч.-изд. л. Бум. тип № 2. Тираж 100 000 экз. T15840 МУ-11

Издательство «Медицина»,

Москва, Петроверитский пер., 6/8

Заказ 1461. 11-я типография Главополиграфпрома

Комитета по печати при Совете Министров СССР.

Москва, Нагатинская ул., д. 1.

Цена I р. 74 к.