

**СПРАВОЧНЫЕ МАТЕРИАЛЫ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К
ИТОГОВОЙ АТТЕСТАЦИИ ПО БИОЛОГИИ**

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н. Г. ГИЛЬШЕВСКОГО

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Справочные материалы
для подготовки к итоговой аттестации
по биологии

Учебное пособие

Саратов
2014

УДК 57 (075.8)

А в т о р ы : Юдакова О.И., Аникин В.В., Алаторцева Т.А., Архипова Е.А., Беляченко А.В., Буланый Ю.И., Воронин М.Ю., Галицкая А.А., Глинская Е.В., Ермохин М.В., Костецкий О.В., Мосолова Е.Ю., Петерсон А.М., Пискунов В.В., Плешакова Е.В., Сметанина М.Д., Степанов М.В., Степанов С.А., Шорина Л.Н., Филипьев А.О.

Справочные материалы для подготовки к итоговой аттестации по биологии: Учеб. пособие. – Саратов, 2014. – 183 с.

Пособие включает краткие конспекты ответов на вопросы к государственному экзамену по биологии. Раскрываются основные понятия и положения дисциплин, освоенных студентами за время обучения: ботаники, зоологии, биохимии, цитологии, генетики, физиологии, экологии и теории эволюции. Приводится список литературы, изучение которой поможет студентам успешно подготовиться к государственной аттестации.

Предназначено для студентов, обучающихся по направлению подготовки бакалавриата 06.03.01 «Биология». Пособие может быть также интересно для и более широкого круга читателей, в том числе студентов и аспирантов биологических факультетов университетов, учителей биологии.

Печатается по решению Ученого совета
биологического факультета Саратовского государственного университета

Рекомендуют к печати:

Доктор биологических наук *Г.В. Шляхтин*
Доктор биологических наук *А.С. Кашин*

УДК 581.3(075.8)

© Юдакова О.И., Аникин В.В., Алаторцева Т.А., Архипова Е.В., Беляченко А.В., Буланый Ю.И., Воронин М.Ю., Галицкая А.А., Глинская Е.В., Ермохин М.В., Костецкий О.В., Мосолова Е.Ю., Петерсон А.М., Пискунов В.В., Плешакова Е.В., Сметанина М.Д., Степанов М.В., Степанов С.А., Шорина Л.Н., Филипьев А.О., 2014

© Саратовский государственный университет, 2014

Общая характеристика и классификация растительных тканей

Основы учения о тканях были заложены еще в XVII в., когда было установлено клеточное строение растений. Н.Грю (1628-1711) предложил термин «ткань» и обосновал положение, что все органы растений имеют всегда определенное, типичное для них строение.

Наиболее удачное определение тканей, которым пользуются и в настоящее время, предложено в конце XIX в. Ф.Габерландтом (1826-1878). Ткань – это устойчивый комплекс клеток, обладающих одним или несколькими сходными признаками (физиологическими, морфологическими, топографическими) и общностью происхождения. Каждый из этих признаков может быть использован для классификации тканей. Учитывая, что только согласованное функционирование разных тканей может обеспечить осуществление всех присущих любому организму жизненных процессов, наиболее целесообразна группировка тканей по анатомо-физиологическому принципу.

Ткани и локальные структуры, выполняющие одинаковые функции, Ф.Габерландт объединил в 9 систем:

- 1) *образовательную* (меристема зародыша, конуса нарастания побега, кончика корня, прокамбий, камбий, феллоген, раневая меристема);
- 2) *покровную* (эпидерма, пробка, экзодерма);
- 3) *ассимилирующую* (хлоренхима);
- 4) *запасающую* (эндосперм; перисперм; запасающая паренхима вегетативных органов; водозапасающие волоски);
- 5) *проводящую* (ксилема, или древесина; флоэма, или луб);
- 6) *механическую* (колленхима, склеренхима, волокна либриформа, лубяные волокна, склереиды);
- 7) *абсорбционную* (ризоиды, эпиблема, или ризодерма, гиалиновые клетки, веламен);
- 8) *проветривающую* или *вентиляционную* (аэренхима, межклетники, устьица, чечевички);
- 9) *секреторную* и *выделительную* (железистые волоски, внутренние железки, слизевые и смоляные ходы и клетки, масляные клетки, гидатоды, млечники).

Строение тканей и их расположение в теле растения подчинено принципу максимальной физиологической активности. Наряду с главной функцией, ткань может выполнять одну или несколько дополнительных функций. Это определяет морфологическую дифференциацию составляющих ее клеток.

Так, эпидерма не только защищает внутренние ткани от неблагоприятных факторов внешней среды, но и участвует в газообмене и транспирации, у многих растений она выполняет секреторную и

выделительные функции благодаря железистым волоскам и накоплению в обычных клетках некоторых балластных продуктов метаболизма растений. Ксилема, или древесина, осуществляет восходящий ток воды с растворенными в ней минеральными веществами, обеспечивает механическую прочность растения, у многолетних растений некоторые ее клетки служат вместилищами запасных веществ. Этой полифункциональностью объясняется неоднородность ее строения. То же можно сказать о флоэме, или лубе. Такие ткани называют сложными, в отличие от простых, состоящих из одинаковых по строению и функциям клеток.

Нередко внутри какой-либо одной специализированной ткани встречаются структуры, принадлежащие другой системе тканей. Так, в листьях некоторых растений между клетками ассимилирующей ткани могут развиваться склереиды — клетки с очень толстыми одревесневшими оболочками, принадлежащие к механической системе растений. Нередко в листьях встречаются вместилища эфирных масел, составляющие секреторную систему. Такие структуры, которые отличаются по строению и функциям от окружающей их ткани, называют идиобластами.

Наряду с анатомо-физиологической существует и онтогенетическая классификация тканей, основанная на их происхождении. По этой классификации ткани делят на первичные и вторичные.

Первичные ткани представляют собой непосредственные производные меристемы, находящейся на верхушке побега и в кончике корня (эпидерма, колленхима, склеренхима, ассимилирующая ткань, эпиблема), а также специализированной меристемы — прокамбия (первичная ксилема, первичная флоэма). К вторичным относят ткани, возникающие при утолщении стебля и корня. Это — производные камбия (вторичная ксилема, вторичная флоэма), феллогена (пробка, феллодерма, чечевички), разные типы идиобластов.

Вторичные ткани свойственны не всем растениям. Их нет у мхов, современных хвощей, плаунов, папоротников (за очень редким исключением), а из покрытосеменных — у большинства однодольных. Мощное развитие вторичных тканей, главным образом древесины и луба, характерно для древесных растений.

Особенности анатомического строения листьев двудольных, злаковых и хвойных растений. Заложение и рост листьев

Состав тканей, слагающих листовую пластинку, определяет выполняемые ею функции. Защиту внутренних тканей от действия внешних факторов, газообмен и транспирацию осуществляет эпидерма, фотосинтез — хлорофиллоносная ткань (мезофилл), поступление в него воды и отток продуктов ассимиляции — проводящие пучки, распределение и взаимосвязь которых характеризует разные способы жилкования. В листовых пластинках встречаются вместилища выделений в виде одноклеточных идиобластов или многоклеточных образований, а также механические ткани, обеспечивающие

поддержание пластинки в определенном положении и ее прочность по отношению к действию таких факторов, как порывы ветра, удары дождевых капель, града.

В обычных ассимилирующих листьях покровная ткань представлена эпидермой, где выделяют основные эпидермальные клетки, трихомы (волоски), устьица, секреторные клетки. Мезофилл по объему превосходит все другие ткани листовой пластинки. У большинства покрытосеменных растений мезофилл дифференцирован на столбчатый, или палисадный, и губчатый, в котором много межклетников или воздухоносных полостей. Проводящая система листовой пластинки представлена пучками, состоящими из первичной ксилемы и флоэмы. Пучки дифференцируются из тяжей прокамбия, закладывающегося на ранних стадиях развития листового зачатка. В листовых пластинках могут быть развиты и специальные механические ткани - колленхима и склеренхима. Колленхима, встречающаяся только у двудольных растений, обычно располагается в виде субэпидермальных тяжей против наиболее крупных проводящих пучков и средней жилки.

Наличие в листьях разных растений одинаковых в функциональном отношении тканей не исключает некоторого разнообразия их анатомического строения. В этом отношении интересно строение листьев злаков и некоторых голосеменных.

Эпидерма злаков имеет более сложное строение, чем у других растений. Ее основные, или покровные, клетки двух типов: длинные и короткие, а также довольно крупные клетки грушевидной или иной формы, называемые пузыревидными клетками. Короткие клетки часто содержат соединения кремния. Устьица располагаются продольными рядами по всей длине листовой пластинки. Мезофилл у злаков однородный, состоящий из округлых, угловатых, извилистых или складчатых клеток. Жилкование листьев параллельное. Все пучки идут вдоль листовой пластинки, сближаются у ее верхушки, на которой обычно находится гидатода. У большинства видов между крупными пучками расположены более мелкие. Все пучки закрытые, коллатеральные, анатомически сходные со стеблевыми пучками.

По строению обкладок пучков и ориентации по отношению к ним клеток мезофилла все разнообразие листьев злаков можно свести к двум основным типам: кранцевому и обычному, коррелирующим с некоторыми особенностями фотосинтеза. Первый характеризуется наличием у пучков паренхимной обкладки из крупных тонкостенных хлорофиллоносных клеток и радиальной ориентацией клеток мезофилла вокруг пучков. Кранцевый тип листьев свойствен кукурузе, просу, щетиннику. В отличие от него второй тип строения имеет, наряду с обычной паренхимной обкладкой, еще так называемую местомную обкладку, или местомное влагалище, состоящее из вытянутых вдоль пучка клеток с утолщенными одревесневшими стенками. Местомное влагалище прерывается над флоэмой и в местах, где к ней примыкает склеренхима.

Механическая система листьев злаков, как правило, достигает мощного развития. Склеренхима не только ассоциирована с пучками, но может

располагаться и отдельными тяжами на верхней и нижней сторонах листовой пластинки, по ее краям или сплошным тяжом вдоль всей нижней стороны. Особенно сильно развита склеренхима во влагищах листьев, на большом протяжении охватывающих стебель.

У хвойных листья узкие, игольчатые (сосна, ель), чешуйчатые, плотно налегающие один на другой (кипарис, туя), либо пластинчатые, широкие (ногоплодник, агатис). Листья хвойных отличаются от листьев покрытосеменных наличием только одной средней жилки, состоящей из одного или двух проводящих пучков, лишь у араукарии, агатиса и некоторых видов ногоплодника проводящих пучков несколько. Наиболее типичным для игольчатых листьев считают строение хвоинки сосны обыкновенной, но это только один из вариантов строения.

Эпидерма хвоинки сосны состоит из клеток, вытянутых по длине листа, все их стенки сильно утолщены, клеточная полость очень мала. Устьица расположены продольными рядами по всей длине листа ниже уровня эпидермы. Стенки замыкающих клеток, как и стенки основных клеток эпидермы, одревесневают. Под эпидермой находится гиподерма, состоящая из клеток с равномерно утолщенными одревесневающими стенками.

Мезофилл в игольчатых листьях однородный, у многих видов сосны он складчатый. Складки возникают путем образования выростов на внутренней поверхности стенок, а отчасти – выпячиванием самих стенок в полость клетки. В мезофилле, непосредственно под гиподермой или глубже, находятся схизогенные смоляные ходы. Смоляной ход, выстланный эпителиальными клетками, имеет обкладку из толстостенных, но не одревесневающих волокон. В хвоинках ели смоляные ходы единичные, иногда их нет, как и у кедра.

Центральная часть хвоинки, отграниченная от мезофилла эндодермой, стенки клеток которой имеют пояски Каспари, занята проводящей системой, состоящей из двух или одного коллатерального пучка. У сосны обыкновенной между пучками, на уровне флоэмы, расположен тяж склеренхимы. Остальное пространство между пучками и эндодермой занято трансфузионной тканью, участвующей в проведении веществ.

Листья закладываются на конусе нарастания побега экзогенно, в виде выступающих на его поверхности бугорков в течение пластохронного цикла. В заложении листовых зачатков участвуют разные слои клеток. Чаще всего их образование связано с деятельностью периферической зоны конуса нарастания и туники. Развитие листового зачатка начинается с периклиналиных делений небольшой группы клеток, приводящих к увеличению числа их слоев и появлению на поверхности субапикальной зоны верхушки побега небольшого бугорка.

Листовой зачаток, еще не имеющий признаков дифференциации, называют примордием. Позднее в нем удастся выделить 2 части: базальную (нижнюю) и апикальную (верхнюю). Из базальной развивается основание будущего листа, которое у некоторых растений превращается во влагище, у других — на нем закладываются прилистники, развитие которых опережает развитие листовой пластинки.

Рост апикальной части, приводящий к формированию будущей пластинки листа, неодинаков на разных стадиях ее развития. Сначала она удлиняется путем апикального, или верхушечного роста, осуществляемого делением одной или небольшой группы инициальных клеток, находящихся на её верхушке. Апикальный рост продолжается до достижения листовым зачатком определенной длины, чаще всего 0,8-3 мм. Удлинение листового зачатка сопровождается его искривлением вследствие неравномерного разрастания его нижней (абаксиальной) и верхней (адаксиальной) сторон. После его окончания начинается вставочный, или интеркалярный рост листового зачатка, сосредоточенный в основании будущей пластинки. Протяженность зоны интеркалярного роста варьирует у разных растений.

Оба типа роста – и апикальный, и интеркалярный – приводят к значительному удлинению листового зачатка и образованию его осевой части - области средней жилки будущей листовой пластинки. Развитию самой пластинки предшествует образование так называемой краевой, или маргинальной, меристемы, которая располагается в виде двух симметричных валиков вдоль осевой части листового зачатка. При равномерном делении клеток маргинальной меристемы возникают цельные листовые пластинки; если зоны с активными делениями клеток чередуются с зонами, в которых клетки делятся редко, – образуются, либо расчлененные листья, либо, если локальное ослабление делений происходит уже после формирования более или менее широкой пластинки, возникают зубчатые, пильчатые или иные типы ее края.

Образование сложного листа связано с появлением на оси листового зачатка бугорков второго порядка, также растущих путем апикального и интеркалярного роста. В их основании прилистников не бывает. Вдоль этих бугорков закладывается маргинальная меристема, и развиваются пластинки листочков.

Размеры листьев увеличиваются не только вследствие деления, но и растяжения, дифференциации клеток.

Строение стебля травянистых однодольных и древесных двудольных растений

Особенности анатомической структуры стебля в большой степени связаны со строением и деятельностью конуса нарастания побега. Конус нарастания однодольного растения имеет то же строение, что и двудольного. Однако в субапикальной зоне верхушки побега однодольных не выражено образовательное кольцо, наличие которого определяет заложение прокамбиальных тяжей вокруг сердцевины. В отличие от двудольных у многих однодольных под конусом нарастания закладывается особая меристема первичного утолщения.

Меристема первичного утолщения функционирует на очень коротком протяжении, и, как правило, не участвует в заложении тяжей прокамбия, которые у однодольных закладываются, как и у двудольных и голосеменных, в

основании листовых зачатков, но эти тяжи более многочисленны. Прокамбиальные тяжи закладываются одновременно. В первую очередь образуется тяж прокамбия, из которого в дальнейшем разовьется средняя жилка листа – медианный тяж, позднее по бокам от него закладываются боковые, или латеральные, тяжи прокамбия. В последнюю очередь формируются тяжи, которые дифференцируются в краевые жилки листовой пластинки. Обилие входящих в стебель тяжей прокамбия или уже образовавшихся из них проводящих пучков определяет их более или менее диффузное расположение на поперечном срезе. Такой тип стелы называют атактостелой (от греч. *ataxia* – беспорядочный). Проводящие пучки в атактостеле закрытые.

Наиболее распространен у однодольных растений пальмовый тип строения проводящей системы, при котором медианные пучки, входящие в стебель из листьев, доходят почти до его центра и развиваются вниз на протяжении нескольких междоузлий. Затем они изгибаются к периферии и обычно соединяются с другими пучками. Довольно глубоко входят в стебель и наиболее крупные латеральные пучки листовых следов, но они располагаются снаружи от медианных. Остальные пучки приурочены к периферической зоне стебля. Самые краевые пучки листовых следов могут находиться непосредственно под эпидермой.

Наряду с пальмовым типом строения проводящей системы у однодольных встречается и другой тип, называемый традесканциевым. Он характеризуется 4-круговым расположением пучков: в центре стебля находятся медианные пучки листовых следов; латеральные пучки располагаются вокруг них двумя концентрическими кольцами. Последний, периферический круг состоит из собственно стеблевых пучков. В узлах медианные и латеральные пучки сильно переплетены и связаны со стеблевыми пучками. Третий тип строения проводящей системы стебля у однодольных – диоскорейный – характеризуется расположением закрытых проводящих пучков в один круг, как в эвстеле большинства двудольных.

Проводящие пучки у однодольных преимущественно коллатеральные, но общие очертания ксилемы и флоэмы, число составляющих метаксилему элементов варьируют. У многих однодольных водопроводящие элементы ксилемы стебля представлены только трахеидами. Наряду с коллатеральными у однодольных встречаются также концентрические амфивазальные пучки.

В связи с диффузным распределением проводящих пучков на поперечных срезах стеблей и нахождением некоторых из них в субэпидермальной зоне, у многих однодольных растений четкой границы между первичной корой и стелой нет. У растений с хорошо выраженной первичной корой она обычно паренхимная. Наружные ее слои состоят из хлоренхимы. Механическая ткань, колленхима, для большинства однодольных не свойственна. Лучше развита склеренхима, часто расположенная субэпидермальными тяжами.

Интересно строение стеблей злаков. У кукурузы проводящие пучки более или менее диффузно распределены по поперечному срезе. У сорго и проса

пучки смещены к периферии в связи с формированием сравнительно небольшой центральной воздухоносной полости; у ржи, овса, пшеницы стебель – типичная соломина с крупной воздухоносной полостью и тенденцией к круговому расположению проводящих пучков.

На поперечном срезе соломины, под эпидермой, находится субэпидермальное кольцо склеренхимы, в которое погружены островки хлоренхимы и мелкие проводящие пучки. Степень развития хлоренхимы зависит от положения на побеге исследуемого участка стебля. Если он окружен листовым влагалищем, задерживающим солнечные лучи, хлоренхимы немного или нет совсем.

Строение проводящих пучков злаков весьма специфично. 1-2 сосуда протоксилемы составляют короткую радиальную цепочку, остальные элементы протоксилемы в процессе развития стебля разрушаются, образуя водоносную полость. Два широкопросветных сосуда метаксилемы расположены в плоскости, перпендикулярной цепочке протоксилемы, снаружи от нее. Сосуды метаксилемы соединены между собой «мостиком» из механических элементов с толстыми одревесневшими оболочками. Флоэма состоит из расположенных в шахматном порядке ситовидных трубок и сопровождающих клеток. Пучки окружены индивидуальными склеренхимными обкладками. Паренхима, в которую погружены проводящие пучки, обычно крупноклеточная, оболочки клеток нередко одревесневают.

Однолетние стебли листовенных древесных растений имеют анатомическое сходство со стеблями травянистых двудольных, но различаются по некоторым признакам. Расположенная непосредственно под эпидермой первичная кора состоит из колленхимы и паренхимы. Крахмалоносное влагалище, представляющее собой самый внутренний слой первичной коры, у древесных растений четко не выражено. Иногда наружная часть центрального цилиндра имеет несколько слоев паренхимных клеток, составляющих перицикл, но у большинства древесных растений его нет. Проводящая система непучкового (сплошного) строения. Тонкостенные клетки первичной флоэмы рано отмирают и деформируются, но у большинства листовенных деревьев в состав первичной флоэмы входят расположенные группами протофлоэмные волокна с толстыми одревесневающими оболочками. С внутренней стороны к ним примыкают вторичные проводящие ткани. Вторичные луб и древесина, разделенные камбиальной зоной, пересечены в радиальных направлениях узкими или довольно широкими полосками клеток, также вытянутых радиально. Это лубо-древесинные лучи. Наибольшую протяженность имеют первичные лучи, возникающие еще в период дифференциации первичных проводящих тканей и соединяющие сердцевину с первичной корой. Более короткие лучи, погруженные во вторичные луб и древесину и не достигающие до сердцевины и первичной коры, называют вторичными. Лубо – древесинные лучи осуществляют физиологическую связь не только между обеими проводящими тканями, но и между разными слоями каждой из них.

Первичная древесина, составляющая самую внутреннюю часть древесинного цилиндра, имеет очень небольшой объем.

Сердцевина, состоящая из паренхимных клеток, разделена на две зоны: наружную, называемую перимедуллярной (от греч. *peri* – возле и лат. *medulla* – сердцевина), и внутреннюю.

В однолетних стеблях древесных растений закладывается феллоген, а под некоторыми устьицами развиваются чечевички. Чаще всего феллоген закладывается в эпидерме, субэпидермальном слое клеток, реже – глубоко в первичной коре или даже в лубе. Раннее заложение феллогена, когда побеги еще активно растут в длину, объясняется необходимостью защиты внутренних тканей стебля от излишнего испарения и перегрева. Эту функцию выполняет образуемая феллогеном пробка (феллема), которая к концу вегетационного периода покрывает весь стебель. Наряду с пробкой феллоген производит и немного феллодермы.

Увеличение объема проводящих тканей, как следствие ежегодной деятельности камбия, приводит к изменению первоначальной структуры стебля. Снаружи от древесины, образованной в первый год жизни побега, располагаются приросты этой ткани всех последующих лет. Их называют годовыми приростами, или годовыми кольцами. Самая внутренняя часть годового прироста содержит большое число водопроводящих элементов, а в наружной части каждого кольца наибольший объем занимают толстостенные элементы, играющие механическую роль. В связи с этим в годовом приросте различают раннюю, или весеннюю, древесину и расположенную снаружи от нее позднюю, или летнюю.

Часть стебля, расположенную снаружи от камбия, называют корой. Анатомически это сложный комплекс тканей разного происхождения. В сравнительно молодых стволах и ветвях кора состоит из наружной перидермы, первичной коры и луба, преимущественно вторичного. В отличие от вторичной древесины во вторичном лубе трудно, а у некоторых древесных пород практически невозможно определить границы между годовыми приростами.

Входящие в состав луба ситовидные элементы обычно функционируют один вегетационный период, затем они отмирают и деформируются. Поэтому в многолетних осевых органах функцию проведения продуктов ассимиляции выполняет только самая внутренняя зона вторичного луба, образовавшаяся в течение текущего года. Ее называют проводящей. Снаружи от нее находятся прошлогодние, а дальше – еще более старые приросты луба, в совокупности составляющие непроводящую зону. Она участвует в запасании веществ, их выделении, у многих растений выполняет также механическую функцию. В связи с этим непроводящая зона имеет неоднородное строение. Особенно важное значение имеют содержащиеся в ней живые паренхимные клетки.

У древесных растений инициальный слой камбиальной зоны состоит из двух типов клеток: длинных, прозенхимных, называемых веретеновидными инициалами, и коротких, изодиаметрических, расположенных на продольных срезах в один или несколько слоев разной толщины. Эти клетки называют лучевыми инициалами.

Первичная структура корня. Переход от первичного строения корня к вторичному у двудольных растений

На продольном срезе молодого корня четко выражены следующие зоны:

- 1) *зона деления* клеток, представляющая собой апикальную меристему, прикрытую корневым чехликом;
- 2) *зона роста*, или растяжения, в которой клетки, уже вышедшие за пределы меристемы, находятся в разных стадиях их растяжения в продольном направлении;
- 3) *зона поглощения* веществ и начала дифференциации постоянных тканей, — ризодермы, характеризующейся развитием корневых волосков, и появлением проводящих элементов ксилемы и флоэмы, которая закладывается еще в зоне роста.

Выше находятся:

- 4) *зона первичного строения* с закончившейся дифференциацией постоянных тканей; в этой зоне четко выражены первичная кора и центральный цилиндр, или стела;
- 5) *зона ветвления*, в которой закладываются зачатки боковых корней.

Первичная кора корня состоит из паренхимных клеток, число слоев которых сильно варьирует. Наружный слой первичной коры после отмирания корневых волосков и сбрасывания ризодермы дифференцируется в первичную покровную ткань – экзодерму, а из внутреннего слоя развивается эндодерма.

У большинства двудольных, корни которых рано претерпевают вторичное утолщение, сопровождающееся отмиранием и сбрасыванием всей первичной коры, экзодерма обычно однослойная. В корнях однодольных экзодерма нередко многослойная и содержит пропускные клетки, оболочки которых не опробковывают.

Эндодерма в зоне корневых волосков состоит из удлиненных тонкостенных клеток с поясками Каспари, «опоясывающими» клетку посередине радиальных и поперечных стенок. На поперечных срезах корня пояски Каспари видны крайне редко, но обычно хорошо заметны сечения этих поясков на смежных радиальных стенках.

Наличие поясков Каспари характерно для первой стадии развития эндодермы. Такую эндодерму имеют корни многих двудольных с рано начинающимся вторичным утолщением. У некоторых из них эндодерма достигает второй стадии развития, которая характеризуется отложением тонкого слоя субериноподобных веществ на внутренней поверхности всех клеточных стенок. Наконец, у однодольных растений, корни которых не имеют вторичного утолщения, эндодерма может переходить в третью стадию развития. В этом случае боковые и внутренние стенки клеток сильно утолщаются и одревесневают, их протопласты отмирают. У многих однодольных эндодерма дифференцирована на два типа клеток: мертвые, с U-образными утолщениями оболочек на поперечных срезах корня, играющие, по-видимому, механическую роль, и пропускные, осуществляющие физиологическую связь между первичной корой и центральным цилиндром.

Средняя часть коры обычно многослойная.

Центральный цилиндр, или стела, состоит из перицикла и сложного радиального проводящего пучка, в котором радиальные тяжи первичной флоэмы чередуются по кругу с радиальными тяжами первичной ксилемы.

В корне развивается единственный тяж прокамбия. Первые элементы протофлоэмы закладываются экзархно, то есть в наружной части прокамбия. Между группами этих элементов так же экзархно закладываются элементы протоксилемы с кольчатыми и спиральными утолщениями оболочек. Дальнейшее развитие этих тканей осуществляется центростремительно: с внутренней стороны от элементов протофлоэмы и протоксилемы дифференцируются более широкопросветные элементы метафлоэмы и метаксилемы.

Тяжи ксилемы и флоэмы равномерно распределены по окружности центрального цилиндра. Число тяжей ксилемы всегда равно числу тяжей флоэмы, но у разных растений эти числа варьируют. В связи с этим различают корни монархные (от греч. *arche* — начало), имеющие по одному тяжу ксилемы и флоэмы; диархные, с двумя тяжами каждой из проводящих тканей; триархные; тетрархные и т. д. Если тяжей проводящих тканей много, проводящую систему называют полиархной.

Перицикл, окружающий систему проводящих тканей, состоит из мелких живых тонкостенных клеток. Его толщина варьирует у разных растений.

Корни споровых архегониальных и однодольных растений в течение всей жизни сохраняют первичное строение. Для корней голосеменных и двудольных характерно вторичное утолщение, обусловленное деятельностью рано закладывающегося камбия. Камбий развивается как однослойная меристема, которая на поперечных срезах корня расположена сначала отдельными, вогнутыми внутрь дугами; их число соответствует числу тяжей первичной ксилемы или первичной флоэмы. Протяженность камбиальных дуг увеличивается вследствие образования на их концах новых клеток. Когда дуги камбия достигнут перицикла, его клетки тоже начинают делиться, образуя клетки, соединяющие отдельные дуги камбия. В результате формируется сплошной слой латеральной меристемы, имеющий извилистые очертания.

Утолщение центрального цилиндра корня коррелирует с изменениями, происходящими в его коровой части. В перицикле закладывается пробковый камбий — феллоген, образующий наружу пробку, а внутрь — феллодерму. Таким образом, вокруг проводящих тканей развивается перидерма. У многих растений под феллодермой находится паренхимная зона, участвующая в хранении запасаемых веществ. Её клетки возникают из перицикла до начала деятельности феллогена.

Так как пробка, подстилающая эндодерму, газо- и воздухо непроницаема, нарушается физиологическая связь между центральным цилиндром и первичной корой, клетки которой постепенно отмирают; омертвевшая первичная кора, включая эндодерму, не выдерживая давления разрастающихся проводящих тканей и перидермы, местами разрывается и

впоследствии опадает. После удаления первичной коры покровной тканью корня становится пробка.

Корни со слабым вторичным утолщением могут сохранять первичную кору продолжительное время. Вторичные проводящие ткани в корнях состоят из тех же элементов, что и в стеблях.

Годовые приросты древесины в корнях деревьев тоньше, чем в стволах и ветвях, границы между ними выражены нечетко.

Метаморфозы вегетативных органов растений и их значение

Метаморфозы листьев: *колючки* – одревесневшие жилки, прилистники, функция – защита, (барбарис, карагана); *усики* образуются из верхних частей перистосложных листьев, функция – прикрепление (многие представители семейства бобовых); *филлодии* – расширение рахиса, редукция листьев, выполняют функции фотосинтеза (чернодревесинная акация); *ловчие листья* – в связи с недостатком азота, свойственно разным семействам, климатическим зонам, примером являются росянка – листовая пластинка с волосками, выделяющими капельки слизи, венерина мухоловка – пластинка состоит из двух захлопывающихся створок, пузырчатка – листья превратились в пузырьки, непентес – плоская нижняя часть черешка выполняет функцию фотосинтеза, верхняя часть – усик, обвивает ветку, листовая пластинка образует кувшинчик.

Метаморфозы побегов: *кочан* – гигантская почка, функция – накопление питательных веществ (капуста); *корневище* – побег с чешуевидными листьями, почками и придаточными корнями, функция – вегетативное размножение, перенесение неблагоприятных условий, бывают чаще подземными (ландыш майский, пырей ползучий), реже надземными (копытень европейский); *столон* – удлиненный побег с недоразвитыми листьями, недолговечен (в отличие от корневища), функция – вегетативное размножение (усы у земляники), накопление веществ (кислица); *клубень* – сильно укороченный и утолщенный побег, содержит запасные вещества, развивается на корневище, столонах, главным побеге, бывает подземным (картофель) и надземным (кольраби); *луковица* – укороченный побег: стебель – донце, листья в виде чешуй, придаточные корни, функции: хранение, перенесение неблагоприятных условий, вегетативного размножение; бывают надземными (мятлик луковичный, лилия тигровая) и подземными (тюльпаны, рябчик); *клубнелуковица* – подземная, сочетает признаки корневища и луковицы, побег с сильно укороченным стеблем, снизу придаточные корни, на верхушке или с основании – почка, из которой развивается цветонос (гладиолус, шафран); *кладодий* – фотосинтезирующий побег, уплощен, может быть олиственным во влажных условиях (мюленбекия), если кладодии внешне сходны с листьями – *филлокладии* (иглица); *колючка* – одревесневший безлистный укороченный побег с острой верхушкой, функция – защита, (боярышник, терн); *усики* – боковые побеги, простые, неветвистые, функция – прикрепление (пассифлора, тыква, огурец).

Метаморфозы корня: *микориза* – симбиоз с грибами, бывает эктотрофная – гифы гриба снаружи оплетают корень, если проникают внутрь и живут в клетках – эндотрофная, микоризные корни не имеют волосков, апикальный рост прекращается, растение получает воду, минеральное питание, защиту от патогенов, гриб - углеводы (микориза есть в 70% покрытосеменных и голосеменных, у 60% высших споровых, у орхидей – облигатная); *симбиоз с азотфиксирующими бактериями* – клубенок образуется в результате активного деления клеток, бактерии ассимилируют молекулярный азот, от растений получают органические вещества (представители семейства бобовых, ольха); *запасующие корни:* *корнеплод* – в образовании его участвуют главный корень, гипокотиль и укороченный стебель, функция – запас питательных веществ (редис, морковь, свекла); *корневые шишки или клубни* – боковые и придаточные корни, реже главный, утолщаются либо в своей апикальной части, либо базальной, либо средней (георгина, спаржа); *контрактильные* – втягивающие (пион, лук, шафран) – недолговечные, длинные мясистые; корни с общей функцией – усиление опоры: *досковидные* – стеблевые придаточные, отходят от стебля на высоте 1-3 м, ветвятся над землей (фикус); *ходульные* – такие же как досковидные, только ветвятся под землей (панданус, авиценния, кукуруза); *подпорки* – придаточные на ветках (баньян); *прицепки* (плющ); *колючки* – для защиты от повреждения (мирмекодия); *присоски* – для питания у растений-паразитов (повилики); *воздушные корни* имеют наружный покров из мертвых клеток, впитывающий воду (монстера); дыхательные корни являются ответвлениями горизонтальных подземных корней, обладают отрицательным геотропизмом, имеют губчатую ткань для поглощения воздуха (болотный кипарис).

Цветок, строение и классификация.

Мегаспорогенез и микроспорогенез. Строение мужского и женского гаметофитов. Опыление, типы опыления. Двойное оплодотворение. Образование семени, строение семени, типы прорастания

Цветок состоит из цветоножки, заканчивающейся цветоложем – осевой частью цветка, на которой располагаются листочки околоцветника, тычинки и плодолистики. Простой околоцветник состоит из одинаковых листочков, двойной делится на чашечку из чашелистиков, венчик из лепестков. Совокупность тычинок составляет андроцей, плодолистиков - гинецей. Цветки делятся по характеру расположения его членов на ациклические, циклические, гемициклические. Цветок, самую верхнюю часть которого составляют пестик, не срастающийся с другими частями цветка – подпестичный. Околопестичный цветок – пестик или тычинки находятся на дне гипантия, не срастаясь с ним. В обоих типах цветков завязь верхняя или свободная. Нижняя завязь – инвагинация цветоложа или срастание завязи с гипантием, цветок с нижней завязью называется надпестичным. По типу симметрии делятся на актиноморфный (имеет несколько плоскостей симметрии), зигоморфный (одна

плоскость симметрии), асимметричный (нет плоскости симметрии). Типы цветков: *акламинный* – без околоцветника; *гаплокламинный* – простой, элементы в один круг; *диплокламинные* – двукруговой околоцветник, два типа гомокламинные – простой околоцветник из одинаковых элементов, гетерокламинные – с двойным околоцветником; *апокламинные* – редуцирован околоцветник.

Андроцей состоит из тычиночной нити и пыльника. У большинства растений пыльники четырехгнездные, которые располагаются вдоль связника, по всей длине. Функция тычинок – образование пыльцевых зерен в гнездах пыльника. Микроспорогенез: в гнездах пыльника содержатся диплоидные микроспороциты (материнские клетки микроспор). Они делятся мейотически, образуя тетраду микроспор. Каждая микроспора имеет две оболочки: экзину и интину. Микроспора – одноядерная гаплоидная клетка, из которой внутри пыльника развивается мужской гаметофит – пыльцевое зерно или пылинка. Зрелое пыльцевое зерно может быть двухклеточным или трехклеточным.

Гинецей состоит из одного (нескольких или многих) плодолистика, которые могут срастаться или быть свободными. Два типа гинецея: апокарпный – плодолистики свободны и каждый из них образует пестик, плацентация краевая или ламинально-диффузная; ценокарпный – срастание плодолистиков и формирование единственного пестика. Три типа ценокарпного гинецея: *синкарпный* – плодолистики срастаются боковыми частями, образуя перегородки, разделяющие сформировавшиеся гнезда завязи, число которых соответствует числу сросшихся плодолистиков, плацентация – центрально-краевая или центрально-угловая; *паракарпный* – плодолистики срастаются краями, образуя одногнездную завязь, плацентация постенная или париетальная; *лизикарпный* – одногнездная завязь, плаценты находятся на поднимающейся со дна завязи колонки, плацентация колончатая или осевая.

Семязачаток состоит из нуцеллуса (мегаспорангия), окружающих его интегументов и семяножки, прикрепленной к плаценте, выделяют микропиллярную часть с узким или широким пыльцевходом (микропиле) и халазальную, в которой соединяются нуцеллус, интегументы и семяножка. По ориентации к плаценте семязачатки делятся на следующие типы:

- 1) *ортотропные* – прямые, перпендикулярные плаценте, нуцеллус и микропиле в таких семязачатках располагаются на одной прямой;
- 2) *анатропные* – обратные, изогнутые в халазальной части так, что семяножка и нуцеллус располагаются под острым углом друг к другу, микропиле обращено к плаценте, семяножка срастается с интегументом с одной стороны, образуя семенной шов; наиболее распространенный тип;
- 3) *гемитропные* – полусогнутые, изогнутые в халазальной части под прямым углом, нуцеллус параллелен плаценте;
- 4) *кампитропные* – характеризуются изогнутостью и нуцеллуса и интегументов;
- 5) *амфитропные* – изогнутые посередине так, что имеют подковообразные очертания.

Мегаспорогенез: в нуцеллусе образуются мегаспоры и женский гаметофит. Из единственной археспориальной клетки за счет мейоза образуется тетрада мегаспор. Из нижней образуется женский гаметофит (зародышевый мешок). Ядро мегаспоры митотически делится, два ядра расходятся к разным полюсам клетки. В центральной части формируется крупная вакуоль. При втором делении образуется четыре ядра, при третьем – восемь. От каждого полюса клетки в ее центральную часть отходит по одному ядру, которые сливаются – образуется диплоидное ядро. На микропиллярном полюсе зародышевого мешка формируются яйцеклетка и синергиды, на халазальном конце – антиподы.

Опыление – перенос пыльцевых зерен на рыльце пестика. Автогамия – на рыльце пестика попадает пыльца того же цветка, делится на случайную и регулярную (гравитационную (зерно упало в силу тяжести на рыльце, находящееся под ним, может быть из-за дождя, с помощью мелких насекомых), контактную (соприкосновение пыльника и рыльца) и клейстогамию (пыльники никогда не вскрываются, из них вырастают пыльцевые трубки). Аллогамия (перенос пыльцы с одного цветка на другой) делится на гейтеногамию (цветки находятся на одном растении), ксеногамию (на разных). Приспособления, способствующие перекрестному опылению и препятствующие самоопылению: однополость цветка, двудомность растений; диогогамия (разделение функций цветка по времени, разновременность достижения зрелости тычинками и пестиками одного цветка) делится на протоандрию (пыльники созревают раньше, чем рыльца того цветка) и протогинию; гетеростилия – разностолбчатость – цветки особей одного вида имеют различную длину столбиков и тычиночных нитей.

Абиотическое опыление: анемофилия (ветром), гидрофилия (с помощью воды). Биотическое опыление – участвуют два живых организма – животное и растение (энтомофилия, орнитофилия).

Оплодотворение. Пыльцевое зерно, прорастая, образует пыльцевую трубку, которая растет внутри стилодия, по поверхности выстилающей его канал ткани. Дойдя до семязачатка, она проникает в зародышевый мешок через микропиле (порогамия), через интегументы и нуцеллус (мезогамия) или через халазу (халазогамия). В растущую пыльцевую трубку из пыльцевого зерна входят спермии. Проникнув в зародышевый мешок, пыльцевая трубка изливает свое содержимое вблизи яйцевого аппарата, один из спермиев сливается с яйцеклеткой, второй – сливается со вторичным ядром, образуя триплоидное ядро. Из оплодотворенной яйцеклетки образуется зародыш, из триплоидного ядра образуется эндосперм.

На поверхности **семени** заметно микропиле. Близ него семенной рубчик – место отделения семяножки от зрелого семени. Если семя из анатропного семязачатка, то от семенного рубчика со стороны противоположной микропиле, иногда видно валикообразное утолщение – *семяшов* – место срастания семяножки с семязачатком. Запасные вещества семени представлены эндоспермом, либо эндоспермом и периспермом, либо только периспермом,

либо находятся в зародыше. Семенная кожура образуется из интегументов, чаще всего из наружного.

Зародыш по степени морфологической дифференциации бывает, : дифференцированный – имеет зачатки всех вегетативных органов (корень, гипокотиль, семядоли); недифференцированный – развитие происходит в семени, но после отделения его от материнского организма; рудиментарные – небольшая группа клеток, которая не дифференцируется и ко времени прорастания. Зародыш состоит из корня, подсемядольного колена (гипокотиль), зародышевых листьев – (семядоли), между ними конус нарастания. Корень, прорвав семенную кожуру, выходит на поверхность семени и внедряется в почву. Подземное прорастание: гипокотиль и семядоли остаются в почве, над ее поверхностью побег из почечки. Надземное прорастание: после выхода корня начинается рост гипокотилия, который сначала петлеобразно изгибается, затем, выпрямляясь, выносит над поверхностью земли семядоли – они первые фотосинтезирующие органы.

Соцветие, биологическое значение, классификация соцветий.

Плоды, строение плода, биологическое значение, классификация плодов

Соцветие – видоизмененная система побегов с цветоносными верхушками, более менее обособленная от вегетативной части. Биологическое значение заключается в увеличении вероятности опыления цветков как насекомыми, так и ветром, кроме того, преимущество имеет последовательное распускание цветков в соцветии. По расположению на растении соцветия делятся на терминальные – на верхушке главных побегов, пазушные – на концах укороченных побегов, интеркалярные из чередующихся стерильных и фертильных участков. По степени олиственности прицветными листьями: фрондозные – хорошо развитые листья, крупные, ярко окрашенные, брактеозные – прицветные листья в виде мелких чешуй, эбрактеозные – без прицветных листьев.

По совокупности признаков делят на два типа: цимозные и рацемозные.

Цимозные (верхоцветные) – симподиальное ветвление, верхушечный рост главной оси заканчивается образованием первого цветка, остальные цветки развиваются базипетально. В связи с ранним прекращением деятельности апикальных меристем число цветков ограничено, соцветия называются определенными. Плейохазий – небольшое число одноцветковых боковых осей, расположенных в очередной последовательности. Длина боковых осей тем больше, чем дальше от верхушечного цветка они находятся. Дихазий – редукция боковых всех осей до двух, соцветие трехцветковое, тирс – трехцветковые боковые оси под терминальным цветком главной оси, значительно ниже – оси с большим числом цветков; монохазий – единственная боковая ось, цветков два, из нескольких монохазиев – завиток, если все цветки обращены в одну сторону, извилина, если боковые оси отходят с двух сторон от общей оси.

Рацемозные (ботрические, бокоцветные) – моноподиальное ветвление, первым закладывается и распускается нижний цветок, остальные акропетально, неопределенные. Метелка – много многоцветковых осей боковых, расположенных в очередной последовательности, верхушечного цветка нет. Кисть – редукция числа цветков на боковых осях, щиток – укорочение главной оси и изменение длины цветоножек, зонтик – укорочение главной оси и расположение цветков с равновеликими цветоножками, корзинка – срастание осей, колос – из кисти путем утраты цветоножек, разросшаяся главная ось колоса – початок. Простые соцветия – на главной оси располагаются цветки, сложные – на главной оси ботрические соцветия (из простых колосьев – сложный колос, из простых зонтиков – сложный).

Плод – образование, развившееся из цветка после оплодотворения, содержащее семена или одно семя, обеспечивающее защиту и способствующее распространению, за счет разрастания гинецея, а также при участии других частей цветка.

Классификация плодов по взаимоотношению плодолистиков между собой и с другими частями цветка: простой плод – 1 пестик (или 1 плодolistик, или сросшиеся несколько); сборный плод – из нескольких свободных плодолистиков; соплодие – из целого соцветия, опадающего целиком.

Другая классификация плодов основана на консистенции околоплодника – перикарпия, который развивается из стенки завязи и у большинства делится на три зоны: экзокарпий (внеплодник), мезокарпий (межплодник), эндокарпий (внутриплодник). В зависимости от консистенции делятся на сочные и сухие односемянные не вскрывающиеся и сухие многосемянные вскрывающиеся.

Морфогенетическая классификация по типу гинецея. *Апокарпии* – многолисточка, однолисточка, орешек с кожистым или деревянистым околоплодником, сочные многолисточка и однолисточка, однокостянка, сухая костянка, боб, зерновка. Все апокарпии развиваются из верхней завязи. *Синкарпии* – многолисточка, сухая коробочка (может быть верхняя и нижняя), ценобий, крылатка с окраиной в виде крыла, однокрылатка, двукрылатка, сухая костянка, ягода, померанец или гесперидий, желудь, орех, вислоплодник, яблоко, гранатина. *Паракарпии* – сухие коробочки, стручок, стручочек, орешек, семянка, ягода. *Лизикарпии* – коробочки, орешек, костянка, ягода.

Типы распространения плодов: автохория – без посредников, анемохория с помощью ветра, гидрохория с помощью воды, зоохория за счет животных, орнитохория за счет птиц, антропохория – с помощью человека.

Водоросли. Общая характеристика

(определение, строение, питание, размножение).

Основные отделы (сине-зеленые, зеленые, бурые, диатомовые, красные), их характеристика, эволюция, значение.

Водоросли (*Algae*) – экологическая группа растений, объединённая в основном водным образом жизни, кислородным фотосинтезом, вегетативное

тело – таллом, или слоевище. Каждый отдел характеризуется наличием определенных способами размножения и хлорофилла (питание фототрофное) и набором пигментов, обуславливающих соответствующую окраску.

Водоросли имеют следующие типы талломов: амебоидный, монадный, коккоидный, пальмеллоидный, нитчатый, разноритчатый, ложнотканевый, сифональный, сифонокладальный.

У водорослей различают – вегетативное, бесполое и половое размножение. *Вегетативное* – деление клетки пополам, распад колоний, фрагментация, выводковыми почками. *Бесполое* – подвижными зооспорами и неподвижными апланоспорами. Клетки, в которых образуются споры, называются спорангиями, а особь, на которой формируются спорангии – спорофитом.

Половое размножение водорослей: *гологамия, конъюгация, изогамия, гетерогамия, оогамия*. Клетки, в которых формируются гаметы, называются гаметангиями, а особь, на которой они образуются – гаметофитом. Клетки, в которых формируются спермации, называют антеридием, а клетку, содержащую яйцеклетку (одну или несколько), – оогонием.

Отдел Сине-зеленые водоросли (*Cyanophyta*) насчитывает около 1400 видов. Обитают в морях, пресных водоемах, на субстрате (на почве, скалах). Это прокариотические фототрофы. Талломы одноклеточные, колониальные и нитчатые; содержат хлорофилл *a*, фикоцианин (синий), фикоэретрин (красный) и каротиноиды. В клетке нет хроматофоров и митохондрий. Способны фиксировать азот. Размножаются вегетативно и бесполом путем.

Отдел Зеленые водоросли (*Chlorophyta*) – самый обширный (около 20000 видов), широко распространен по всему земному шару. В основном обитают в пресных и морских водоемах, в некоторых случаях – на суши. Есть виды, вступающие в симбиотические отношения с животными (губками, кишечнополостными) и грибами. Слоевище зеленой окраской, за счет хлорофиллов *a* и *b*, каратиноидов и ксантофиллов. Клеточная оболочка у большинства целлюлозная, у немногих пектиновая или гемицеллюлозная, у простейших форм – пелликула. Клетки одноядерные или многоядерные. Запасные вещества в клетке – крахмал и масло. Часто наблюдается правильное чередование полового и бесполого размножения.

Отдел Бурые водоросли (*Phaeophyta*) насчитывает около 1500 видов. В основном это макроскопические водоросли. Окраска талломов обусловлена наличием хлорофиллов *a* и *c*, каратиноидами и ксантофиллами. Внутри отдела наблюдается эволюция формы тела от нитчатых и ветвящихся, до пластинчатых. Клетка бурых водорослей содержит одно ядро и, несколько мелких хлоропластов, по форме могут быть самыми разнообразными, что заложено в систематике при разграничении родов. Запасное вещество в клетке – ламинарин. Вегетативное размножение – частями таллома, бесполое – зооспорами, половой процесс – изогамия, гетерогамия, оогамия.

Отдел Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) насчитывает около 10000 видов. Это одноклеточные микроскопические, или колониальные формы. Окраска клеток в основном это бурая, что связано с преобладанием бурых

пигментов (каротины, ксантофиллы и диатомин), которые маскируют хлорофиллы *a* и *c*. Клетка диатомовых водорослей представлена протопластом, который окружен кремнеземной оболочкой – панцирем. Панцирь состоит из меньшей (доньшка) – гипотеки и более крупной (крышечки) – эпитеки. Внутреннее строение клетки представлено постенной цитоплазмой, остальная ее часть заполнена вакуолью (или вакуолями). Ядро располагается в центре. Запасное вещество – масло, волютин и лейкозин. Размножаются вегетативное и половое.

Отдел Красных водорослей (*Rodophyta*) насчитывает около 4000 видов, морские формы с одноклеточными, колониальными, и пластинчатыми талломами. Пигментный состав: хлорофиллы *a* и *d*, каратиноиды, ксантофиллы, и специфические пигменты – билипротеины (фикоэритрин красный и фикоцианин синий). Запасные вещества – багрянквый крахмал, сахара и жиры. Оболочка клеток двухслойная внутренний – целлюлозный, наружный – из пектиновых веществ. У большинства в клетке одно ядро (примитивный признак), у других – многоядерные (высокоорганизованный признак). Количество хлоропластов в клетках варьирует от одного до нескольких. Пиреноид один. Размножение вегетативное (фрагментация таллома), бесполое (спорами) и половое (оогамия).

Эволюция водорослей шла по пути усложнения организации и форм таллома от одноклеточных, через колониальные к многоклеточным. Параллельно и независимо от организации таллома происходила эволюция форм полового процесса – от изогамии, через гетерогамия, – к оогамии.

Водоросли, будучи автотрофами, являются продуцентами органических веществ; в процессе фотосинтеза выделяют кислород; являются кормом для животных; употребляют в пищу. Из водорослей получают вещества и соединения, используемые в пищевой, микробиологической, текстильной, пластмассовой, медицинской промышленности. Приводят к естественному самоочищению водоемов (вольвоксовые, эвгленовые, желто-зеление, диатомовые). При массовом развитии ухудшают качество воды, вызывают «цветение»; некоторые водоросли – токсичные.

Грибы. Общая характеристика. Признаки, сближающие грибы с растениями и животными. Основные классы низших (Хитридиомицеты, Оомицеты, Зигомицеты) и высших грибов (Аскомицеты, Базидиомицеты) их характеристика и эволюция

Грибы (*Mycota, Funqi*) – отдельное царство, насчитывающее свыше 100000 видов и сочетающие в себе признаки растений и животных.

К признакам, сближающим грибы с растениями, относится следующее: неподвижность, неограниченный верхушечный рост, наличие клеточных стенок, способность синтезировать витамины, абсорбтивное питание (всасывание, а не заглатывание). С животными их сближает: гетеротрофное

питание; наличие в клеточных стенках хитина; запасной углевод в клетке – гликоген; наличие в обмене веществ мочевины; структура цитохромов.

Вегетативное тело гриба – таллом, представлен гифами. Система переплетенных между собой гиф называется мицелием или грибницей. Гифы низкоорганизованных грибов (низших) не имеют поперечных перегородок (септ), и мицелий представляет собой одну единственную гигантскую, многоядерную клетку – ценоцит. У более высокоорганизованных грибов (высших) имеются септы, и мицелий многоклеточный. Септы – не сплошные образования, имеют одну или несколько пор, через которые происходит сообщение протопластов соседних клеток.

У грибов различают: вегетативное, бесполое и половое размножение, и парасексуальный половой процесс. Вегетативное размножение осуществляется кусочками мицелия, спорами (образующиеся в результате распада септ мицелия), почкованием клеток, склероциями (многоклеточные, покоящиеся органы, представляющие собой видоизмененный мицелий, функция – переживание неблагоприятных условий и распространение).

Бесполое размножение осуществляется спорами образующиеся как эндогенно (зооспоры, спорангиоспоры, мероспорангиоспоры, спорангиолы), так и экзогенно (конидии). Типы полового процесса: хологамия, изогамия, гетерогамия, оогамия, зигогамия, гаметангиогамия, соматогамия и парасексуальный половой процесс.

Представители **класса хитридиомицеты (*Chitridiomycetes*)** живут в воде или во влажной наземной среде. Большая их часть представлена паразитами, незначительная – сапротрофы. Вегетативное тело представляет собой плазмодий или слаборазвитый мицелий (ризомицелий). Бесполое размножение – зооспорами с одним гладким жгутиком. Половой процесс: хологамия, изогамия, гетерогамия, оогамия. Представители: ольпидиум – внутриклеточный паразит вызывающий заболевание у растений «черная ножка» и синхитриум, вызывающий «рак картофеля».

Класс оомицеты (*Oomycetes*) объединяет несколько сотен видов от примитивных водных организмов, до высокоспециализированных паразитов наземных растений.

В состав клеточных стенок входит целлюлоза. Хитин отсутствует за исключением порядка **Лептомитовые (*Leptomitales*)**. Бесполое размножение осуществляется конидиями и зооспорами, имеющими два жгутика – гладкий и перистый.

Половой процесс – оогамия. Большую часть своей жизни представители класса проводят в диплоидном состоянии и являются диплоонтами, в отличие от представителей других классов, которые являются гаплонтами.

Представители **класса зигомицеты (*Zygomycetes*)** имеют одноклеточный многоядерный в большинстве случаев хорошо развитый мицелий. Бесполое размножение осуществляется неподвижными спорангиоспорами или конидиями. Половое размножение – зигогамия.

Класс аскомицеты (*Ascomycetes*) один из крупнейших классов, насчитывающий более 30000 видов. Вегетативное тело представителей класса

может быть разнообразным – у одних оно представлено разветвленным, гаплоидным, септированным мицелием, у других он может распадаться на отдельные клетки или почковаться, у дрожжей настоящий мицелий отсутствует. Клеточные стенки двухслойные. Самым важным и отличительным признаком класса является наличие сумки (аска). Образование сумок происходит непосредственно на мицелии открыто, или в специальных вместилищах – плодовых телах: *клеистоцециях, перитециях, апотециях*.

Половой процесс – гаметангиогамия. У большинства высших грибов после плазмогамии ядра некоторое время не сливаются, а образуют пары – дикарионы. Между гаплоидной и диплоидной фазами вклинивается дикарионтическая.

Класс базидиомицеты (*Basidiomycetes*) насчитывает около 30000 видов грибов. Размеры – от микроскопических до наличия крупных плодовых тел. Большинство представлено сапрофитами, но встречаются паразиты сельскохозяйственных растений и микоризообразователи.

У базидиомицетов в процессе эволюции произошла утрата полового процесса, и функцию половых органов выполняют вегетативные клетки первичного гаплоидного мицелия, развивающегося из базидиоспоры. У таких грибов происходит соматогамия – переползание протопласта из одной вегетативной клетки в другую, с образованием дикарионтического мицелия. На концах гиф дикарионтического мицелия образуются базидии с 2-4 базидиоспорами, которые сидят на особых выростах – стеригмах.

На плодовых телах развивается спороносный слой – гимений. Гимений состоит из базидий и парафиз. Поверхность, несущая гимений, называют гименофором. Внешний вид базидий может быть разнообразным, в связи с этим различают: *холобазидии, гетеробазидии, фрагмобазидии (склеробазидией)*.

Грибы являются редуцентами, микоризообразователями, используются в пищевой, промышленности и медицине; паразитируют на растениях, животных, человеке.

Лишайники. Общая характеристика.

Особенности морфологического и анатомического строения.

Компоненты лишайника и характер их взаимоотношений.

Способы размножения и местообитание

Лишайники представляют собой двухкомпонентные организмы, тело которых образовано грибом (*микобионтом*) и водорослью (*фикобионтом*). Для них характерны особые морфологические структуры талломов, биохимия, способы размножения, медленный рост, отношения к экологическим условиям и др. Каждый из компонентов лишайника в отдельности характеризуется особым типом метаболизма, который отличается от свободноживущих форм.

В морфологическом плане среди лишайников выделяют накипные, листоватые и кустистые и переходные между ними формы, в анатомическом – гомеомерные и гетеромерные.

В систематическом плане лишайники принято классифицировать по грибному компоненту и относить к трем классам. **Класс сумчатые** (микобионтом являются грибы, относящиеся к **классу *Ascomycetes***), доминирующий по количеству видов. **Класс базидиальные**, (их микобионт относится к **классу *Basidiomycetes***), малочисленная. Третий, искусственный класс, **несовершенные** (у микобионта плодовые тела и споры не обнаружены, грибной компонент относится к **классу *Deuteromycetes***).

По систематическому положению фикобионт относится к **Cyanophyta, Chlorophyta, Xanthophyta, Phaeophyta**. Колониальные формы при этом распадаются на отдельные клетки и утрачивают способность размножаться бесполом и половым путями.

В большинстве случаев взаимоотношения гриба и водоросли в составе лишайника определяют как взаимовыгодный симбиоз (мутуалистическая теория), где гриб снабжает водоросль водой и растворенными в ней минеральными соединениями и защищает водоросль, водоросль снабжает гриб органическими веществами.

В 1873 г. Е. Борне обнаружил внутри клеток водорослей гаустории гриба (всасывающие органы), что свидетельствует о паразитизме со стороны гриба. Паразитизм со стороны гриба оказывается умеренным, так как, уничтожив все клетки фикобионта, он не смог бы состояться как двухкомпонентный организм. Гриб уничтожает лишь часть клеток водорослей, оставшиеся поддерживает в развитии и стимулирует их деление. Чем примитивнее лишайник, тем выше паразитизм со стороны гриба.

А.А. Еленкин обнаружил, что после внедрения гаустории гриба в клетку водоросли и поглощения всего ее внутреннего содержимого (факт паразитизма), гриб переходит на сапротрофное питание, разрушая и потребляя ее оболочку. Такое явление он назвал эндопаразитосапрофитизмом.

Размножение у лишайников осуществляется вегетативным (фрагментацией, соредиями и изидиями), бесполом (пикнидии, пикноконидии и др.) и половым способами (образование спор в зависимости от принадлежности гриба к тому или иному классу).

По отношению лишайников к субстрату и другим факторам внешней среды выделяют несколько экологических групп: эпилитные (обитающие на камнях); эпиксильные (на мертвой древесине); эпифитные (на коре деревьев и кустарников); эпигейные (на почве); эпифилльные (на хвое и листьях вечнозеленых растений); эпибриофитные (на куртинах мхов); эндофлеоидные (внутри коры дерева) эврисубстратные (на нескольких субстратах).

**Общая характеристика высших растений.
Современные представления о происхождении этой группы.
Основные направления эволюции гаметофита и спорофита**

Группа высших растений насчитывает более 300000 видов. Развиваясь в условиях наземного существования и приспособляясь к разнообразным условиям среды, они значительно эволюционировали. Их тело расчленено на органы: листья, стебли и корни и состоит из множества типов клеток и системы тканей. Половой процесс исключительно оогамный. Для них характерны многоклеточные половые органы (архегонии и антеридии) и спорангии. Архегонии содержат одну яйцеклетку, антеридии множество сперматозоидов. Жизненный цикл у высших растений состоит из двух поколений – полового гаметофита и бесполого спорофита. Гаметофиты могут быть как обоеполыми, так и раздельнополыми в связи с появлением разносторовости. В связи с этим различают более крупные мегаспоры, дающие начало женским гаметофитам (заросткам) и мелкие микроспоры мужским. Таким образом, мейоз предшествует образованию спор (спорическая редукция) из которых развиваются гаметофиты с гаметами. При слиянии гамет образуется диплоидная зигота, дающая начало многоклеточному зародышу представляющий собой спорофит, на котором развиваются споры.

Возможными предками высших растений были зеленые водоросли, что отчасти доказывается их схожестью с древней, вымершей группой высших растений – риниофитов, сходство в чередовании поколений, строении и функции хлоропластов и т.д.

Эволюция всех отделов высших растений за исключением моховидных пошла по пути максимального развития бесполого поколения спорофита, иногда достигающего огромных размеров, тогда как гаметофит, напротив, редуцировался, и постепенно происходило уменьшение его размеров. Наибольшая редукция гаметофита наблюдается у голосемянных и покрытосемянных растений. Все отделы, кроме моховидных, представляют спорофитный ствол эволюции, а мхи гаметофитный.

**Отдел Моховидные: общая характеристика и классификация.
Строение и размножение маршанции, кукушкина льна и сфагнома**

Отдел Моховидные (*Bryophyta*) насчитывает 25000 видов. В отделе гаметофит преобладает в жизненном цикле, выполняя функцию фотосинтеза. Особенности видов отдела являются: низкорослость, отсутствие корней, (их функцию выполняют ризоиды), слабое развитие некоторых тканей (механическая, проводящая и др.). Параллельно происходит редукция спорофита (спорогона), состоящего из коробочки со спорами иногда с элатерами, ножки, и гаустрии, выполняющая всасывающую функцию. Спорофит утратил способность к самостоятельному питанию и паразитирует на гаметофите. Внутри развивающейся коробочки образованию спор

предшествует мейоз (спорическая редукция) и в большинстве случаев из этих спор развивается нитчатое многократно ветвящееся бесцветное образование – протонема (иногда зеленое – хлоронема) на которой закладываются многочисленные точки роста, из которых в последующем развиваются взрослые растения – гаметофиты. Высеивание спор из коробочки осуществляется в сухую погоду в результате ее растрескивания, либо благодаря специальным приспособлениям.

Отдел, в зависимости от степени развития гаметофита, подразделяется на три класса: антоцеротовые, печеночные и листостебельные мхи. Для представителей **класса антоцеротовых (*Anthocerotopsida*)** характерны просто устроенные талломные гаметофиты и сложноустроенные спорофиты.

Класс печеночные мхи (*Marchantiopsida*), подразделяющийся на подкласс маршанциевые (*Marchantiidae*), с порядками маршанциевые, риччиевые, сферокарповые, моноклеевые; подкласс юнгерманиевые (*Jungermannidae*) с порядками метцгериевые, такакиевые, гапломитриевые, юнгерманиевые. У представителей класса гаметофит от талломного до «олиственного», дорзовентрального строения, в спорогоне есть пружинки.

Класс листостебельные мхи (*Bryopsida*) подразделяется на подклассы сфагновые (*Sphagnidae*) с одним порядком и одним семейством сфагновых, андреевые (*Andreaeidae*) с одним порядком и одним семейством андреевых, бриевые (*Bryidae*) с порядками тетрафисовые, политриховые, буксбамиевые, схистостеговые, фиссидентовые, дикрановые, поттиевые, бриевые и др.

В классе гаметофит имеет радиальное строение, «олиственный», имеет стебель; ризоиды многоклеточные

Маршанция (печеночница) – слоевищное растение, состоящее из клеток долек ячеистого строения. Имеется центральная, дихотомически ветвящаяся жилка, от которой снизу отходят ризоиды. Это двудомное растение, у которого органы полового размножения развиваются на подставках (мужских и женских). Мужская подставка – крупнолопастной диск на ножке, на верхней стороне которого в антеридиальных камерах развиваются антеридии. Женская подставка имеет вид многолучевой звезды, где под каждым лучом развивается группа архегониев, шейками обращенные вниз. Каждый архегоний имеет свое частное покрывало – перианций, а все группа окружена общим покрывалом – перихецием. Спорогон маршанции состоит из коробочки вскрывающейся трещиной и содержащей элатеры, ножки и гаустории.

Кукушкин лен – листостебельное, двудомное растение. Органы полового размножения развиваются на верхушках гаметофитов и окружены кроющими листьями, которые у женских экземпляров не отличаются по внешнему виду от вегетативных, а у мужских отличаются более крупными размерами и бурой окраской. Коробочка состоит из крышечки, урночки и шейки переходящая в ножку. Внутри урночки имеется колонка, вокруг которой находится мешковидный спорангий со спорами. В верхней части урночки имеются эпифрагма и зубцы перистома, располагающиеся по кругу и являющиеся гигроскопичными. Высеивание спор осуществляется через отверстия в верхней части урночки.

Сфагнум – листостебельное растение, с мелкими чешуевидными листьями, состоящими из двух типов клеток – червеобразных хлорофилоносных и кубовидных водоносных (гиалиновых). У сфагнумов во взрослом состоянии нет ризоидов, а поглощение воды у них осуществляется всей поверхностью тела. Органы полового размножения развиваются на специальных веточках (архегионийных и антеридийных). Спорогон имеет схожее строение с таковым у кукушкина льна, но не имеет четко выраженной колонки.

Отдел Плауновидные: общая характеристика и классификация. Строение и размножение плауна и селягинеллы

Среди современных высших растений плауны одни из самых древних, представлены сравнительно небольшим числом родов и видов, участие которых в сложении растительного покрова обычно незначительно. Отдел делится на два класса: **плауновые (Lycopodiopsida)** и **полушниковые (Isoetopsida)**, причем в каждом из них имеются вымершие семейства.

Все современные представители – многолетние травянистые растения, обычно вечнозеленые, характерно наличие побегов со спирально расположенными листьями. Подземные части побегов у одних плауновидных имеют вид типичного корневища с видоизмененными листьями и придаточными корнями; у других образуют своеобразный орган, несущий расположенные по спирали корни и называемый поэтому ризофором. Корни плауновидных придаточные. Надземные и подземные оси нарастают с помощью верхушечных меристем, но рост их ограничен. Характерно дихотомическое ветвление надземных и подземных осей. Дихотомия бывает равной и неравной. Проводящая система стебля представлена разными типами стелы, в онтогенезе наблюдается закономерный переход от одного типа стелы к другому.

Спорофиллы по форме, размерам и цвету могут быть похожи на обычные вегетативные листья или более или менее резко отличаться от них. Чередясь со стерильными листьями, они образуют на протяжении стебля спороносные зоны или собраны в расположенные на концах ветвей стробилы. Среди плауновидных есть как равноспоровые, так и разноспоровые растения. Споры плауновидных обычно с трехлучевым тетрадным рубцом.

Гаметофиты равноспоровых и разноспоровых форм резко отличаются друг от друга. Гаметофиты равноспоровых форм современных плауновидных подземные или полуподземные, мясистые, длиной 2-20 мм. Они обоеполые, ведут сапрофитный или полусапрофитный образ жизни и созревают в течение 1-15 лет. Гаметофиты разноспоровых однополые, незеленые, развиваются обычно в течение нескольких недель за счет питательных веществ, содержащихся в споре, и по достижении зрелости не выступают или лишь слегка выступают наружу за пределы оболочки споры.

Половые органы представлены антеридиями и архегониями. В антеридиях развиваются дву- или многожгутиковые сперматозоиды, в

архегониях – яйцеклетки. Оплодотворение совершается при наличии капельно-жидкой воды, и из зиготы, не впадающей в состояние покоя, вырастает новое бесполое растение – спорофит.

Примером равноспоровых плаунов является род плаун, для него характерно отсутствие ризофоров, наличие цельных листьев, спорангии сидят в пазухе листа или на его внутренней стороне. К роду относятся плауны булавовидный (*Lycopodium clavatum*), баранец (*L. selago*).

Как пример разноспоровых плаунов можно привести род селлагинелла, для него характерно то, что спорангии располагаются на стебле близ пазухи листа или в пазухе листа. Спорофиллы собраны в стробилы.

Отдел Хвощевидные: классификация и общая характеристика. Строение и размножение хвоща полевого

Отдел Хвощевидные (Equisetophyta) представляет собой группу вымерших растений, на сегодняшний день представлен одним классом, порядком, семейством и родом – хвощ, имеющий большое географическое распространение и широкую экологическую амплитуду, насчитывающий 20-25 видов. Представители характеризуются линейно-членистым строением, (четким разделением побегов на узлы и междоузлия). В узлах располагаются мелкие, чешуевидные, сросшиеся своими влагалищами в трубку, не способные к фотосинтезу листья. Функцию фотосинтеза у хвощей выполняет стебель, эпидермальные клетки которого пропитаны кремнеземом придающий жесткость. Для репродуктивных органов современных хвощей характерно наличие стробилов в виде спороносных колосков, которые развиваются на вегетативных (фотосинтезирующих) и специализированных генеративных (спороносных) побегах. Спороносный колосок обычно состоит из расширенной оси и сидящих на ней спорангиофоров (спорофиллов), состоящих из шестиугольного ножки и щитка, под ним развиваются мешковидные спорангии, вскрывающиеся продольной трещиной.

Хвощи – равноспоровые растения, внешний слой спор (экзоспорий) видоизменился с образованием спирально обернутых вокруг тела гигроскопические ленты — элатеры (во влажную погоду скручиваются вокруг споры, в сухую раскручиваются). Такие движения способствуют вскрытию спорангия благодаря создаваемому давлению изнутри, и групповому высеванию спор. При попадании спор в благоприятные условия происходит образование заростков (гаметофитов), которые могут быть однополыми (мужскими и женскими), так и обоеполыми, при этом все фотосинтезирующие. Образование однополых заростков связано как с видовой принадлежностью, так и с условиями, в которых оказались споры. При благоприятных условиях (влажных и затененных) споры дадут начало женским заросткам, а при неблагоприятных (сухих и освещенных) – мужским. При этом женские заростки крупнее мужских и более рассеченные. Такое явление называется физиологической разноспоровостью. Оплодотворение у хвощей

осуществляется при наличии капельно-жидкой влаги на поверхности гаметофита. После оплодотворения из образовавшейся зиготы формируется зародыш соответствующий спорофиту. На начальном этапе развития зародыш питается за счет тканей гаметофита основанием первого листового влагалища, а позже переходит на самостоятельное автотрофное питание.

Хвощ полевой – многолетнее растение с двумя типами побегов: летними, вегетативными фотосинтезирующими и весенними генеративными (спороносными), бесхлорофилльными. В летний период в процессе фотосинтеза образуется органическое вещество, которое накапливается в подземных клубеньках. Весной оно расходуется на развитие весенних не долговечных побегов, на которых развиваются спороносные колоски.

Отдел Папоротниковидные: общая характеристика и классификация. Строение и размножение щитовника и сальвинии

Папоротники очень древняя группа растений широко распространенные с каменноугольного периода. Это одна из многочисленных групп современных споровых растений насчитывающая более 10000 видов. Листья уплощены и дифференцированы на черешок (рахис) и пластинку (вайю). В большинстве случаев листья совмещают функции фотосинтеза и спороношения (щитовник), но у некоторых они разделены на зеленые трофофиллы и бурые спорофиллы (страусник). Листья у папоротников нарастают верхушкой (апикально), что доказывает их стеблевое происхождение. Стебель – укорочен в виде корневища полускрытого в земле. Спорангии на листьях могут развиваться как одиночно, так и группами (сорусы), располагаясь обычно на нижней стороне листовой пластинки вдоль жилок. В сорусах спорангии посредством ножек прикрепляются к плаценте, представляющей собой толстый вырост, из которого часто развивается покрывальце, или индузий, выполняющий защитную функцию от высыхания. У некоторых индузий не образуется, тогда сорусы располагаются по краю листа и лист при этом заворачивается и таким образом их защищает. Вскрытие спорангиев может быть как пассивным (продольной трещиной), так и активным. Среди папоротников встречаются как равноспоровые (щитовник), так и разноспоровые (сальвиния). Оплодотворение осуществляется при наличии капельно-жидкой влаги.

Щитовник – многолетнее травянистое одно из самых распространённых видов папоротников. Имеет мощное толстое, косо растущее корневище, с многочисленными тонкими корнями. Надземного стебля нет. Корневище несет пучок перисто-рассеченных листьев с перисто-раздельными долями. Листья крупные до 1 и более метров длины двояко перисто-рассеченные. Спорангии образуют сорусы и имеют приспособление для вскрытия и активного рассеивания спор в виде т. н. кольца, представляющее собой один ряд поверхностных клеток с неравномерным утолщением клеточных стенок. Наиболее тонкие стенки на внешней стороне и в результате более интенсивного испарения воды они подсыхают, стягиваются, в результате чего спорангий с

силой вскрывается, а споры при этом могут разлетаться на расстояние одного метра от материнского растения. Из морфологически одинаковых спор развиваются обоеполые, фотосинтезирующие заростки имеющие вид сердцевидных пластин диаметром около 1 см. В верхней части заростка возле выемки, представляющей собой точку роста, компактно располагается группа архегониев, в нижней, заостренной части формируются ризоиды и более рассеяно антеридии. После оплодотворения развивается зародыш, который на начальном этапе своего развития питается за счет тканей заростка (гаметофита). Сальвиния плавающая является однолетним растением ведущая плавающий образ жизни. Удерживаться на плаву ей позволяют хорошо развитая воздухоносная ткань (аэренхима), а также волоски и восковой покров на поверхности листьев выполняющие водоотталкивающую функцию. Стебель тонкий длиной до 15 см, несет мутовки из трёх листьев, из которых два надводных цельных, яйцевидно-эллиптической формы, а третий подводный, рассечённый и выполняет функцию корня. У основания подводных листьев находятся от 4 до 8 шаровидных сорусов, окруженных двухслойным индузием. В связи с разноспоровостью сальвинии в одних сорусах развиваются микроспорангии с множеством мелких микроспор и мегаспорангии (макроспорангии) в которых образуются 4 мегаспоры, но развивается лишь одна. Сорусы обычно осенью опадают на дно водоема, где перезимовывают. За это время их оболочка разрушается, и мега и микроспоры всплывают к верхней толще воды и прорастают, давая начало женским и мужским заросткам. Заростки сальвинии настолько малы, что они едва выходят за пределы оболочек спор. В отделе папоротниковидных наблюдается переход от равноспоровости к разноспоровости, что ведет к редукации гаметофитов и в большей степени мужского гаметофита, так как изначально размер микроспоры меньше мегаспоры.

Отдел Голосеменные (Pinophyta): общая характеристика и систематика.

Географическое распространение и жизненные формы.

Женский и мужской гаметофит. Цикл воспроизведения на примере сосны.

Важнейшие представители хвойных, их значение в природе и народном хозяйстве

Голосеменные распространены по всему земному шару. Это вечнозелёные, реже листопадные деревья или кустарники, редко лианы, с моноподиальным нарастанием. Форма листьев сильно варьирует: от цельных чешуевидных, игольчатых до дихотомически рассечённых, двулопастных, перистых и дваждыперистых. Отличительная черта голосеменных, так же как и покрытосеменных, – наличие семязачатка и образующегося из него семени.

У голосеменных семязачаток состоит из нуцеллуса и интегумента (покрова) с микропиле (пыльцевход). Все голосеменные – разноспоровые растения с сильно редуцированными заростками, развивающимися под оболочками спор. Внутри семязачатка из мегаспоры развивается женский

гаметофит с двумя или несколькими архегониями. Микроспоры формируются в пыльниках (микроспорангиях) и в дальнейшем здесь же из микроспоры развивается мужской гаметофит (пыльцевое зерно). Мужской гаметофит лишён антеридиев и полного развития достигает на семязачатке.

Семязачатки у голосеменных располагаются открыто («голо») (отсюда название отдела) на семенных чешуях или на мегаспорофиллах. Пыльца попадает непосредственно на микропиле. Из семязачатка развивается семя, состоящее из зародыша – спорофита нового поколения, гаплоидного эндосперма – ткани, обеспечивающей питание развивающегося зародыша и возникающей из женского гаметофита, и семенной кожуры, образующейся из остатков нуцеллуса и интегумента.

Половой процесс у семенных растений (голосеменных и покрытосеменных) независим от воды, так как оплодотворение и развитие зародыша происходит внутри семязачатка. Функцию воды, как среды, по которой у споровых растений передвигаются сперматозоиды, у семенных растений выполняет цитоплазма пыльцевой трубки.

Отдел Голосеменные подразделяется на 6 классов: семенные папоротники (вымершая группа), саговниковые, беннеттитовые (вымершая группа), гнетовые, гинкговые, хвойные.

Класс хвойные (Pinopsida). Современные представители хвойных – вечнозелёные, реже листопадные (лиственница, метасеквойя, таксодиум), обычно высокие деревья, иногда кустарники. Побеги большей частью двух типов: удлинённые со спиральным листорасположением и укороченные, несущие пучки листьев. Листья игловидные – хвоя (отсюда название), реже чешуевидные (кипарис и др.) или с широкой эллиптической пластинкой (агатис, подокарп). Большинство хвойных – однодомные растения. Микростробилы (пыльниковые колоски, мужские шишки) главным образом одиночные, состоят из укороченной оси и микроспорофиллов. Собрания мегаспорофиллов образуют женскую шишку. Пыльца образуется в большом количестве, очень лёгкая, сухая, переносится ветром на большие расстояния. Оплодотворение происходит в тот же сезон, что и опыление (у сосны через 12–14 месяцев). Семена деревянистые, с 1, реже 2–3 плёнчатыми «крыльями» или без них, разносятся ветром или животными.

Произрастают хвойные главным образом в умеренных поясах обоих полушарий, в Евразии и Северной Америке образуют хвойные леса, имеют водоохранное, ландшафтное и декоративное значение, служат важнейшим источником древесины и многих продуктов её переработки, семена некоторых употребляются в пищу.

Семейство сосновые (Pinaceae). Представители семейства сосновые – это вечнозелёные, реже листопадные (лиственница) деревья (высотой до 50–65 м), иногда кустарники, распространены почти исключительно в северном полушарии. Хвоинки игловидные или узколанцетные, сидят поодиночке на длинных побегах и пучками на коротких боковых побегах. Женские шишки деревянистые, длиной 1,5–50 см, созревают в первый год (лиственница, тсуга) или чаще на 2–3-й год, распадающиеся (пихта, кедр) или опадающие целиком.

В семейство входит 10-11 родов, около 250 видов. Наиболее крупные роды: пихта, ель, лиственница, сосна. В роде сосна около 100 видов. Сосновые дают ценную древесину, их хвоя используется для промышленного получения витамина С.

Представитель семейства – сосна обыкновенная – вечнозелёное дерево высотой 30-35 м с удлинёнными и укороченными побегами.

В конце мая на концах удлинённых побегов образуются одиночные малинового цвета женские шишки, а в основании удлинённых побегов – собрания (констробилы) жёлтых мужских шишек. В центре мужской шишки проходит ось, на которой спирально расположены микроспорофиллы. На их нижней стороне образуются два микроспорангия, погруженных в ткань микроспорофилла. Внутри микроспорангия из диплоидных материнских клеток спор в результате мейотического деления формируются микроспоры.

Развитие мужского гаметофита из микроспоры начинается в микроспорангии. При этом в результате четырёх делений образуются генеративная и сифоногенная ("клетка пыльцевой трубки") клетки. Вокруг мужского заростка – пыльцевого зерна, формируются две оболочки – интина и экзина. Экзина в двух местах по бокам отходит от интины и здесь образуются воздушные мешки, уменьшающие удельный вес пыльцы. На этом завершается формирование пыльцы в микроспорангиях. Таким образом, пыльца это проросшие микроспоры семенных растений. Готовая к высеванию из микроспорангия пылинка представляет собой раннюю стадию развития мужского гаметофита.

Созревший микроспорангий вскрывается продольными щелями, пыльца высыпается и разносится ветром. Пыльца, попавшая на микропиле семязачатка, прорастает. При этом сифоногенная клетка образует вырост – пыльцевую трубку, которая проникает через микропиле, нуцеллус и достигает женского гаметофита. Генеративная клетка делится, образуя два спермия, перемещающиеся по пыльцевой трубке. Пыльцевая трубка достигает архегония и впрыскивает в него большое количество своей цитоплазмы и оба спермия. Ядро одного из них соединяется с ядром яйцеклетки, а второго – разрушается.

Женская шишка состоит из оси со спирально располагающимися на ней кроющими чешуями, в пазухах которых развиваются семенные чешуи (видоизменённые мегаспорофиллы). На верхней стороне у основания семенной чешуи имеется два семязачатка. Микропиле семязачатка обращено к оси шишки. В нуцеллусе семязачатка образуется одна материнская клетка мегаспоры, дающая в результате мейоза линейный ряд из четырёх гаплоидных мегаспор. Функционирует только одна из них, а три другие, расположенные ближе к микропиле, вскоре отмирают. Прорастание мегаспоры начинается в нуцеллусе (мегаспорангии). При этом митотическое деление ядер не сопровождается образованием клеточных оболочек. Они начинают формироваться примерно через 13 месяцев после опыления, и постепенно ткань гаметофита заполняет всю полость разрастающейся мегаспоры. Эта многоклеточная гаплоидная ткань и является женским гаметофитом. На нём развиваются два архегония. Вегетативные клетки гаметофита накапливают

питательные вещества, в них разрушаются ядра и гаметофит превращается в питательную ткань – эндосперм. Таким образом, у голосеменных женский гаметофит функционирует как гаплоидный эндосперм.

Из оплодотворённой яйцеклетки развивается зародыш – зачаток спорофита нового поколения. Эндосперм служит питательной тканью для зародыша. Семязачаток превращается в семя.

**Общая характеристика цветковых растений.
Теории происхождения цветка. Принципы классификации.
Общая характеристика, отличительные особенности
классов Двудольные и Однодольные**

По классификации А.Л.Тахтаджяна в отделе покрытосеменные 2 класса, 533 семейства, около 13 000 родов и не менее 250 000 видов. По числу видов цветковые растения значительно превосходят все остальные группы высших растений, взятые вместе. Покрытосеменные произрастают во всех климатических зонах и в самых различных экологических условиях. Они составляют основную массу растительного вещества биосферы и являются самой важной для человека группой растений.

Основные признаки покрытосеменных:

- 1) семязачатки заключены в более или менее замкнутую полость (завязь), образованную одним или несколькими плодолистиками;
- 2) пыльцевые зёрна попадают не непосредственно на микропиле семязачатка, а на рыльце, которое у некоторых примитивных видов избегает вдоль шва или вдоль более или менее свободных (несросшихся) краёв плодолистика;
- 3) гаметофиты без гаметангиев и развиваются в результате минимального числа митотических делений;
- 4) двойное оплодотворение, триплоидный эндосперм.

Цветковые растения существенно отличаются от голосеменных. Промежуточные формы между ними до сих пор не найдены. Из современных семенных наиболее близки к цветковым – гнетовые, но различия между ними значительны и гнетовые настолько специализированы, что нельзя говорить о сколько-нибудь близком родстве. Гнетовые произошли, видимо, от беннеттитовых или имели с ними общее происхождение и представляют собой слепую ветвь эволюции. Среди вымерших семенных некоторые общие черты с цветковыми растениями имеют те же беннеттитовые, но у всех известных их представителей структура стробила очень отличается от структуры цветка, поэтому можно говорить только об общем происхождении. Предполагается, что и цветковые, и беннеттиты, вероятнее всего, произошли от каких-то древних и мало специализированных голосеменных, возможно семенных папоротников.

Различные группы ископаемых и современных голосеменных обнаруживают те или иные черты сходства с покрытосеменными, однако,

нельзя считать их прямыми предками цветковых. Возможно, здесь мы наблюдаем явление, когда у разных групп голосеменных появлялись отдельные черты и особенности, свойственные покрытосеменным, что объясняется не родством групп, а сходными направлениями морфологической эволюции. Отдельные признаки покрытосеменных могли возникать и действительно возникали у разных групп, но многократное и независимое в разных группах появление всего сочетания важнейших особенностей цветковых растений биологически необъяснимо и статистически невероятно. Поэтому можно говорить только о монофилетическом происхождении покрытосеменных, т. е. когда у какого-то одного, вымершего к настоящему времени, таксона голосеменных проявились в совокупности все признаки цветковых, и именно этот таксон дал начало первичным, исходным покрытосеменным.

Эта группа, видимо, небольшая по объёму, возникла в результате мощного ароморфоза и претерпела быструю и бурную дифференциацию в результате реализации созданных этим ароморфозом возможностей. В итоге дифференциации и при участии гибридизации сформировалось необычайное разнообразие форм покрытосеменных

Следовательно, современные порядки покрытосеменных, как правило, в эволюционном отношении практически одновозрастны. Обычно они не связаны между собой как предки и потомки. По существу это сестринские эволюционные ветви, берущие начало от общего для всех них предка – какого-то древнего голосеменного. Ни одна из групп современных покрытосеменных не может рассматриваться как исходная, предковая по отношению ко всем остальным.

Цветок первичных покрытосеменных не мог быть крупным, обоеполым и энтомофильным. Репродуктивные органы покрытосеменных возникли из репродуктивных структур голосеменных, которые в подавляющем большинстве случаев однополые и анемофильные. Древние голосеменные также были анемофильными растениями. Время от времени у них, вероятно, могла иметь место и энтомофилия, но совершенно невероятно, чтобы именно насекомые в роли опылителей оказались основным фактором возникновения всего комплекса наиболее существенных признаков покрытосеменных, т.е. насекомые не могли быть причиной возникновения цветка. В дальнейшем же, в период дифференциации покрытосеменных, приспособление их к разным формам энтомофилии сыграло огромную роль в формировании морфологического и биологического разнообразия цветков.

Цветки первичных покрытосеменных, скорее всего, представляли собой однополые собрания спорофиллов, претерпевших в дальнейшем эволюцию в двух основных направлениях: либо с сохранением однополости, либо с агрегацией пространственно сближенных однополых репродуктивных структур в обоеполые стробилы. Таким образом, наиболее характерный для покрытосеменных обоеполый энтомофильный цветок сформировался из собраний микро- и мегаспорофиллов не у их предковых форм, а непосредственно в процессе эволюции самого отдела покрытосеменные. У первых цветковых растений не было привычных для нас цветков.

Цветки современных покрытосеменных возникли разными путями, и направления их развития были неодинаковы с самого начала. В частности, обоеполюсь формировалась в разных группах независимо и на разных этапах эволюции. Поэтому какого-то одного «наиболее примитивного» цветка у представителей современной флоры нет.

Гаметофиты цветковых растений до крайности редуцированы и миниатюризированы, что позволяет им развиваться более быстрыми темпами по сравнению с гаметофитами голосеменных. Вместо 10 или 11 делений всё развитие зародышевого мешка покрытосеменных происходит в результате 3-5 делений. Развитие мужского гаметофита покрытосеменных сводится к одному делению, а у сосны мужской гаметофит образуется после 4 делений.

Отдел покрытосеменные делится на два класса: двудольные и однодольные (см. таблицу), которые обособились на заре его эволюции, и одинаково близки к предковой группе. Однако в совокупности у однодольных наблюдается всё же больше вторичных черт, свидетельствующих о несколько большей их специализации по сравнению с двудольными. Это даёт основание располагать их в системе после двудольных.

Из приведенной ниже таблицы видно, что нет ни одного признака, по которому чётко отличались бы классы цветковых растений. Они различаются только комбинацией признаков. Это говорит о том, что они ещё не настолько сильно разошлись в процессе эволюции, чтобы можно было разграничивать их по одному какому-либо признаку.

Важнейшие отличительные признаки классов

Двудольные	Однодольные
Зародыш с 2 семядолями, иногда с 1, редко с 3–4 семядолями	Зародыш с 1 семядолей
Семядоли обычно с 3 проводящими пучками	Семядоля обычно с 2 главными проводящими пучками
Листья с перистым или реже с пальчатым жилкованием, иногда жилкование дуговидное или параллельное	Листья обычно с параллельным жилкованием, реже жилкование дуговидное и очень редко пальчатое или перистое
Жилкование обычно незамкнутое, т.е. имеются свободные концы жилок	Жилкование обычно замкнутое, т.е. свободных концов жилок, как правило, не бывает
Листья обычно с черешком	Листья обычно не расчленены на черешок и пластинку, часто с влагалищем
Листовых следов 1–3, иногда больше	Листовых следов много
Предлистья (самые нижние, недоразвитые листья боковых вегетативных побегов) и брактеоли обычно парные, расположены по бокам побега	Предлистья и брактеоли непарные (одиночные), расположены на брюшной стороне побега
Проводящая система стебля обычно состоит из одного кольца проводящих пучков, как правило, с камбием	Проводящая система стебля обычно состоит из многих отдельных проводящих пучков, расположенных беспорядочно, проводящие пучки, как правило, без камбия

Двудольные	Однодольные
Во флоэме обычно имеется паренхима	Во флоэме нет паренхимы
Кора и сердцевина хорошо дифференцированы	Нет ясной дифференциации коры и сердцевины
Зародышевый корешок развивается в главный корень	Зародышевый корешок отмирает рано, заменяясь придаточными корнями, образующими мочковатую корневую систему
Корневой чехлик и ризодерма в онтогенезе формируются из одной группы инициальных клеток	Чехлик и эпидерма корня в онтогенезе формируются из разных групп инициальных клеток
Древесные и травянистые растения, иногда вторичные древесные растения.	Обычно травы, иногда вторичные древесные формы (первичные древесные растения отсутствуют)
Цветки большей частью 5- или (реже) 4-членные, и лишь у некоторых, преимущественно примитивных таксонов, 3-членные	Цветки обычно 3-членные, иногда 1- или 2-членные, но никогда не бывают 5-членными
Нектарники разных типов, часто представляют собой видоизменённые тычинки, редко бывают септальными	Нектарники преимущественно септальные, т. е. расположены на перегородках завязи

Характеристика царства Протиста

Протисты гетерогенная и сборная группа эукариот. Выделение этой группы в системе живых организмов началось в 70-е годы прошлого века, на основании электронно-микроскопических и молекулярно-генетических исследований. К простейшим относятся одноклеточные эукариотические организмы. Морфологически тело простейших соответствует одной клетке многоклеточного организма, но физиологически каждая особь представляет целостный организм, для которого характерны все основные жизненные функции: обмен веществ с ассимиляцией и диссимиляцией, раздражимость, движение, размножение, приспособление к среде обитания и т. д. В цитоплазме протистов различают *эктоплазму* – наружный, более прозрачный и плотный слой, и *эндоплазму* – внутренний, зернистый слой. В эндоплазме сосредоточены все основные органеллы клетки. Форма тела протистов чрезвычайно разнообразна. Среди них имеются виды с непостоянной формой тела, как амёбы. Широко распространены формы с радиальной симметрией.

Клеточные структуры, выполняющие определенные жизненные функции, принято называть органоидами, в отличие от органов многоклеточных животных. Для простейших характерны органоиды движения: псевдоподии, представляющие собой временные выпячивания цитоплазмы, жгутики, реснички. Пищеварение осуществляется внутриклеточно в пищеварительных вакуолях, у организмов с развитой пелликулой и постоянной формой тела фагоцитоз возможен только на специализированных участках плазмалеммы, расположенных в области клеточного рта – цитостома. Осморегуляция (регуляция содержания воды в клетке) производится сократительными вакуолями. Наследственная информация сохраняется в клеточном ядре. Среди протист встречаются одноклеточные и многоклеточные формы, у инфузорий наблюдается ядерный диморфизм (вегетативные и генеративные ядра).

Преобладающее большинство протист свободноживущие организмы, обитающие в воде, влажной почве, часть приспособились к паразитированию в клетках, тканях, органах различных беспозвоночных и позвоночных животных.

Некоторые протисты образуют колонии, включающие до нескольких тысяч клеток. Колониальные протисты – связующее звено между одноклеточными и многоклеточными организмами. По мнению ряда ученых многоклеточные животные в процессе эволюции произошли от жгутиковых колониальных протист.

Систематика протист чрезвычайно сложна, поэтому в рамках курса зоологии обычно ограничиваются упрощенной схемой.

Тип Саркомастигофоры – *Sarcomastigophora* полифилетическая группа свободноживущих и паразитических протист, которые передвигаются с помощью особых временных выростов цитоплазмы (псевдоподий) или бичевидных выростов (жгутиков). Иногда у одного и того же организма могут

присутствовать обе эти структуры одновременно или последовательно в течение жизненного цикла. Насчитывают около 18000 видов. Некоторым группам протистов свойственно только бесполое размножение. У большинства групп есть половой процесс в виде копуляции гамет. Жгутиконосцы гаплоидны на большей части жизненного цикла. К представителям данного типа относят: амёб (как свободноживущих, так и паразитических), фораминифер, солнечников, радиолярий, раковинных корненожек, эвглен, вольвокса, панцирных жгутиконосцев, трипаносом, лейшманий и др.

Включает подтип Саркодовые – Sarcodina, подтип Жгутиконосцы – Mastigophora с классами Растительные (Phytomastigophorea) и Животные жгутиконосцы (Zoomastigophorea), подтип Опалины – Opalinata.

Тип Апикомплексы – Apicomplexa паразиты беспозвоночных и позвоночных животных. В жизненном цикле большинства спорозоитов происходит чередование бесполого размножения (множественное деление – шизогония), полового процесса и спорогонии. Зигота обычно выделяет оболочку и в таком виде называется ооциста. Внутриклеточные паразиты (за исключением грегаринов). Стадии, выполняющие функцию проникновения в клетки хозяина (зоиты), имеют специфический комплекс органелл – апикальный комплекс. К представителям данного типа относят: грегаринов (паразитируют в кишечнике и внутренних органах членистоногих), токсоплазму, малярийных плазмодиев, кокцидий.

Тип Инфузории – Ciliophora включает в себя свыше 7000 свободноживущих (живут в морях и пресных водоёмах в составе бентоса и планктона) и паразитических видов. Есть подвижные и прикрепленные (сосущие инфузории) формы. К данному типу относят наиболее высокоорганизованных простейших. Тело инфузорий снаружи окружено кортексом, плотной сложно организованной оболочкой (пелликула и слой эктоплазмы). Кортекс инфузорий несет стрекательные органеллы различного строения. Реснички регулярно расположены и могут образовывать сложные структуры (мембранеллы и цирри). Имеется клеточный рот и глотка. Непереваренные частицы пищи удаляются через порошицу. Большинство инфузорий имеет одну или несколько сократительных вакуолей, регулирующих осмотическое давление в клетке. У инфузорий всегда имеется два типа ядер (полиплоидный макронуклеус и диплоидный микронуклеус). Макронуклеус обеспечивает вегетативные процессы в клетке. Микронуклеус участвует в половом размножении. Размножаются бесполым путем (поперечное деление надвое). Половой процесс конъюгация, при которой происходит обмен генетической информацией (или обновление при автогамии) между особями.

К представителям данного типа относят: свободноживущие инфузории туфельки, симбионты копытных – Entodiniomorpha, паразитические виды: ихтиофтириус – для рыб, балантидий для домашних животных и человека и др.

Теории происхождения Многоклеточных животных

В 70-х годах XIX столетия Э.Геккель на основе эмбриологических данных и результатов исследований русского зоолога А.О.Ковалевского разработал теорию происхождения многоклеточных животных, которая получила название «Теория гастреи». Э.Геккель видел во всех стадиях дробления яйца повторение особенностей исчезнувших предков многоклеточных животных. Первый гипотетический одноклеточный (амебоидный) предок, соответствовавший стадии яйца, был назван *цитей*. От него, по мнению Э.Геккеля, произошли все голозойные организмы. Шаровидная колония амебоидных клеток (организмов) превратилась в единый организм – *морею*, которая соответствовала стадии морулы. Следующий гипотетический предок – *бластия* – возник в результате скопления студенистого вещества в центре (колонии) морей и распределения его клеток (членов колонии) по периферии. В эмбриональном развитии ему соответствует стадия бластулы. Гипотетическая бластия вначале передвигалась при помощи псевдоподий, которые позднее превратились в жгутики. Наконец, возникла *гастрея* путем впячивания передней стенки бластии. Снаружи клетки гастреи продолжали нести жгутики, обеспечивающие ее движение. Внутренний слой клеток утратил жгутики и превратился в первичную кишку. Место впячивания дало первичный рот.

Наружный слой гастреи дал ее потомкам эктодерму, внутренний – энтодерму. Таким образом, по теории Геккеля, все многоклеточные животные, включая и губок, произошли от одной прародительской формы – гастреи. Они унаследовали от нее два первичных зародышевых листка – энто- и эктодерму - и первичный кишечник. Все ткани и органы многоклеточных позднее развились из этих образований. Кожные покровы и кишечник гомологичны у всех многоклеточных, так как имеют общее происхождение. Теория Э.Геккеля завоевала многочисленных сторонников, и долгое время господствовала в науке, но одновременно вызывала и справедливую критику.

Одним из серьезных оппонентов этой теории был И.И.Мечников. Его самыми существенными возражениями Э.Геккелю были следующие:

- 1) образование гастрюлы путем инвагинации нельзя считать первичным, так как у наиболее примитивных многоклеточных (кишечнополостные, бескишечные турбеллярии) гастрюляция происходит путем множественной иммиграции клеток в полость бластулы;
- 2) образование первичного кишечника с полостным пищеварением не могло быть первичным, так как низшим многоклеточным в большей степени свойственно внутриклеточное пищеварение;
- 3) процесс инвагинации в филогенезе не мог быть обусловлен ни физиологическими, ни экологическими причинами.

И.И.Мечников предполагал, что предком многоклеточных животных (**Metazoa**) была колония жгутиковых. Первичный многоклеточный организм был однослойным и шаровидным (бластия, по Э.Геккелю), покрытым жгутиками. Одни и те же клетки выполняли функции движения и поглощения

пищи. После захвата пищевых частиц клетки теряли жгутики и уходили о поверхности во внутреннюю часть организма. Там происходило переваривание пищи, после чего клетки могли вновь возвращаться на поверхность и формировать новый жгутик. Таким образом, произошло первичное, факультативное (временное) выделение наружного слоя клеток – кинобласта, имеющих функцию движения внутренней массы клеток – фагоцитобласта, занимающихся пищеварением. В результате эволюции это разделение закрепилось, и образовался предок всех многоклеточных – *фагоцителла*.

Фагоцителла размножалась половым путем. Оплодотворенные яйца проходили полное равномерное дробление. Потомки фагоцителлы при оседании на дно и переходе к прикрепленному образу жизни дали ветвь, идущую к губкам. Плавающие фагоцителлы превратились в дальнейшем в первичных кишечнополостных, причем из фагоцитобласта у них сформировался первичный кишечник с ротовым отверстием. Часть потомков фагоцителлы перешла к жизни на дне. У ползающих форм тело сплюсилось, возникла билатеральная симметрия, из них возникли первичные бескишечные ресничные черви.

А.В.Иванов в 1968 г. опубликовал книгу «Происхождение многоклеточных животных». Он приходит к заключению, что наиболее убедительной гипотезой происхождения многоклеточных следует считать гипотезу фагоцителлы И.И.Мечникова. Предками многоклеточных (Metazoa), по-видимому, были гетеротрофные воротничковые жгутиконосцы (Craspedomonadina) из отряда протомонадных (Protomonadida). От шаровидной свободноплавающей колонии, состоящей из одинаковых жгутиконосцев, возникали более сложные, с большей интеграцией колонии. Первоначально размножение было бесполом, колония распадалась на отдельные клетки, которые затем превращались в новые колонии.

Возникновение полового процесса привело к разделению клеток колонии на соматические и половые. Одновременно произошла дифференциация переднезадней оси колонии и определение ее переднего и заднего концов (полюсов). Радиальная симметрия колонии приобрела многолучевой характер. Дальнейшая дифференциация колонии привела к ее превращению в самостоятельный организм, подобный фагоцителле. При этом произошло вначале временное, или факультативное, а затем постоянное обособление наружного слоя и внутреннего. Образовавшийся организм – фагоцителла размножался как половым, так и бесполом путем. Первый эмбриональный этап развития приводил к образованию однослойной свободной личинки. Вторым этапом было постэмбриональное развитие, которое заключалось в росте животного и дальнейшей дифференциации его клеток. При этом часть клеток уходила с поверхности личинки внутрь, образуя внутренний слой. Таким образом, возникла двухслойность фагоцителлы.

Общая характеристика типов низших многоклеточных и радиально симметричных беспозвоночных животных

Царство: *Animalia* – Животные. Надраздел Фагоцителлообразные – *Phagocytellozoa*. Тип **Пластинчатые – Placozoa** самые примитивные из всех многоклеточных животных. Морские, мелкие (3 мм) бесцветные животные. В настоящее время известны два вида. Форма тела напоминает пластинку и постоянно изменяется. Ползущий трихоплакс напоминает гигантскую амёбу. Несколько тысяч жгутиковых клеток расположены в два слоя. «Спинная» поверхность тела покрыта плоским, а «брюшная», на которой животное ползает, – высоким цилиндрическим эпителием. Между ними находится полость, заполненная жидкостью, амёбоцитами и синцитиальным образованием с большим количеством митохондрий. Трихоплакс накрывает телом скопления пищевых частиц и изливает пищеварительные ферменты клеток нижней стороны тела. Питание осуществляется в основном с помощью внеорганизменного пищеварения, иногда отмечаются случаи фагоцитирования с помощью фибриллярных клеток. Нервная координация отсутствует. Бесполое размножение осуществляется делением тела надвое или отпочковыванием «бродажек».

Надраздел Паразои – *Parazoa*. Тип **Губки – Spongia** водные (преимущественно морские) животные. В настоящее время описано около 8000 видов. Тело имеет бокаловидную форму. Для этого типа характерно отсутствие настоящих тканей. Тело слагается из дифференцированных клеток. В отличие от настоящих многоклеточных животных (*Eumetazoa*), губки лишены мышечной, нервной и пищеварительной систем. Тело слагается из двух слоев клеток, между которыми лежит слой мезоглеи. Воротничковые клетки (хоаноциты) внутреннего слоя создают за счет биения жгутика ток воды через тело губок. Питаются путём фильтрации воды через водоносную систему; немногие виды ведут хищный образ жизни. У большинства губок имеется скелет. Он может состоять из углекислой извести, кремнезема или спонгина (органическое вещество).

Размножаются губки бесполом путем (почкование), при этом дочерние особи не теряют связь с материнской и образуют одну колонию. Половое размножение наблюдается реже. Большинство губок гермафродиты. Половые клетки образуются из амёбоидных клеток (археоцитов) ползающих в мезоглее. В эмбриональном развитии наблюдается инвертация зародышевых листков. Ископаемые формы известны с докембрия. К данному типу относится пресноводная губка бадяга.

Надраздел Эуметазои – *Eumetazoa*. Раздел Лучистые, двуслойные – *Radiata*, *Diblastica*. Тип **Кишечнополостные – Coelenterata** водные, в основном, морские животные с радиальной симметрией тела. Стенка тела образована двумя слоями клеток: наружным – эктодермой и внутренним – энтодермой. Между ними расположено бесструктурное вещество – мезоглея.

Клетки экто- и энтодермы дифференцированы по форме и функции. В эктодерме различают следующие группы клеток: эпителиально-мышечные, стрекательные, чувствительные, нервные, половые (у класса Гидрозои), интерстициальные, которые могут дифференцироваться в любые другие типы

клеток (т. е. тотипотентные клетки). В энтодерме: эпителиально-мышечные, железистые и жгутиковые. Энтодерма выстилает кишечную полость, занимающую всю внутреннюю часть тела. В ней происходит переваривание пищи, которая поступает через ротовое отверстие, соединяющее полость с наружной средой. Процесс пищеварения носит двойственный характер (внутриполостной и внутриклеточный).

Органы дыхания и выделения отсутствуют; эти функции осуществляются диффузно поверхностью экто- и энтодермы. Нервная система имеет примитивное строение; она диффузного типа: отдельные нервные клетки разбросаны по всему телу и связаны между собой отростками в субэпителиальное нервное сплетение. У медуз это сплетение образует по краю тела два рыхлых нервных кольца. У некоторых форм (медузы) имеются органы чувств – светочувствительные глазки и органы равновесия –статоцисты.

Среди кишечнополостных имеются сидячие формы – полипы и свободноплавающие – медузы. В жизненном цикле многих видов наблюдается чередование поколений – полипов и медуз. У большинства видов развитие с образованием личинки – планулы. Тип включает в себя три класса: Гидрозои – Hydrozoa, Сцифоидные медузы – Scyphozoa, Коралловые полипы – Anthozoa.

Тип Гребневики – Stenophora морские, по большей части свободноплавающие, беспозвоночные животные. Вдоль прозрачного мешковидного тела идут восемь рядов гребных пластинок из ресничек, используемых при плавании. Гребневики плывут ротовым концом тела вперед. Большинство видов гребневиков имеет два щупальца. Вся поверхность щупальца и его ответвлений покрыта многочисленными клейкими клетками, которые фиксируют добычу гребневиков, мелких морских животных. Стрекательных клеток НЕТ. Пищеварительная система устроена сходно с кишечнополостными: рот ведет в глотку, которая открывается в желудок. От желудка отходят каналы гастроваскулярной системы. Нервная система гребневиков состоит из подкожного нервного сплетения, и довольно густого скопления ганглиозных клеток на аборальной (противоположной ротовому отверстию) стороне. Здесь же находится сложно устроенный аборальный орган, который играет роль органа равновесия и регулирует интенсивность работы отдельных рядов гребных пластинок.

Гребневики гермафродиты и размножаются только половым путем. В процессе эмбрионального развития крупные клетки из глубины гастральной полости зародыша мигрируют в пространство между эктодермой и энтодермой. Здесь они дифференцируются в мускульные клетки. Эти клетки представляют собой зачаток третьего зародышевого слоя – мезодермы.

Общая характеристика червеобразных животных

Царство: Animalia – Животные. Надраздел Эуметазои – Eumetazoa. Раздел Двустороннесимметричные, трехслойные – Bilateria, Triblastica. Подраздел Нецеломические – Acoelomata. **Тип Плоские черви – Plathelminthes.** Тело

листовидной или лентообразной формы, сплющено в спинно-брюшном направлении. Стенка тела образована эпителием и кожно-мускульным мешком, состоящим из наружных покровов и гладких мышечных волокон. Полости тела нет, промежутки между органами заполнены соединительной тканью – паренхимой. В онтогенезе у них закладывается три зародышевых листка – эктодерма, энтодерма и мезодерма.

Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Нервная система лестничного типа (ортогон), состоит из головных узлов и продольных нервных стволов, соединенных кольцевыми перемычками – комиссурами. Пищеварительная система состоит из двух отделов – передней и средней кишки. Задняя кишка и анальное отверстие отсутствуют. Выделительная система – протонефридиального типа. Половая система гермафродитная.

В типе Плоские черви имеются свободноживущие и паразитические виды. Древние плоские черви – ресничные – сыграли важную роль в эволюции животного мира. Они дали начало современным плоским червям, древним круглым, немертинам, от которых, возможно, ведут происхождение кольчатые черви. Тип включает классы: Ресничные черви – Turbellaria, Сосальщикообразные – Trematoda, Моногенеи – Monogenea, Ленточные черви – Cestoda, Цестодообразные – Cestodaria

Тип Немертины – Nemertini сходные с плоскими червями морские животные. От переднего конца вглубь тела уходит длинное втягивание, способное выворачиваться и служащее для захвата добычи, – хобот. Пищеварительная система устроена сложнее, чем у плоских червей, и состоит из передней, средней и задней кишки. Имеется хорошо развитая кровеносная система. Раздельнополые. Оплодотворение наружное. Имеется планктонная личинка.

Тип Круглые черви – Nematelminthes имеют несегментированное, цилиндрическое, округлое в поперечном сечении тело. Кожно-мускульный мешок покрыт толстым слоем кутикулы, под которым располагается слой живых эпителиальных клеток – гиподерма и один слой продольной мускулатуры. Полость тела первичная, лишённая эпителиальной выстилки, заполнена жидкостью, которая находится в постоянном движении и осуществляет перенос питательных веществ и кислорода по телу. Кроме того, полостная жидкость, находясь под давлением, служит опорой для кожно-мускульного мешка, т.е. своеобразным гидроскелетом.

Нервная система, как и у плоских червей, лестничного типа, состоит из окологлоточного кольца и продольных нервных стволов. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Пищеварительная система состоит из трех отделов – передней, средней и задней кишок. Выделительная система представлена у одних протонефридиями, у других – видоизмененными кожными железами. Круглые черви – раздельнополые животные. Размножение только половое. Оплодотворение внутреннее. Развитие прямое.

Включает классы: Брюхоресничные – Gastrotricha, Коловратки – Rotatoria, Собственно круглые черви – Nematoda, Киноринхи – Kinorhyncha, Волосатики – Nematomorpha.

Подраздел Целомические – Coelomata. **Тип Кольчатые черви – Annelida.** Тело расчленено на головной отдел, туловище и анальную лопасть. Тело состоит из большого количества равноценных или гомономных сегментов. Органы движения: параподии, которые представляют собой мускулистые выросты стенки тела с пучками щетинок; параподии расположены попарно на каждом сегменте. Полость тела – целом (вторичная) окружена кожно-мускульным мешком, выстлана целомическим эпителием мезодермального происхождения. Пищеварительная система: представлена ртом, глоткой, пищеводом, который может расширяться в зоб, мускулистым желудком, средней, задней кишкой. Кровеносная система у большинства форм замкнутая. Главными кровеносными сосудами являются спинной и брюшной, которые в каждом сегменте соединяются кольцевыми. Сердца нет, кровь движется за счет сокращения стенок спинного и передних кольцевых сосудов.

Выделительная система представлена метанефридиями, расположенными попарно в каждом сегменте. Впервые появляются специальные органы дыхания – жабры на параподиях. Однако у большинства видов специальные органы дыхания отсутствуют. Газообмен происходит в густой сети капилляров кожи. Нервная система – ганглиозного типа; образована окологлоточным нервным кольцом с хорошо выраженным надглоточным ганглием и бровной нервной цепочкой. Органы чувств – глаза, органы химического чувства (обонятельные ямки, пальпы), органы осязания (усики), органы равновесия (статоцисты).

Размножение половое и бесполое. Полихеты – раздельнополые, олигохеты и пиявки – гермафродиты. Развитие у морских кольчатых червей проходит с превращением (метаморфозом), личинка – трохофора; у пресноводных и почвенных кольчатых червей развитие прямое. Большинство кольчатых червей свободноживущие – обитают в морях, пресных водоемах, во влажной почве.

Тип включает подтип Беспоясковые – Aclitellata с классом Многощетинковые кольчецы – Polychaeta и подтип Поясковые – Clitellata с классами Малощетинковые кольчецы – Oligochaeta и Пиявки – Hirudinea.

Тип Погонофоры – Pogonophora объединяет несколько десятков видов своеобразных морских животных. Кишечник отсутствует. Питаются хемотрофно за счёт бактерий-эндосимбионтов, населяющих их трофосому — массивный клеточный тяж, пронизанный кровеносными сосудами. Симбионты большинства погонофор – окисляющие сероводород бактерии.

Общая характеристика Мягкотелых

Царство: Animalia – Животные. Надраздел Эуметазои – Eumetazoa. Раздел Двустороннесимметричные, трехслойные – Bilateria, Triblastica. **Тип Моллюски – Mollusca** – вторичнополостные животные с несегментированным телом, обычно заключенным в раковину.

Тело у большинства состоит из трех отделов: головы, туловища и ноги. На голове находятся ротовое отверстие, а у многих также щупальца и глаза. У

двустворчатых голова редуцирована в связи с малоподвижным образом жизни и фильтрационным способом питания. Туловище или внутренний мешок, содержит большинство внутренних органов и покрыто с боков кожной складкой – мантией, эпителиальные клетки которой по краю выделяют раковину. Форма раковин разнообразна. Раковина защищает тело моллюсков от врагов и играет роль наружного скелета. Стенка раковины состоит из трех слоев: 1) наружного или конхиолинового; 2) среднего или призматического, состоящего из перпендикулярных к поверхности раковины известковых призмочек; 3) внутреннего или перламутрового, в котором известковые пластинки расположены параллельно поверхности раковины. У ряда моллюсков раковина может частично редуцироваться.

Полость тела – целом, закладывается телобластическим способом, однако, у взрослых форм целом сильно редуцирован, заполнен рыхлой паренхимой, в которой расположены внутренние органы. Остатками от целома считаются полость перикардия (околосердечная сумка) и полости половых желез.

Нервная система у примитивных форм (панцирные, моноплакофоры) лестничного типа, состоит из околوجلочного кольца и четырех продольных стволов, соединенных поперечными комиссурами. У высших моллюсков нервная система разбросанно-узловая. Хорошо выражены следующие ганглии: головные (церебральные), расположенные над глоткой; ножные (педальные), расположенные в ноге и иннервирующие ее мышцы; внутренностные (висцеральные), лежащие в туловище и иннервирующие различные внутренние органы; плевральные, иннервирующие мантию; париетальные, иннервирующие жабры и другие органы. Одноименные ганглии соединены между собой комиссурами, а ганглии разных пар коннективами.

Органы дыхания у первичноводных моллюсков – жабры или ктенидии. У наземных и вторичноводных моллюсков – легкие, представляющие собой видоизмененную мантийную полость.

Кровеносная система незамкнутого типа. Сердце расположено на спинной стороне тела, в околосердечной сумке (остаток целома), имеет камерное строение, состоит из желудочка и одного или нескольких предсердий.

Органы выделения – почки, которые представляют собой видоизмененные целомодукты мезодермального происхождения. Ресничной воронкой почки сообщаются с полостью перикардия и открываются выделительными отверстиями в мантийную полость.

Пищеварительная система представлена передним отделом кишечника, который состоит из ротовой полости с челюстями, глотки с теркой (у двустворчатых моллюсков челюсти и терка отсутствуют), слюнных желез и пищевода, средним отделом – желудком и печенью, задней кишкой.

Размножение и развитие. Одни моллюски раздельнополые животные, другие – гермафродиты. Оплодотворение у большинства брюхоногих и головоногих моллюсков внутреннее, у остальных – наружное. Развитие, в основном, с превращением; у большинства образуется видоизмененная

трохофорная личинка – велигер (парусник). У головоногих моллюсков и легочных брюхоногих развитие прямое.

Тип включает два подтипа Боконервные – Amphineura с классами Панцирные – Loricata и Бороздчатобрюхие – Solenogastres. Подтип Раковинные – Conchifera с классами Моноплакофоры – Monoplacophora, Брюхоногие – Gastropoda, Двустворчатые – Bivalvia, Лопатоногие – Scaphopoda, Головоногие – Cephalopoda.

Общая характеристика типа Членистоногие – Arthropoda

Членистоногие – Arthropoda обладают сегментированным телом. Сегментация гетерономная, сегменты со сходными функциями объединяются в отделы тела – тагмы. Покровы тела – кутикула, состоящая из хитина. Плотные участки кутикулы образуют пластинки – склериты, объединенные между собой гибкими сочленовными мембранами. Рост прерывистый во времени и возможен только в период линек. Каждый сегмент тела и акрон могут нести парные придатки – членистые конечности, которые могут выполнять функции движения, дыхания, захвата пищи.

Пищеварительная система сильно дифференцирована на участки, выполняющие специализированные функции. Стенки желудка часто несут сильно склеротизированные хитиновые зубцы, участвующие во вторичном измельчении или перетирании пищевых частиц. Головные конечности формируют ротовой аппарат. Дыхание у первично-водных членистоногих и личинок вторичноводных осуществляется с помощью жабр, у наземных – легких (паукообразные) и трахей (паукообразные, насекомые). У мелких видов возможно дыхание по диффузному типу через покровы тела. Кровеносная система незамкнутого типа. В сосудистой системе циркулирует жидкость, которая образована смешением крови и полостной жидкости (гемолимфа). У некоторых групп членистоногих в гемолимфе в растворенном состоянии присутствуют дыхательные пигменты (гемоглобин, гемоцианин и т.п.).

Нервная система образована сложно устроенным головным мозгом, состоящим из трех отделов (прото-, дейто- и тритоцеребрум), и брюшной нервной цепочной, число парных узлов которой соответствует числу сегментов тела. Органы чувств хорошо развиты. Единицей их организации считается сенсилла, включающая в себя специализированный участок кутикулы, рецепторы и проводящие нервные волокна.

Выделительная система в различных классах типа существенно различается. У ракообразных и паукообразных органы выделения представлены видоизмененными целомодуктами. Наименование их производится по расположению выводных отверстий (антеннальные, максиллярные, коксальные железы). Насекомые и многоножки используют в качестве органов выделения мальпигиевы сосуды – нитевидные выросты на границе средней и задней кишки. У первичноводных членистоногих основным продуктом азотного

обмена, выводимым во внешнюю среду, считается аммиак (ион аммония), у наземных – мочева кислота, гуанин.

Членистоногие раздельнополы. Оплодотворение в основном внутреннее или сперматофорное. Относительно редко встречается партеногенез. Яйца богаты желтком, поэтому их дробление поверхностное. Развитие прямое или с метаморфозом. Для многих ракообразных характерно наличие многих последовательных личиночных стадий.

Членистоногие населяют практически все среды и играют большую роль в формировании различных типов водных и наземных экосистем.

Тип включает четыре подтипа: подтип Жабернодышащие – Branchiata (класс Ракообразные – Crustacea), подтип Хелицеровые (с тремя классами), подтип Пантоподы (объединяет морских пауков и многоножек), подтип Antennata (включает трилобитов и насекомых).

Общая характеристика типов вторичноротых беспозвоночных животных

Царство: Animalia – Животные. Надраздел Эуметазои – Eumetazoa. Раздел Двустороннесимметричные, трехслойные – Bilateria, Triblastica.

Тип Иглокожие Echinodermata – группа древних морских животных, ведущих малоподвижный, реже прикрепленный образ жизни. Форма тела – звезда (морские звезды, офиуры), шар или диск (морские ежи), цветок (морские лилии) и т.д. В плане строения сочетаются радиальная и билатеральная симметрия. Одни органы расположены по радиальной симметрии (чаще всего по пятилучевой), а для других характерна билатеральная симметрия (например, для органов пищеварительной системы).

Стенка тела состоит из однослойного ресничного эпителия и соединительнотканного слоя кожи, в котором расположены скелетные элементы (иглы, известковые пластинки, педицеллярии), мускулатура. Полость тела – вторичная (целом).

Рот расположен на брюшной (оральной) стороне, обращенной ко дну моря, анальное отверстие на спинной (аборальной) стороне. У прикрепленный форм (морские лилии) тело обращено оральной стороной вверх, и на ней расположены и рот, и анус. Кишечник у большинства форм представлен тремя отделами: передний, средний и задний. Последний отдел у офиур редуцирован. У морских звезд хорошо выражены радиально расположенные железистые печеночные придатки.

Амбулакральная система – система водоносных каналов, сообщающихся с внешней средой через поры мадрепоровой пластинки, от которой вглубь тела проходит каменистый канал, открывающийся в кольцевой канал. От кольцевого канала отходят радиальные каналы, от них парные боковые каналы. Со стороны полости тела боковые каналы открываются в ампулы, а наружу – в сократимые трубчатые амбулакральные ножки с присосками на концах.

Принцип работы системы гидравлический. Выполняет двигательную, дыхательную, выделительную и осозательную функции.

Псевдогемальная или ложнокровеносная система состоит из орального, аборального кольцевых синусов и отходящих от них радиальных. Сопровождает кровеносную и нервную системы, осуществляет транспорт питательных веществ. Кровеносная система представляет собой систему лакун и не имеет собственной эпителиальной выстилки. В большинстве случаев состоит из околоротового и аборального колец соединенных осевым органом. От околоротового кольца отходят радиальные каналы.

Дыхание, в основном, осуществляется через покровы тела. У морских звезд и ежей имеются кожные жабры. Выделение осуществляется амебоцитами. Они захватывают продукты обмена и выводят их через покровы тела.

Нервная система представлена тремя нервными кольцами (эктоневральное, гипоневральное и периневральное) и отходящими от них радиальными нервными стволами.

Половая система. Иглокожие, в основном, раздельнополые. Половые гонады у многих имеют радиальное расположение, наружу открываются короткими протоками. Оплодотворение происходит в воде. Развитие с метаморфозом. Ранняя личиночная стадия – диплеврула имеет четко выраженную билатеральную симметрию тела.

Тип включает два подтипа Элеутерозои – Eleutherozoa с классами: Морские звезды – Asteroidea, Офиуры – Ophiuroidea, Морские ежи – Echinoidea, Голотурии – Holothurioidea и подтип Пельматозои – Pelmatozoa с классом Морские лилии – Crinoidea.

Тип Гемихордовые или Полухордовые – **Hemichordata** морские донные беспозвоночные. Тело состоит из трех отделов: хоботка, воротника и туловища. Кровеносная система из продольных спинного и брюшного сосудов с лакунарным сердцем. Органы выделения – парные целомодукты. Личинки полухордовых (торнарии) сходны с личинками иглокожих. По ряду признаков полухордовые сходны с хордовыми: имеется хордоподобный орган (нотохорд), главный нервный ствол – спинной, в глотке парные жаберные щели.

К вторичноротым животным относят, кроме того, тип Погонофоры. Общая характеристика его приведена в вопросе «Общая характеристика червеобразных животных».

Характеристика типа Хордовых.

Черты организации хордовых, унаследованные от беспозвоночных.

Морфобиологические особенности хордовых

Многие черты организации хордовых были унаследованы от беспозвоночных животных в течение их длительной совместной эволюции. Вместе с тем хордовые отличаются целым рядом своеобразных черт, которые не встречаются в других типах. Именно принципиальные отличия позволили зоологам выделить хордовых в отдельный тип.

Среди общих особенностей хордовых и беспозвоночных выделяют наиболее важные:

Билатеральная симметрия.

Возникновение такого типа симметрии связано с переходом от сидячего образа жизни, характерного для предков хордовых, к активному перемещению. Примитивные сидячие беспозвоночные обитали в однородной постоянной среде, и по отношению к животным эта среда была совершенно равноценна по всем направлениям. С одинаковой вероятностью со всех сторон к сидячему организму поступала пища или мог появиться опасный хищник. Как адаптивный ответ на существование в таких условиях развивается радиальная симметрия.

С переходом к активному плаванию животные попадают в иную обстановку. Передний участок тела первым сталкивается с неоднородностями среды, препятствиями, потенциальной пищей или опасностью. Вдоль тела животного возникает так называемый «градиент движения». Начинается процесс цефализации - выделение на переднем конце туловища головного отдела. Здесь расположены органы захвата и удержания добычи, дистантные рецепторные структуры, скопления нервных клеток. Радиальная симметрия постепенно уступает место билатеральной. Это дает мощный толчок к интенсификации питания и повышению уровня метаболизма. Появляются разнообразные жизненные формы, и увеличивается количество экологических ниш, занимаемых организмами.

Метамерия.

Тело активно двигающихся беспозвоночных животных и хордовых разделено на сегменты. Вначале они одинаковы (гомомонная метамерия, свойственная плоским червям), затем становятся различными по строению и функциям (гетерономная метамерия, встречающаяся у некоторых кольчатых червей, членистоногих, хордовых). Первична метамерия осевых локомоторных мышц (миомерия), которая «навязывает» метамерное строение другим системам органов: нервной, выделительной, кровеносной. Метамерность осевых мышц позволяет использовать во время движения в воде принцип ундулирующего плавания, когда вдоль тела перемещаются один или несколько изгибов, проталкивающих животное вперед за счет опоры на вязкую жидкую среду.

Вторичная полость тела или целом.

Формирование целома произошло у кольчатых червей, вторичная полость характерна для моллюсков, членистоногих, иглокожих, полухордовых, погонофор и хордовых. Биологическое значение целома проявляется в дальнейшей активизации движения и питания. Если у первичнополостных перемещение пищи в кишечнике связано с движениями кожно-мышечного мешка, то у вторичнополостных животных в стенках кишечника появляется собственная гладкая мускулатура, обеспечивающая перистальтику, а целом изолирует кишечник от осевой локомоторной мускулатуры. В результате движения тела животного и перистальтика происходят независимо. Целом выполняет и транспортную функцию. Выросты вторичной полости проникают

глубоко в ткани и снабжают их питательными веществами и кислородом. С целогом связаны органы выделения и половая система.

Вторичноротость. Целомические животные делятся на две группы: первичноротые (плоские, круглые, кольчатые черви, членистоногие, моллюски) и вторичноротые (полухордовые, иглокожие и хордовые). У первичноротых положение рта соответствует бластопору, а у вторичноротых на месте бластопора образуется анальное отверстие, а рот открывается на другом конце тела. Эти животные отличаются способом формирования целома: у первичноротых он закладывается путем расщепления мезодермы (схизоцельно), у вторичноротых целом образуется в связи с кишкой путем парных выпячиваний мезодермы (энтероцельно).

Особенности хордовых определили их прогрессивную эволюцию. Охарактеризуем главные из них.

Наличие хорды. Она является внутренним скелетом. Такой скелет, в отличие от наружного, не ограничивает рост животного и позволяет ему достигать своих предельных размеров без линек. Хорда легко сгибается в стороны, но не сжимается в продольном направлении. Эти свойства обеспечивают ундулирующее плавание в водной среде с помощью боковых изгибов тела. У высших хордовых осевой скелет представлен позвоночником, который замещает хорду.

Нервная система трубчатого типа. Эктодермальная нервная пластинка, расположенная на спинной стороне животного, в процессе его развития сворачивается в трубку. Внутри образуется полость – невроцель, заполненная церебральной жидкостью. На переднем конце нервной трубки развивается головной мозг. Формирование невроцеля позволяет подводить к нервной ткани питательные вещества и удалять продукты обмена не только через наружную поверхность нервной трубки, но и изнутри. Это является главной предпосылкой наращивания массы нервных клеток, особенно в головном мозге.

Глотка с жаберными щелями. Жаберные щели, возникшие в стенках глотки, первоначально осуществляли у низших хордовых фильтрацию взвешенных в воде пищевых частиц. Затем в жаберных щелях появляется васкуолизированный эпителий, и они начинают выполнять дыхательную функцию. Совмещение в глотке систем питания и дыхания оказалось биологически выгодным: активизация питания с помощью фильтрации одновременно приводит к усилению газообмена. Поступивший в организм кислород сразу начинает окислять органические вещества, попавшие в клетки из пищи. Расположение жаберных щелей в глотке способствовало усилению метаболизма хордовых и их активному образу жизни.

Сердце находится на брюшной стороне тела. Сердце является гемомоторным органом, транспортирующим кровь по всему организму. У беспозвоночных оно расположено на спинной стороне и прокачивает артериальную кровь, которая, изливаясь в лакуны, снабжает кислородом внутренние органы. Затем, когда давление крови снижается, она попадает в газообменник – жабры, трахеи или легочные мешки. Там она окисляется и

вновь попадает в сердце. Недостатком такой кровеносной системы является низкое давление крови в газообменнике: насыщение крови кислородом происходит неэффективно. У примитивных хордовых с одним кругом кровообращения сердце лежит на брюшной стороне тела. Оно проталкивает венозную кровь вперед, к жабрам, где происходит ее быстрое окисление под большим давлением. Затем артериальная кровь разносится к внутренним органам - потребителям кислорода; особенно нуждается в кислороде головной мозг, который находится впереди по ходу крови от органов дыхания. Затем венозная кровь под низким давлением возвращается от органов обратно к сердцу. С появлением лёгких у хордовых возникает малый круг кровообращения, но и в лёгких кровь окисляется под большим давлением, так как она поступает туда сразу из сердца. Такое строение кровеносной системы помогает хордовым поддерживать высокий уровень обмена веществ.

Таким образом, хордовые представляют собой двухстороннесимметричных, вторичноротых, целомических животных, возникших около 600-500 млн. лет назад и в настоящее время переживающих биологический прогресс.

Особенности надкласса рыб и их приспособления к обитанию в водоёмах с разной солёностью

Надкласс рыбы объединяет первичноводных позвоночных, у которых в течение всей жизни сохраняются жабры. У рыб появляются парные конечности в виде плавников разных типов. Скелет хрящевой или костный, включает несколько отделов: осевой, представленный позвоночником или хордой, скелет парных плавников и их поясов, череп, состоящий из мозговой (нейрокраниум) и висцеральной (спланхнокраниум) частей. Появляются челюсти, служащие органами захвата и удержания добычи. Дыхание рыб активное, происходит за счёт подвижных жаберных дуг. Современные рыбы включают два класса: Хрящевые и Костные рыбы.

К хрящевым рыбам относят два подкласса: Пластиножаберные (акулы и скаты) и Цельноголовые, представленные химерами. Для акул характерна плакоидная чешуя, покрывающая тело мелкими зубчиками. На челюстях чешуи преобразованы в зубы. Хвост гетероцеркального типа, парные плавники имеют хрящевой скелет из трех базалий и нескольких рядов радиалий. Кожная лопасть парного плавника поддерживается эластотрихиями. На брюшных плавниках самцов находятся совокупительные органы – птеригоподии. Осевой скелет хрящевой, представлен позвоночником, внутри которого имеются остатки хорды. Хрящевой череп окружает головной мозг со всех сторон и вытянут вперёд в виде роstrума. По строению основания он относится к платибазальному типу. Челюстная дуга у большинства представителей акул и скатов прикрепляется к нейрокраниуму через подвесок, т.е. череп гиостиличный. Пищеварительный тракт разделён на отделы и включает пищевод, желудок, тонкий кишечник, толстый кишечник со спиральным

клапаном. Имеется клоака. Плавательный пузырь отсутствует. Хорошо развиты органы чувств. В головном мозге пять отделов, во внутреннем ухе три полукружных канала.

Дыхательная система представлена жабрами, прикреплёнными снаружи к жаберным дугам. Каждая жабра состоит из двух полужабр, образованных жаберными лепестками. Они прикрепляются к межжаберной перегородке, которая доходит до внешней поверхности тела в виде кожной складки, прикрывающей наружную жаберную щель. Жаберных крышек нет.

В сердце четыре отдела: венозная пазуха, предсердие, желудочек и артериальный конус. Имеется воротная система почек, образованная задними кардинальными венами. Почки мезонефрического типа. У самцов выводной проток почки – вольфов канал – является одновременно и семяпроводом. У самок яйца выводятся по мюллеровым каналам. Способы размножения разнообразны: встречается икрOMETание, яйцеживорождение и живорождение. Оплодотворение, как правило, внутреннее.

Скаты по своей организации очень близки акулам, но они перешли к придонному образу жизни. В этой связи у них уплощенная форма тела, сильно развиты грудные плавники, а хвостовой отдел с хвостовым плавником редуцированы.

Цельноголовые представлены придонными рыбами, которые специализируются на питании моллюсками. У них развиваются давящие зубные пластинки, а верхняя челюсть приросла к черепной коробке. В результате череп становится аутостичным. Имеется кожная жаберная крышка, связанная с гиоидной дугой. Хвост вторичноравнолопастной (дифицеркальный), который заканчивается нитевидным отростком. Клоака отсутствует.

У костных рыб скелет выполнен костной тканью, но у некоторых представителей остаётся хрящевым. В составе скелета по происхождению выделяют покровные, замещающие и смешанные кости. Покровы разнообразны и представлены чешуями разных типов: ганоидными, космоидными или костными. Иногда кожа остаётся голой. Имеется жаберная крышка из покровных костей, которая закрывает жаберные щели. Тип дыхания нагнетательный оперкулярный, поскольку в активных дыхательных движениях жаберного аппарата участвует жаберная крышка. Костным рыбам свойственна гидростатическая регулировка плавучести с помощью плавательного пузыря. У многих нектонных или придонных рыб пузырь вторично исчезает; у некоторых рыб преобразуется в лёгкое. Лопастные плавников поддерживаются костными лучами лепидотрихиями. Костным рыбам присуще разнообразное морфологическое строение, что затрудняет выявление родственных связей между отдельными группами и делает их систематику сложной и противоречивой. Применение современных методов построения генеалогических отношений по сходству строения ДНК и РНК привело к значительному пересмотру традиционной систематики. Выделяют два подкласса: Мясистолопастные (кистепёрые и двоякодышащие) и Лучепёрые,

среди которых важнейшими надотрядами являются Палеониски, Ганоиды и Костистые рыбы.

Рыбы освоили все водоёмы нашей планеты, за исключением термальных источников и подземных вод. В морях и океанах они распространены на любой глубине; ограничивающим фактором может быть наличие в воде сероводорода, как, например, в Чёрном море. В процессе эволюции у рыб выработались адаптации, позволяющие им обитать в воде разной солёности или менять тип водоёма во время нерестовых миграций.

Почки водных позвоночных не только выводят продукты обмена веществ, но и являются органами водно-солевого обмена, поддерживают гомеостаз организма. Пресноводные костистые рыбы живут в гипотоничной среде, где осмотическое давление ниже, чем в тканях организма. Поэтому, во-первых, внутренние ткани постоянно набухают, переобводняются, а, во-вторых, из тканей непрерывно вымываются соли. Вода поступает в организм осмотическим путем через жабры и слизистую кишечника, пресноводные костистые воду не пьют. Избыток воды выводится через почки в результате клубочковой ультрафильтрации, при этом образуется большое количество гипотоничной мочи. Потеря солей происходит с мочой, экскрементами и путем диффузии через кожу. В качестве компенсации этих процессов соли поступают в организм с пищей и через жабры. В жаберном эпителии имеются солевые клетки, которые из пресной воды поглощают ионы натрия и хлора против градиента концентрации. Интенсивность работы этих механизмов зависит от соотношений осмотических давлений внутри организма и в окружающей воде. Поэтому пресноводные рыбы могут обитать не только в пресной, но и в солоноватой воде морских заливов и устьев рек.

Морские костистые рыбы обитают в гипертоничной среде. Осмотическое давление внутри организма ниже, чем в морской воде. Ткани постоянно теряют воду, а соли поступают в организм. Осмотические потери воды компенсируются тем, что рыбы её пьют, а в почечных канальцах происходит её интенсивная реабсорбция. Кроме того, экономия достигается снижением клубочковой ультрафильтрации за счет редукции части клубочков. У некоторых морских рыб почки совсем без клубочков, они называются агломерулярными. В результате рыбы выделяют небольшое количество изотоничной мочи. Баланс солей поддерживается за счёт того, что их избыток выводится через почки и с экскрементами. Солевые клетки жаберного эпителия меняют знак работы: они начинают активно удалять соли из организма против градиента концентрации. Перестройка водно-солевого обмена регулируется гипоталамусом, гипофизом и интерреналовой тканью, которая у рыб является гомологом коры надпочечников высших позвоночных. Это позволяет проходным видам совершать нерестовые миграции и менять среду обитания.

У хрящевых рыб водно-солевой баланс поддерживается иными механизмами. Конечным продуктом азотистого обмена у них является не аммиак, как у костистых, а мочевины. Она выводится в почечных клубочках, но в извитых канальцах возвращается в кровяное русло благодаря реабсорбции. Проницаемость жаберного эпителия для мочевины понижена, и она остается в

организме, накапливаясь в плазме крови и тканях. Осмотическое давление в организме оказывается почти равным давлению в окружающей солёной воде, но концентрация солей гораздо ниже. Потери воды за счет осмоса не происходит, и рыбы не пьют морскую воду. Соли, поступающие в организм с пищей, выводятся с экскрементами или накапливаются в ректальной железе. Аналогичный тип осморегуляции свойствен латимерии – древней костной рыбе.

Общая характеристика класса Пресмыкающихся. Приспособления рептилий к различным средам обитания

Пресмыкающиеся – первый класс настоящих наземных позвоночных, обладающие всеми признаками, присущими амниотам. Кожа сухая, практически лишена желез. Тело покрыто роговыми чешуйками или щитками. В черепе появляются височные окна, облегчающие его вес и способствующие развитию жевательной мускулатуры. Облегченный череп соединяется с позвоночником одним затылочным мыщелком. В шейном и крестцовом отделах не менее двух позвонков. В конечностях появляются интертарзальное и интеркарпальное сочленения, увеличивающие подвижность кисти и стопы. Дыхание исключительно легочное, появляются верхние дыхательные пути (гортань и трахея). Тип дыхания грудноклеточный, активным является только вдох. Сердце у большинства видов трехкамерное, в желудочке неполная перегородка, позволяющая разделить кровь по сосудам. Почки метанефрические, имеют собственные вторичные мочеточники. Оплодотворение внутреннее, у самцов имеются копулятивные органы. Откладывают небольшое количество крупных, богатых желтком яиц. У ряда видов встречается яйцеживорождение и живорождение.

В головном мозге наибольшего развития достигают передний мозг и мозжечок. В полушариях переднего мозга формируется новая кора (неопаллиум), но основной объем долей занимают полосатые тела (*corpora striatum*). Тип головного мозга зауропсидный или стриатарный. В отличие от высших теплокровных амниот рептилии пойкилотермные животные. У них еще нет полного разделения кругов кровообращения, сохраняются обе дуги аорты, а головной мозг развит слабее, чем у млекопитающих и птиц.

Ящерицы и змеи являются представителями отряда Чешуйчатые. Обитают не всех континентах, их нет только на территории Антарктиды и некоторых крупных островах. При наступлении неблагоприятных условий могут впадать в спячку, что позволяет некоторым видам жить в умеренном и субарктическом климатическом поясе. Абсолютное большинство видов ведет наземный или древесный образ жизни, но есть и водные обитатели (морские змеи, морские игуаны). По мнению большинства ученых, змеи представляют собой крайне специализированную эволюционную ветвь ящериц, приспособившихся к ползанию при помощи изгибов тела и заглатыванию крупной добычи.

У большинства ящериц (за исключением некоторых безногих форм) имеются развитые конечности. Кроме того в грудном отделе у них сохраняется грудина, а у большинства безногих видов и пояса конечностей. В строение черепа у ящериц важным признаком также является неполное окостенение передней части мозговой коробки и прочное соединение правой и левой половин черепного аппарата (у змей они соединяются подвижно). Еще одним характерным морфологическим признаком для идентификации подотряда служит строение век. У ящериц веки разделены, у змей они срастаются, образуя прочную прозрачную защиту глаза. У представителей некоторых семейств на нижней поверхности бедра имеются особые образования, так называемые бедренные поры; каждая пора прободает одну чешуйку, а все вместе они сгруппированы в ряд, расположенный вдоль бедра. Зрение развито хорошо. Некоторые виды способны различать цвета, в связи с этим их окраска приобретает сигнальное значение. У большинства развит теменной глаз, обычно рассматриваемый в качестве рецептора светового режима и его сезонных изменений. Слух развит хорошо. Среднее ухо имеет барабанную перепонку, у части видов она может быть закрыта кожей. Некоторые ящерицы издают звуки. Способы передвижения разнообразны: от плавания (морские игуаны), лазания по деревьям и планирования (летающий дракон) до перемещения по сыпучим пескам и отвесным скалам и стенам (гекконы).

Большинство ящериц животные мелких и средних размеров. Исключение составляют некоторые агамовые, игуаны и вараны. По типу питания хищники, специализируются на добыче мелких кормовых объектов. Основными кормами служат различные беспозвоночные. Некоторые игуаны и агамы частично или полностью растительноядны. Может наблюдаться пищевая специализация на определенном виде корма. Комодский варан добывает преимущественно копытных (свиней и оленей), ящерица молох питается исключительно муравьями, а некоторые сцинки – наземными моллюсками.

В отличие от ящериц, змеи изначально специализировались на питании крупными кормовыми объектами. Большая подвижность квадратной кости позволяет сильно отводить вниз нижнюю челюсть что, в сочетании с подвижным соединением правой и левой половин челюстного аппарата, делает ротовое отверстие очень большим и позволяет змеям заглатывать крупную добычу. В результате утраты конечностей редуцировались и их пояса и грудина. Грудная клетка незамкнутая и может сильно расширяться при заглатывании добычи. В туловищном отделе ребра прикрепляются к позвоночнику подвижно и могут участвовать в передвижении животного. В связи с удлинением тела наблюдаются некоторые изменения в строении внутренних органов. Почки и половые органы сдвинуты относительно друг друга, изменилась форма и длина выводных протоков. Печень у змей сильно вытянута в длину, желчный пузырь располагается ближе к ее верхушке. Также произошла редукция левого легкого, которое сохранилось только у примитивных змей, да и у них заметно уступает в размерах правому. Частичной компенсацией выступает, так называемое, трахейное лёгкое, образованное расширенной задней частью трахеи, в котором также происходит газообмен. У

ряда видов задняя часть легкого преобразована в тонкостенный резервуар для воздуха. Водяным змеям он служит плавательным пузырьком. Этот резервуар очень растяжим, и змея может сильно раздуться при вдохе, а при выдохе может издавать громкое и продолжительное шипение.

Змеи ведут в основном наземный образ жизни, некоторые виды (морские змеи) освоили водную среду. В тропиках встречаются змеи, обитающие исключительно в кронах деревьев, а в саваннах Африки подземные виды, проводящие большую часть жизни в норах грызунов. Все виды змей хищники. Спектр их добычи разнообразен – от мелких беспозвоночных до птиц и млекопитающих. Многие виды ядовиты, яд служит как для умерщвления добычи, так и для размягчения ее тканей, что облегчает переваривание.

Морские черепахи и крокодилы относятся к условной группе амфибионтных рептилий. Значительную часть времени они проводят в воде, в связи с этим в их анатомическом строении произошли некоторые преобразования. Покровы тела плотные, помимо чешуй они усилены роговыми щитками или костными гребнями. Они практически непроницаемы для воды, что позволяет морским черепахам и некоторым крокодилам длительное время находиться в соленой воде. Для морских черепах характерен плоский обтекаемый спинно-брюшной панцирь. Передние конечности преобразованы в ласты, шея не втягивается под панцирь. У крокодилов тело и голова тоже сплюснуты в дорзовентральном направлении, хвост мощный, сжат с боков. Под роговыми чешуями лежат костные пластинки. Лапы относительно короткие, пальцы на задних лапах соединены перепонкой. Глаза у крокодилов смещены на верхнюю часть головы, что позволяет животным выглядывать из воды, выставив наружу только ноздри и глаза. При нырянии ноздри и ушные отверстия закрываются специальными клапанами.

Специализированных органов для дыхания под водой у крокодилов и черепах нет. Частота и глубина дыхательных движений усиливаются при повышении активности и скорости обмена веществ. Например, американский аллигатор в покое при температуре 28°C совершает 3 дыхательных движения в минуту. Находясь под водой, крокодилы прекращают дышать, переходя в состояние апноэ. Взрослый нильский крокодил может задерживать дыхание до 60 минут, а в некоторых случаях до 100-120. Морские черепахи могут входить в апноэ на 600 минут. Такая длительная задержка дыхания объясняется как низким уровнем метаболизма рептилий, так и особыми преобразованиями в кровеносной системе. У крокодилов между двух дуг аорты существует анастомоз (панициево отверстие). В состоянии апноэ оно может перекрываться. Венозная кровь при этом отправляется не в легкие, а сразу в большой круг - по правой дуге аорты. Головной мозг и мышцы передней части туловища при этом продолжают получать артериальную кровь, но общий расход кислорода сильно снижается. Регулировка распределения артериальной крови применяется крокодилом также и для улучшения пищеварения. Переброска венозной крови в большой круг кровообращения усиливает выработку кислоты в желудке и позволяет хищникам переваривать большие куски мяса. У морских черепах функцию, аналогичную панициеву отверстию,

выполняет боталлов проток. Он соединяет легочную артерию со спинной аортой и в состоянии апноэ также перебрасывает венозную кровь в большой круг кровообращения, отключая кровоснабжение легких.

Зубы у крокодилов сидят в альвеолах и сменяются по мере снашивания (в среднем один зуб заменяется раз в два года). У крокодилов формируется вторичное костное небо. Особые выросты ткани на верхней и нижней части рта перед внутренними отверстиями ноздрей и голосовой щелью позволяют разграничить горло от ротовой полости при погружении, что позволяет крокодилам открывать рот под водой. Желудок имеет мощные мускулистые стенки, внутри находятся камни-гастролиты. Они служат для перетирания пищи, а также могут помогать при плавании, придавая телу большую устойчивость. Избыток солей, получаемых с пищей, амфибионтные рептилии выводят с помощью специальных желез, которые располагаются в уголках глаз, у основания языка или на кончике морды. В выделительной системе крокодилов отсутствует мочевой пузырь, излишки внутриполостной жидкости выводятся через абдоминальные поры.

Общая характеристика класса Птиц: приспособления к полету, особенности внутренней организации

Класс Птицы (Aves) – это высокоорганизованные позвоночные животные, тело которых покрыто перьями, а передние конечности превращены в крылья. Способность передвигаться в воздухе, теплокровность и другие особенности строения и жизнедеятельности дали им возможность широко расселиться на Земле. Особенно разнообразны виды птиц в тропических лесах. Современная система класса птиц включает 2 подкласса, 29 отрядов (исключая древние вымершие группы и категории), 169 семейств, 8460 видов.

По многим морфологическим признакам птицы сходны с пресмыкающимися:

- тонкая, почти лишенная желез кожа (имеется только копчиковая железа в основании хвоста);
- развитие на теле роговых образований (роговые чешуи на пальцах задних конечностей и роговой покров клюва);
- череп диапсидного типа (но с редуцированной верхней дугой), один затылочный мыщелок, сходный с рептилиями набор костей, крючковидные отростки на ребрах; рудименты ребер на шейных позвонках;
- общий план строения кровеносной системы;
- строение мочеполовой системы (наличие клоаки, откладка яиц)

К числу прогрессивных черт, отличающих птиц от пресмыкающихся, относятся:

- прогрессивное развитие центральной нервной системы;
- интенсивный обмен веществ;
- высокая (41-42°C) и постоянная температура тела, поддерживаемая сложной системой терморегуляции;

- совершенствование системы размножения (гнездостроение, насиживание яиц и выкармливание птенцов привело к снижению эмбриональной и постэмбриональной смертности).

Приспособления к полету:

- тело покрыто перьями, выполняющими теплоизоляционную функцию и обеспечивающими обтекаемость тела;

- перья образуют несущие плоскости в полете (крылья, хвост);

передние конечности превращены в крылья, что сопровождалось перестройкой скелета и мускулатуры конечностей и плечевого пояса;

- пневматизация костей увеличила их прочность;

- гетероцельный тип позвонков резко увеличил подвижность шеи и головы.

- интенсификация зрения и слуха, прогрессивное развитие головного мозга расширили возможности ориентировки в пространстве, улучшили координацию сложных движений;

- образование связанной с легкими системы воздушных мешков интенсифицировало дыхание;

- полное разделение большого и малого кругов кровообращения способствовало лучшему снабжению тканей кислородом и питательными веществами и удалению углекислоты и продуктов распада.

Особенности внутренней организации. Тело птиц, в связи с приспособлением к полету покрыто перьями и имеет обтекаемую форму. Размеры тела варьируют в небольших пределах, так как возможность полета ограничивает их. Самые крупные летающие птицы (лебеди, грифы, дрофы) – 12-16 кг. Тело покрыто контурными перьями, которые состоят из стержня, очина и опахала. Перья, образующие поверхность крыла, называются *маховыми*, а образующие плоскость хвоста – *рулевыми*. Под контурными перьями располагаются пуховые перья. Они лишены бородак 2-го порядка и не образуют сомкнутого опахала. Имеется также собственно пух, который имеет укороченный стержень с пучком отходящих от них бородак 1-го порядка. Перьевого покрова способствует сохранению постоянной температуры тела птиц.

Скелет птиц легкий и прочный. Легкость обусловлена пневматичностью, а прочность – срастанием отдельных костей (череп, туловищный отдел позвоночника, цевка, кости кисти и др.). Череп характеризуется большими размерами мозговой коробки и глазниц, отсутствием зубов на челюстях. Тонкие кости черепа срастаются, не образуя швов. Для сочленения черепа с позвоночным столбом служит один мыщелок. Позвоночник состоит из шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового отделов. Подвижным остается только шейный отдел, остальные малоподвижны или срастаются между собой (конечные хвостовые отделы срастаются в копчиковую кость). Грудная клетка образована сросшимися между собой грудными позвонками (3–10), ребрами (состоящими из брюшной и спинной частей) и грудиной. У летающих птиц и пингвинов грудина несет высокий гребень – киль, к которому прикрепляется хорошо развитая мускулатура, обеспечивающая движение крыльев (или ластов). Прочность грудной клетки

усиливается крючковидными отростками, укрепленными на спинных отделах и налегающих на последующее ребро. Все поясничные, крестцовые и хвостовые позвонки срастаются в единую кость – сложный крестец. Последние 4–8 хвостовых позвонков срастаются в уплощенную с боков копчиковую кость – пигостиль, к которой веером прикрепляются рулевые перья. Плечевой пояс создает опору для крыльев и состоит из лопатки, коракоида и ключицы. Ключицы срастаются между собой, образуя вилочку, выполняющую роль амортизатора. Тазовый пояс состоит из трех парных костей: подвздошной, седалищной и лобковой. Внизу кости таза не соединены, что связано откладыванием крупных яиц.

Строение органов пищеварения тесно связано с полетом птиц. Зубы на челюстях отсутствуют. Ротовая полость невелика и ведет в глотку, которая переходит в пищевод. Главным образом, у зерноядных видов птиц пищевод образует расширение (зоб), которое служит временным вместилищем пищи. У некоторых он образует расширение - зоб (у зерноядных). Желудок состоит из двух отделов: переднего – железистого и заднего – мускульного. В первом происходит химическая обработка пищи, а в мускульном – механическая. Кишечник короткий, на границе тонкого и толстого отделов имеются слепые выросты. Короткая толстая кишка не накапливает каловые массы, и испражнения выводятся из кишечника очень часто, что облегчает массу птицы. Прямая кишка отсутствует. Процесс переваривания пищи у птиц очень активный. У насекомоядных птиц он не превышает 1 часа, а у зерноядных – 4 часа. С интенсивным обменом веществ связано потребление значительного количества корма, особенно возрастающее у мелких птиц, которым свойственны большие потери тепла.

Дыхательная система начинается ноздрями, расположенными у основания надклювья. Из рта гортанная щель ведет в гортань, а из нее в трахею. В нижней части трахеи и начальных участках бронхов находится голосовой аппарат – нижняя гортань. Источником звуков служат вибрирующие при прохождении воздуха перепонки между последними хрящевыми кольцами трахеи и полукольцами бронхов. Бронхи проникают в легкие, разветвляются в них на мелкие трубочки – бронхиолы – и очень тонкие воздушные капилляры, которые образуют в легких воздухоносную сеть. С ней тесно переплетаются кровеносные сосуды, газообмен происходит через стенки капилляров. Часть бронхиальных ответвлений не разделяется на бронхиолы, выходит за пределы легких, образуя тонкостенные воздушные мешки, расположенные между внутренними органами, мышцами. Парные легкие небольшие и мало растяжимы, они прирастают к ребрам по бокам позвоночника. В спокойном состоянии и во время движения по земле акт дыхания осуществляется за счет движения грудной клетки. Грудная кость при вдохе опускается, отдаляясь от позвоночника, а при выдохе поднимается, приближаясь к нему. Во время полета грудная кость неподвижна. При поднятии крыльев происходит выдох, богатый кислородом воздух попадает из воздушных мешков в легкие, где осуществляется газообмен. Таким образом, насыщенный кислородом воздух проходит через легкие два раза: и при выдохе, и при вдохе (так называемое

двойное дыхание). Воздушные мешки предотвращают перегрев организма, так как избыток тепла удаляется с воздухом.

Кровеносная система птиц представлена четырехкамерным сердцем (два предсердия, два желудочка) и отходящими кровеносными сосудами. В правой части сердца концентрируется венозная кровь, а в левой – артериальная. Органы и ткани получают чистую артериальную кровь, что способствует усиленному обмену веществ и обеспечивает постоянную высокую температуру тела. Из левого желудочка артериальная кровь поступает в правую дугу аорты (только у птиц). От нее отходят артерии, питающие кислородом все части тела. Венозная кровь по передним и задним полым венам возвращается в правое предсердие. Это движение крови составляет большой круг кровообращения. По малому кругу кровообращения венозная кровь по легочной артерии поступает из правого желудочка к легким. Окисленная кровь из легких направляется по легочным венам в левое предсердие, в котором малый круг оканчивается. Циркулирует кровь с большой скоростью, что связано с энергичной работой сердца, высоким кровяным давлением. Пульс у воробьиных в покое составляет 400-600 ударов, при полете – 1000.

Органы выделения представлены двумя крупными метанефрическими почками, лежащими в тазовых углублениях. Их масса составляет 1-2% от массы тела. По двум мочеточникам мочевая кислота стекает в клоаку и выделяется вместе с экскрементами наружу. Для облегчения веса птиц, мочевой пузырь отсутствует.

Нервная система птиц по сравнению с нервной системой пресмыкающихся значительно усложнилась. Развитие центральной нервной системы обусловило усложнение поведения птиц, которое проявляется в различных формах заботы о потомстве (гнездостроение, откладка и насиживание яиц, обогрев и кормление птенцов), в сезонных перемещениях, в развитии звуковой сигнализации. Головной мозг заключен в объемную мозговую коробку. Большие полушария переднего мозга крупных размеров и образованы полосатыми телами. Средний мозг имеет развитые зрительные доли. Мозжечок обеспечивает сохранение равновесия и точную координацию птицы во время полета. Обонятельные доли развиты слабо. Черепно-мозговых нервов 12 пар.

Птицы раздельнополы, оплодотворение внутреннее. У самки функционирует только левый яичник и левый яйцевод, тогда как правый яичник и правый яйцевод редуцированы. Это связано с крупными размерами яиц: при наличии двух яичников их большая масса и жесткая скорлупа затруднили бы полет и продвижение яиц по яйцеводу. У самцов семенники парные, их протоки открываются в клоаку. Яйцеклетки птиц имеют крупные размеры из-за содержания в них большого количества питательных веществ. У птиц выработался инстинкт насиживания яиц, во время которого в яйце осуществляется эмбриональное развитие. На самых ранних стадиях развития зародыша птиц имеет большое сходство с зародышами своих предков – закладывается хорда, жаберные щели и жаберные артерии, появляется длинный хвост – свидетельство того, что далекие предки птиц были водными

животными. По степени физиологической зрелости птенцов в момент вылупления делят на две группы – выводковых и птенцовых. У выводковых, птенцы сразу после вылупления покрыты пухом, зрячие, могут передвигаться и находить корм. Взрослые птицы защищают свой выводок, периодически греют птенцов (особенно в первые дни жизни), помогают в поисках корма. К выводковым относятся все курообразные, гусеобразные, журавли, дрофы, страусы. Птенцы второй группы при вылуплении слепые, глухие, голые или слабо опушенные, не могут передвигаться, долго находятся в гнезде. К птенцовому типу относятся голубеобразные, попугаеобразные, дятлообразные, воробьинообразные и др.

Морфобиологические ароморфозы млекопитающих. Современная систематика класса

Млекопитающие являются гомойотермными (теплокровными) позвоночными. Большая часть морфобиологических ароморфозов направлена на поддержание постоянной температуры тела и повышения обмена веществ.

Хорошо развиты кожные железы. Потовые и сальные участвуют в процессе терморегуляции и обмена веществ, а секретом специализированных молочных желез самки млекопитающих выкармливают потомство. Тело большинства зверей покрыто волосным покровом, выполняющим в первую очередь терморегуляторную функцию. У водных видов, в связи с редукцией волосного покрова, хорошо развита подкожная жировая клетчатка. В кровеносной системе полное разделение артериального и венозного потоков крови. Сердце четырехкамерное, сохраняется только левая дуга аорты. Легкие альвеолярного типа с большой поверхностью газообмена. Дыхание грудноклеточное, сокращение легких происходит с участием межреберной мускулатуры. Кроме этого в вентиляции легких принимает участие диафрагма. Воротная система почек в кровеносной системе редуцирована. Эритроциты безъядерные.

Еще одним важным ароморфозом можно назвать усложнение строения головного мозга. В переднем мозге хорошо развита кора больших полушарий, тогда как полосатые тела относительно невелики. Кора переднего мозга формируется путем разрастания нервного вещества стенок боковых желудочков. Образующийся таким образом мозговой свод носит название вторичного свода или неопаллиума. Тела нейронов в коре полушарий расположены послойно, образуя своеобразные «экраны структуры». Этот тип организации мозга позволяет пространственно отображать внешний мир на основе информации, поступающей от органов чувств. Новая кора больших полушарий служит центром высшей нервной деятельности, координирующим работу других отделов мозга, и обеспечивает гибкое реагирование на воздействия со стороны внешней среды.

Классификация млекопитающих за свою историю претерпела существенные изменения. Первоначальная таблица, предложенная К. Линнеем,

была реформирована к концу XIX в на основе эволюционных представлений о структуре класса. В ее основу был положен классический монофилитический принцип, когда в близкие таксоны объединяются виды, имеющие общего предка. Она получила название традиционной и основывалась на делении млекопитающих на прото-, мета- и эутериев. Иерархических рангов более мелкого порядка эта систематика практически не предусматривала, однопроходные и сумчатые включали всего по одному отряду, остальные 18 отрядов были отнесены к инфраклассу Эутерии.

Класс Mammalia Linnaeus, 1758

Подкласс Prototheria Gill, 1872

Подкласс Theria Parker & Haswell, 1897

Инфракласс Metatheria Huxley, 1880 (или Marsupialia Illiger, 1811)

Инфракласс Eutheria Gill, 1872 (или Placentalia Owen, 1837)

Первая попытка реформирования данной классификации принадлежит американскому палеонтологу Дж.Г.Симпсону (1945). Основываясь на классической схеме Линнея, он предложил более дробное разделение класса, сгруппировав современные отряды млекопитающих в четыре когорты. Следующий пересмотр систематики класса произвели М.Маккенна и С.Белл (1997). Основываясь на современных палеонтологических данных, они предложили еще более дробную классификацию, выделив 25 иерархических рангов.

Современный пересмотр систематики класса состоялся в начале XXI в. В ее основу были положены данные молекулярной филогенетики. Они дополнили принцип монофилии достаточно простой и строгой «формулой»: генеалогические отношения должны количественно оцениваться по сходству строения информационных макромолекул (ДНК, РНК). Молекулярно-генетическая систематика также является дробной и содержит большое количество иерархических рангов. Число отрядов увеличилось, и теперь их насчитывают 28. Произошло это в первую очередь из-за разделения отряда Сумчатых на несколько самостоятельных групп. Отряды Хищные и Ластоногие в современной систематике объединены в один. Полная систематика млекопитающих (исключая вымершие формы) приведена ниже.

Класс Mammalia

Подкласс Prototheria

Отряд Однопроходные (Monotremata)

Подкласс Theria (или Theriiformes)

Инфракласс Metatheria

Надотряд Сумчатые (Marsupialia)

Грандотряд Ameridelphia

Отряд Опоссумы (Didelphimorphia)

Отряд Ценоlestы (Paucituberculata)

- Грандотряд Australidelphia
 - Отряд Микробиотерии (Microbiotheria)
 - Миротряд Euastralidelphia
 - Отряд Сумчатые кроты (Notoryctemorphia)
 - Отряд Хищные сумчатые (Dasyuromorphia)
 - Отряд Бандикуты (Peramelemorphia)
 - Отряд Двурезцовые сумчатые (Diprotodontia)
- Инфракласс Eutheria
 - Клада Atlantogenata
 - Надотряд Афротерии (Afrotheria)
 - Грандотряд Afroinsectiphilia
 - Отряд Прыгунчики (Macroscelidea)
 - Отряд Тенреки (Afrosoricida)
 - Отряд Трубказубы (Tubulidentata)
 - Грандотряд Paenungulata
 - Отряд Даманы (Hyracoidea)
 - Отряд Хоботные (Proboscidea)
 - Отряд Сирены (Sirenia)
 - Надотряд Неполнозубые (Xenarthra)
 - Отряд Неполнозубые (Pilosa)
 - Отряд Броненосцы (Cingulata)
 - Клада Boreoeutheria
 - Надотряд Эуархонтоглиресы (Euarchontoglires)
 - Грандотряд Glires
 - Отряд Зайцеобразные (Lagomorpha)
 - Отряд Грызуны (Rodentia)
 - Грандотряд Euarchonta
 - Отряд Тупай (Scandentia)
 - Миротряд Primatomorpha
 - Отряд Шерстокрылы (Dermoptera)
 - Отряд Приматы (Primates)
 - Надотряд Лавразиатерии (Laurasiatheria)
 - Отряд Насекомоядные (Eulipotyphla)
 - Клада Scrotifera
 - Отряд Рукокрылые (Chiroptera)
 - Клада Euungulata
 - Отряд Непарнокопытные (Perissodactyla)
 - Клада Cetartiodactyla
 - Отряд Парнокопытные (Artiodactyla)
 - Отряд Китообразные (Cetacea)
 - Клада Ferae
 - Отряд Панголины (Pholidota)
 - Отряд Хищные (Carnivora)

Основным нововведением современной систематики было выделение крупных групп (надотряды и клады), объединяющие животных с общим центром происхождения. Таких групп (в российской систематике – надотрядов) насчитывают четыре. Подобная классификация поддерживается большинством современных систематиков, в то время как состав групп более низкого ранга (клады и отряды) еще не сформирован окончательно.

Африканские звери (Afrotheria) – это надотряд плацентарных млекопитающих, ранние представители которой сформировались на территории современной Африки и Аравийского полуострова в период потери ею связи с остальными частями Гондваны. Выделение в отдельный надотряд произошло в результате исследований молекулярных биологов в 1999 г. Надотряд включает шесть современных и два вымерших отряда. В 2001 г. ряд ученых выделили эту группу в отдельную подкогорту, противопоставив ее всем остальным плацентарным. Остальные три надотряда при этом получили название *Exafroplacentalia*, что в примерном переводе на русский означает «исключая африканских плацентарных».

Неполнозубые (Xenarthra). Надотряд млекопитающих населяющих Северную, Центральную и Южную Америки. Включает два современных отряда.

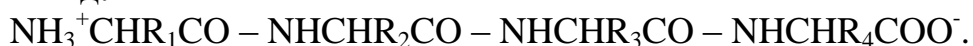
Эуархонтоглиресы (Euarchontoglires). Сборное название надотряда, включающего грызунообразных и эуархонтов. Группа сформировалась в позднем меловом периоде около 90 млн. лет назад, отделившись от близкой группы Лавразиатериев. Группа Glires была выделена еще К.Линнеем, включившего в нее Грызунов и Зайцеобразных. Вторая группа, Euarchonta, состоит из Приматов, Тупай и Шерстокрылов. Ранее в нее включали и рукокрылых, но в 1990-х гг. методами молекулярной биологии было установлено, что они не родственны трём остальным отрядам, а входят в надотряд Лавразиатериев.

Лавразиатерии (Laurasiatheria). Самый крупный надотряд млекопитающих, включающий наибольшее количество видов. Название таксона связано с бывшим северным суперконтинентом Лавразией, где он и сформировался. Отделился от родственной группы Эуархонтоглиресов около 90 млн. лет назад. Внутренняя структура надотряда еще не до конца установлена. Так, в конце XX в. было показано, что китообразные находятся в близком родстве со жвачными из отряда Парнокопытные и в более отдалённом родстве с другими таксонами, входящими в данный отряд. Скорее всего, традиционно выделяемый отряд Парнокопытных является парафилетической группой, входящей в обширную группу Китопарнокопытные (Cetartiodactyla).

Структурная организация белков.

Связь структуры и функции. Ферменты как биокатализаторы

Белки представляют собой полимеры, построенные из α -аминокислот, соединённых *пептидной* (амидной) связью. Общая структурная формула имеет следующий вид:



Существует несколько уровней структурной организации белков. Последовательность аминокислот, характерная для данного индивидуального белка, представляет собой его *первичную структуру*. За счёт водородных связей между NH- и CO- группами пептидного скелета полипептидная цепь приобретает в пространстве специфическую конформацию, известную как *вторичная структура*. Существуют несколько главных типов структур:

α -спираль – правозакрученная спираль, в которой водородные связи образуются между карбонильным атомом кислорода и амидным атомом водорода в пределах одной цепи через каждые 4 аминокислотных остатка; **β -структура** – вытянутые складчатые структуры, стабилизированные водородными связями между NH- и CO- группами, расположенными в параллельных цепях. При этом взаимодействующие цепи могут быть направлены в одном и том же или в противоположных направлениях (*параллельные* и *антипараллельные* слои). Антипараллельные слои чаще всего возникают, когда пептидная цепь поворачивает вспять, образуя так называемую шпильку или **β -изгиб**. Менее упорядоченные участки полипептидной цепи, которые нельзя отнести ни к α -спирали, ни к β -структурам, условно называют беспорядочным клубком, или *соединительными петлями*. Их структура в большой степени определяется взаимодействиями боковых цепей аминокислотных остатков. Все три типа укладки распределены вдоль различных участков полипептидной цепи и составляют вторичную структуру белка.

Качественный и количественный состав полипептидной цепи определяет её дальнейшую трёхмерную пространственную организацию, или *третичную структуру*, которая предполагает также укладку боковых радикалов. Главную роль в образовании третичной структуры играют гидрофобные взаимодействия, стабилизирующее значение имеют ковалентные дисульфидные связи (S-S мостики), а, кроме того, определённый вклад вносят водородные и ионные силы между боковыми цепями аминокислот. Целый ряд белков представляет собой комплекс из нескольких отдельных молекул, соединённых, как правило, нековалентными связями. Такие белки называют *олигомерными* или *мультимерными*, а отдельные молекулы, входящие в их состав – *субъединицами*. Состав, количество и стехиометрия субъединиц постоянны для каждого белка и представляют собой его *четвертичную структуру*.

Белок с исходной, природной укладкой цепи называется *нативным* и

только в этом случае он может проявлять функциональную активность. Денатурация, связанная с нарушением третичной структуры и разворачиванием молекулы, приводит к потере активности. Большая часть белков имеет компактную третичную укладку в виде шара или не очень вытянутого эллипсоида (глобулярные белки). При этом в структуре больших белков обнаруживаются одна или несколько относительно автономных областей, или *доменов*, сходных по своим свойствам с самостоятельными глобулярными белками.

К основным функциям белков относится **катализирующая**: ферменты (энзимы) – вещества белковой природы обеспечивают протекание всех биохимических процессов в живом организме. В отличие от химических катализаторов, ферменты катализируют реакции при физиологических значениях pH, температуры и давления, и обладают специфичностью по отношению к субстратам и типу осуществляемых реакций. В соответствии с международной классификацией выделяют 6 классов ферментов:

1. *Оксидоредуктазы* – катализируют окислительно-восстановительные реакции (каталаза и пероксидаза, катализирующие реакции с участием перекиси водорода).
2. *Трансферазы* – осуществляют перенос групп атомов, отличных от водорода (аланинаминотрансфераза и аспаратаминотрансфераза, катализирующие реакции переаминирования аминокислот).
3. *Гидролазы* – катализируют реакции гидролиза (протеолитические ферменты: пепсин, трипсин, химотрипсин).
4. *Лиазы* – расщепляют связи C-C, C-O, C-S, C-N и др. не гидролитическим путём; эти реакции сопровождаются образованием двойной связи или присоединением групп к месту разрыва двойной связи (альдолаза, катализирующая в гликолизе реакцию расщепления фруктозо-1,6-дифосфата на две фосфотриозы).
5. *Изомеразы* – катализируют внутримолекулярный перенос групп с образованием изомерных форм (взаимопревращения оптических и геометрических изомеров), например триозофосфатизомераза, катализирующая взаимные превращения диоксиацетонфосфата и 3-фосфоглицерата в гликолизе.
6. *Лигазы (синтетазы)* – катализируют соединение двух молекул и образование связей C-C, C-O, C-S, C-N, сопряжённых с разрывом пирофосфатной связи АТФ (глутаминсинтетаза, катализирующая биосинтез глутамина).

В структуре ферментов выделяют несколько относительно самостоятельных участков. К ним относят: **активный центр**, обеспечивающий непосредственное связывание с молекулой субстрата (так называемая якорная площадка) и прямое участие в акте катализа (каталитический центр). Кроме того, в молекуле ферментов может присутствовать **аллостерический** или **регуляторный центр** (или центры), обеспечивающие регуляцию активности при помощи низкомолекулярных **эфффекторов**. Большинство ферментов относятся к сложным белкам и содержат помимо полипептидных цепей

(**апофермент**) ещё и небелковый компонент (простетическую группу – **кофактор, коэнзим**), вместе они образуют **холофермент**. Кофакторы и коферменты обязательны для выполнения ферментативных функций. В качестве кофакторов часто выступают двухвалентные металлы (Mg^{2+} , Mn^{2+} , Ca^{2+}), в качестве коферментов – витамины (B_1 , PP, B_{12}). Процесс связывания ферментом молекулы субстрата описывается моделью индуцированного соответствия (модель «рука–перчатка»). Эта модель предполагает, что субстрат индуцирует конформационные изменения молекулы фермента таким образом, что активный центр принимает необходимую для связывания субстрата пространственную ориентацию. Точное пространственное и электростатическое соответствие молекулы субстрата и активного центра обеспечивает образование эффективного фермент-субстратного комплекса:

$E + S \leftrightarrow ES \rightarrow E + P$, где E – фермент, ES – фермент-субстратный комплекс, P – продукт, получаемый после превращения. При этом снижается энергия активации, необходимая для запуска биохимической реакции.

Кинетика ферментативного катализа описывается уравнением Л.Михаэлиса и М.Ментен:

$$V = \frac{V_{\max} \times [S]}{K_s + [S]}$$

где V – наблюдаемая скорость реакции при данной концентрации субстрата [S], K_s – константа диссоциации фермент-субстратного комплекса (моль/л), V_{\max} – максимальная скорость реакции при полном насыщении фермента субстратом (рис.1).

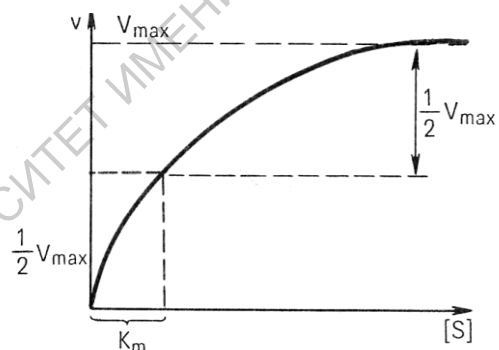


Рис.1. Зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата

Сродство фермента к субстрату характеризует **константа Михаэлиса K_m** , которая численно равна концентрации субстрата, при которой скорость ферментативной реакции составляет половину максимально возможной и не зависит от количества фермента. Чем больше величина K_m , тем ниже сродство фермента к своему субстрату.

Активность ферментов, как и скорость ферментативной реакции, в значительной мере определяется присутствием в среде **активаторов** и **ингибиторов**: первые повышают скорость реакции, а вторые – тормозят. Например, ионы Cl^- активируют амилазу слюны, а цианиды ингибируют гемсодержащие ферменты, образуя комплексы с гемовым железом. Ингибиторы принято делить на **необратимые** (вызывают стойкие изменения третичной структуры молекулы фермента или его функциональных групп) и **обратимые**. Кроме того, разделяют **конкурентное** и **неконкурентное** ингибирование. Конкурентное ингибирование вызывают вещества, имеющие строение, сходное со строением субстрата, оно основано на связывании ингибитора с активным центром. Неконкурентное ингибирование вызывается веществами, не имеющими структурного сходства с субстратами, связывание в

этом случае происходит не в активном центре, а в другой части молекулы фермента. К другим способам регуляции энзиматической активности можно отнести: существование неактивных форм ферментов – проферментов (зимогенов), активация которых происходит под действием других ферментов или автокаталитически; феномен индуцированного синтеза (или репрессии синтеза) ферментов при изменении внешних условий; наличие конкуренции ферментов за общий субстрат; существование множественных форм ферментов и т. д.

Структура и функции нуклеиновых кислот. ДНК, её роль в хранении, передаче и реализации генетической информации

Нуклеиновые кислоты играют главную роль в передаче наследственных признаков и управлении процессом биосинтеза белка. Это высокомолекулярные соединения, полимерные цепи которых построены из нуклеотидов, состоящих из нуклеинового основания пиримидинового (цитозин, урацил, тимин) или пуринового (аденин и гуанин) ряда, углеводной составляющей (рибозы или дезоксирибозы) и фосфатной группы. В природе существует два типа нуклеиновых кислот, отличающихся по составу, строению и функциям. В соответствии с характером углеводной компоненты одна из нуклеиновых кислот названа **дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК)**, другая – **рибонуклеиновой кислотой (РНК)**. ДНК и РНК отличаются входящими в них пиримидиновыми основаниями: тимин входит только в ДНК, а урацил – в РНК. ДНК содержится в основном в ядрах клеток, РНК преимущественно находится в рибосомах, а также протоплазме клеток; содержание РНК в клетках крайне лабильное в отличие от стабильного для ДНК. Соединение нуклеотидных остатков в молекулах ДНК и РНК осуществляется одинаково: сложноэфирными мостиками, образуемыми между нуклеотидами остатками фосфорной кислоты (3',5'-фосфодиэфирная связь) (рис.2). Это и есть **первичная структура ДНК и РНК**.

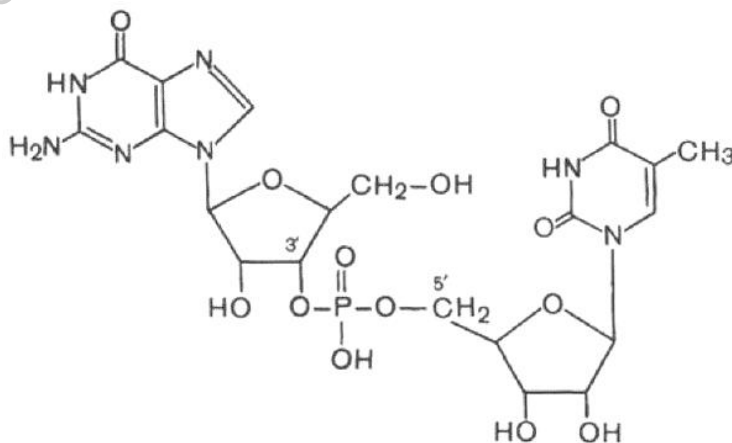


Рис.2. Соединение нуклеотидов с помощью 3', 5'-фосфодиэфирной связи

Вторичную структуру ДНК описали в 1953 г. Дж. Уотсон и Ф. Крик, обобщив работы многих современников. Согласно модели Уотсона-Крика, молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей, правозакрученных вокруг общей оси с образованием двойной спирали. Эти цепи антипараллельны друг другу, т.е. направления образования фосфодиэфирных связей в них противоположны: в одной цепи $5' \rightarrow 3'$, в другой – $3' \rightarrow 5'$. Цепи удерживаются относительно друг друга за счёт водородных связей между **комплементарными** азотистыми основаниями (аденин – тимин и гуанин – цитозин). Между основаниями двухцепочечной молекулы возникают гидрофобные взаимодействия, стабилизирующие двойную спираль. В зависимости от ряда условий, ДНК существует в виде разнообразных форм (А, В, С и Z). В биологическом смысле В-форма наиболее адекватна для репликационных процессов, А-форма – для процесса транскрипции, С-форма – для упаковки ДНК в составе надмолекулярных структур хроматина и некоторых вирусов. **Третичная** структура ядерной ДНК связана со структурой хроматина ядра и хромосом, ДНК находится там в суперспирализованном состоянии. Первый уровень сверхскрученного состояния ДНК в хроматине поддерживается белками гистонами, образующими элементарную единицу структуры хроматина – нуклеосому. Цепочка нуклеосом образует спираль второго и последующего порядков, вплоть до конденсации в хромосому.

Различают: 1) **транспортные РНК** (тРНК) локализованы в гиалоплазме клетки, ядерном соке, бесструктурной части митохондрий; осуществляют кодирование аминокислот и перенос их в рибосомальный аппарат клетки в процессе биосинтеза белков. 2) **рибосомальные РНК** (рРНК) являются структурной основой рибосом, выполняя в них разнообразные функции. Имеется три вида рРНК: 28S-рРНК и 18S-рРНК – высокомолекулярны; 5S-рРНК – низкополимерна (примерно 100 нуклеотидных остатков). 3) **информационные** или **матричные РНК** (мРНК), возникая в форме высокомолекулярных предшественников в ядре клетки или на ДНК других субклеточных частиц, они перемещаются к рибосомам, в их составе выполняя матричную функцию в процессе сборки полипептидных цепей. Молекулы РНК в отличие от ДНК построены из одной полинуклеотидной цепи, в ней имеются комплементарные друг другу участки, которые при взаимодействии образуют двойные спирали (шпильки). Характерную вторичную структуру имеют тРНК, они содержат 4 спирализованных участка и 3-4 одноцепочечные петли. При изображении такой структуры на плоскости получается фигура, называемая «клеверный лист».

Функции ДНК: первая – хранение наследственной информации, которая заключена в последовательности нуклеотидов одной из её цепей. Наименьшей единицей генетической информации после нуклеотида является **триплет** – три последовательно расположенных нуклеотида; каждый триплет детерминирует одну аминокислоту в полипептидной цепи. Последовательность триплетов в полинуклеотидной цепи определяет последовательность аминокислот в белковой молекуле. Расположенные друг за другом триплеты, обуславливающие структуру одной полипептидной цепи, представляют собой

ген. Вторая функция ДНК – передача наследственной информации из поколения в поколение. Она осуществляется благодаря репликации материнской молекулы и последующего распределения дочерних молекул между клетками-потомками. **Репликация** начинается в участках ДНК – ориджинах. Белки ДНК-топоизомеразы вносят в цепь ДНК одно- и двухцепочечные разрывы, позволяющие цепям ДНК разделиться, а затем заделывают эти разрывы. ДНК-хеликаза разрывает водородные связи между комплементарными нуклеотидами, в результате расплетания двойной спирали образуется репликативная вилка из двуспирального участка ДНК и двух одноцепочечных ветвей. Ренатурации одноцепочечных участков препятствует их связывание с SSB-белком, имеющим избирательное сродство к однонитиевой ДНК. Фермент ДНК-праймаза синтезирует из рибонуклеозидтрифосфатов короткий РНК-праймер. Дезоксирибонуклеотидные остатки присоединяются к 3'-концу праймера при участии ДНК-полимеразы δ . Вновь синтезируемая полинуклеотидная цепь комплементарна полинуклеотидной цепи матрицы. Синтез ДНК происходит непрерывно на одной из матричных цепей – лидирующей. Вторая матричная цепь, отстающая, собирается из коротких (100-1000 нуклеотидов) фрагментов Оказаки, синтез которых начинается с РНК-праймера, который удлиняется ДНК-полимеразой ϵ до встречи с другим праймером. Затем РНК-праймер удаляется, брешь "застраивается" ДНК-полимеразой β и фрагменты сшиваются ферментом ДНК-лигазой в одну непрерывную цепь (рис.3).

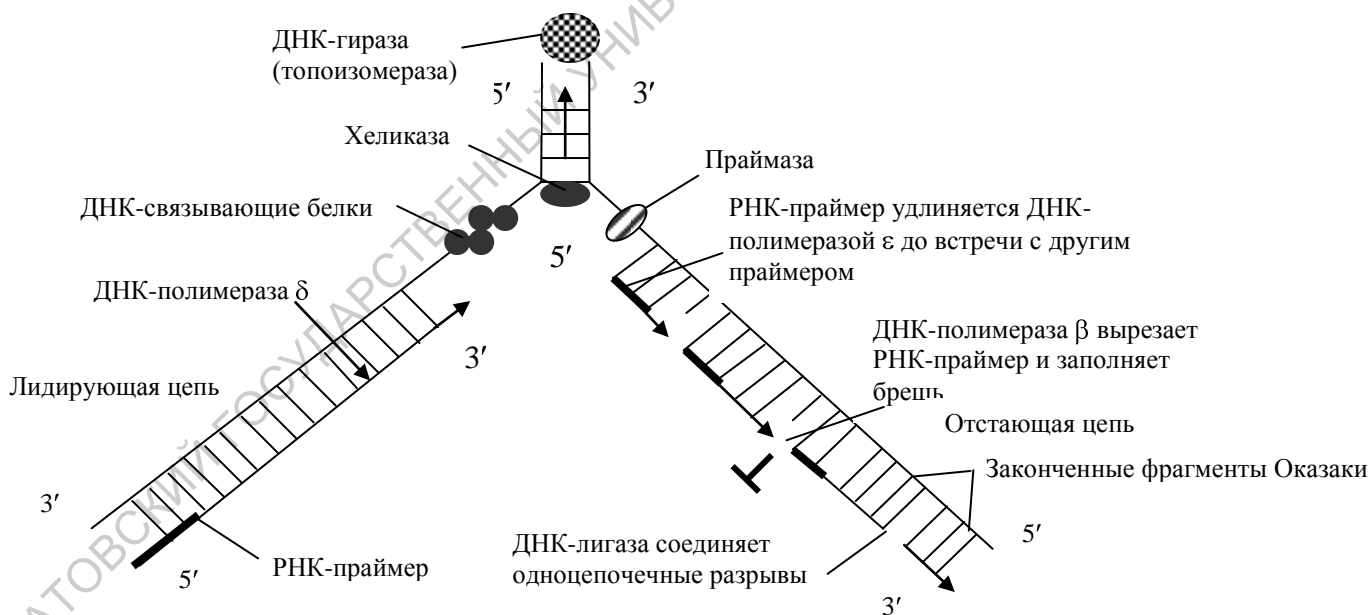


Рис.3. Репликация ДНК

Третья функция ДНК – участие в качестве матрицы в передаче генетической информации из ядра в цитоплазму к месту синтеза белка. Переписывание информации, содержащейся в последовательности нуклеотидных остатков в ДНК-матрице, в последовательность нуклеотидных

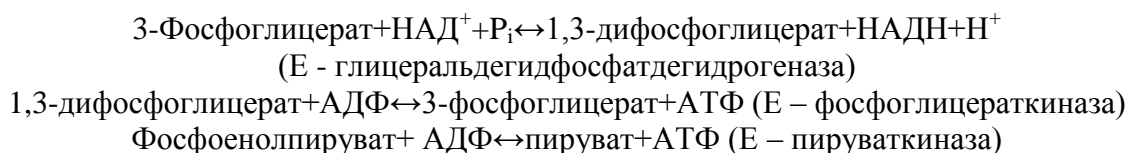
звеньев в молекуле мРНК, называется **транскрипцией**. Стадия **инициации**: синтез молекул РНК начинается в определённых местах ДНК – промоторах, с которыми избирательно взаимодействуют РНК-полимеразы. Промотор содержит последовательность, обогащённую нуклеотидами Т и А (ТАТА-последовательность), узнаваемую белком ТАТА-фактором. РНК-полимераза присоединяется к промотору, если ТАТА-последовательность связана с ТАТА-фактором. **Элонгация**: наращивание молекулы РНК происходит путём присоединения очередного рибонуклеотида, комплементарного тому дезоксирибонуклеотиду ДНК, который в данный момент находится в области активного центра РНК-полимеразы. По мере перемещения РНК-полимеразы вдоль ДНК к освободившемуся промотору могут присоединяться новые молекулы РНК-полимеразы, так что ген может транскрибироваться одновременно большим количеством молекул фермента. **Терминация**: достигнув сайта терминации, РНК-полимераза стимулирует присоединение фактора терминации к ДНК, и синтезированная РНК, РНК-полимераза и факторы транскрипции отделяются от ДНК. Получаются отдельные молекулы мРНК, каждая из которых содержит информацию одного гена. Та часть молекулы ДНК, которая копируется в процессе биосинтеза РНК на ней, называется транскриптом, содержащим информативную и неинформативную зоны. В дальнейшем происходит разрушение неинформативных зон (интронов), которое называют процессингом или созреванием РНК.

Углеводы: основные механизмы биосинтеза и катаболизма

Углеводы – обширный класс органических соединений, выполняющих в клетке энергетическую, структурную, защитную и другие функции. Подразделяются на моносахариды (глюкоза, фруктоза, рибоза и т. п.), олигосахариды (сахароза, мальтоза, лактоза и другие, размером до 10 остатков) и полисахариды. Последние, в свою очередь, делят на гомополисахариды (крахмал, целлюлоза, гликоген, хитин и т. д.) и гетерополисахариды (гепарин, гиалуроновая кислота и т. д.).

Центральным путем катаболизма углеводов является **гликолиз** – филогенетически наиболее старая и широко распространенная последовательность ферментативных реакций, которая проходит в анаэробных условиях (рис.4).

Первые три реакции гликолиза представляют собой подготовительный этап к последующему расщеплению молекулы глюкозы. Это две реакции фосфорилирования, катализируемые киназами, и реакция изомеризации. После альдолазного расщепления фруктозо-1,6-дифосфата на две фосфотриозы происходит их окисление до молекулы пировиноградной кислоты. В процессе этих превращений в результате субстратного фосфорилирования происходит образование двух дополнительных молекул АТФ и двух молекул восстановленного НАД.



Все реакции гликолитического пути обратимы, за исключением двух киназных реакций фосфорилирования глюкозы (E – гексокиназа) и фруктозо-6-фосфата (E – фосфофруктокиназа), а также реакции дефосфорилирования фосфоенолпирувата до пирувата (E – пируваткиназа). *Фосфофруктокиназа* – наиболее важный в процессе гликолиза регуляторный фермент, он ингибируется высокими концентрациями АТФ и цитрата, активируется АМФ.

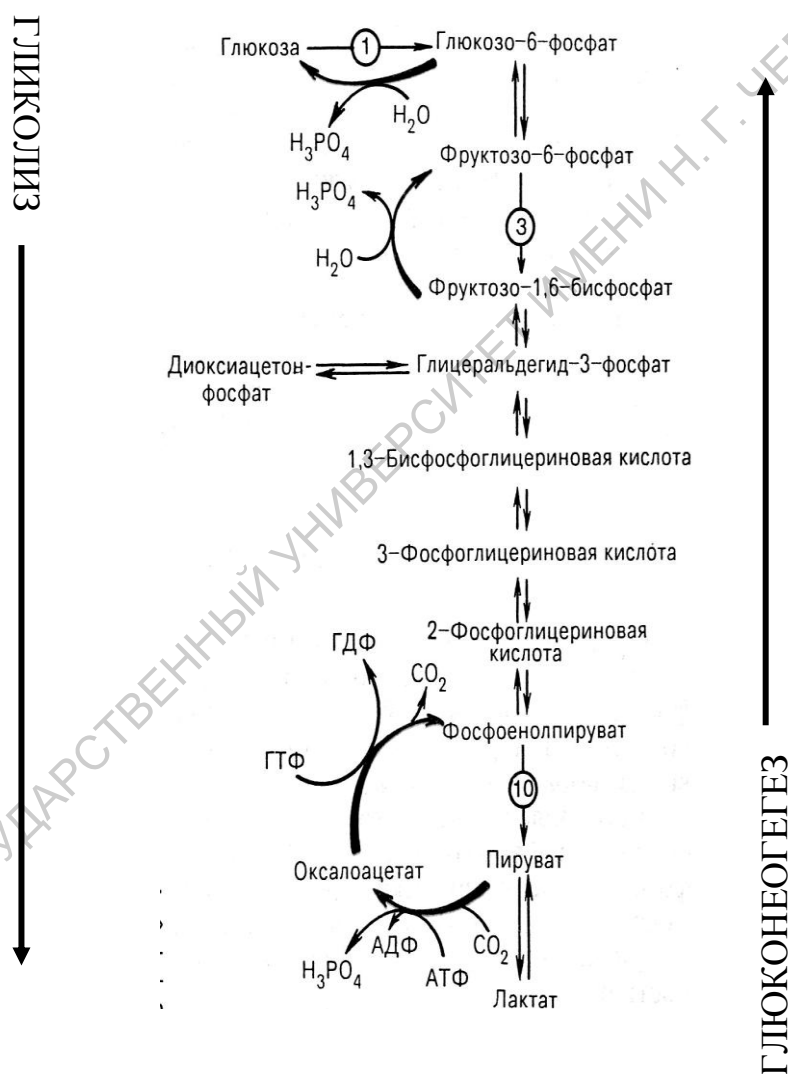
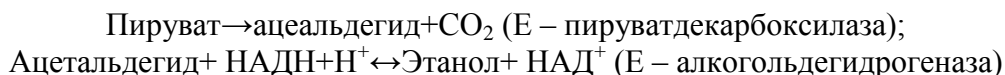


Рис.4. Гликолиз и глюконеогенез

В анаэробных условиях пируват восстанавливается до молочной кислоты (лактата) с использованием восстановленного НАД.

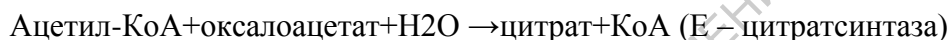


У бактерий процесс может идти по типу брожения (спиртового, уксуснокислого и т.п.). Например, спиртовое брожение проходит по схеме:



Суммарный энергетический эффект окисления 1 молекулы глюкозы в анаэробных условиях составляет 2 молекулы АТФ.

В *аэробных условиях* пируват подвергается окислительному декарбоксилированию в пируватдегидрогеназном комплексе. При этом происходит отщепление CO_2 (декарбоксилирование пирувата), перенос двух электронов на НАД^+ (окисление пирувата и восстановление НАД) и перенос образовавшейся ацетильной группы на коэнзим А, который поступает в цикл трикарбоновых кислот (реакция необратима). Ацетил-КоА подвергается дальнейшему окислению в цикле Кребса до CO_2 и H_2O (рис.5). Цикл начинается с присоединения ацетил-КоА к оксалоацетату и образования лимонной кислоты (цитрата).



Затем цитрат после ряда дегидрирований и декарбоксилирований снова превращается в оксалоацетат (т.е. регенерируется), а ацетил-КоА сгорает до CO_2 и H_2O . В результате этих превращений восстанавливаются 3 молекулы НАДН, 1 молекула ФАДН₂ и 1 молекула ГТФ. При этом, энергетический баланс полного аэробного окисления 1 молекулы глюкозы (с учетом сгорания двух молекул фосфотриоз) составляет + 38 молекул АТФ.

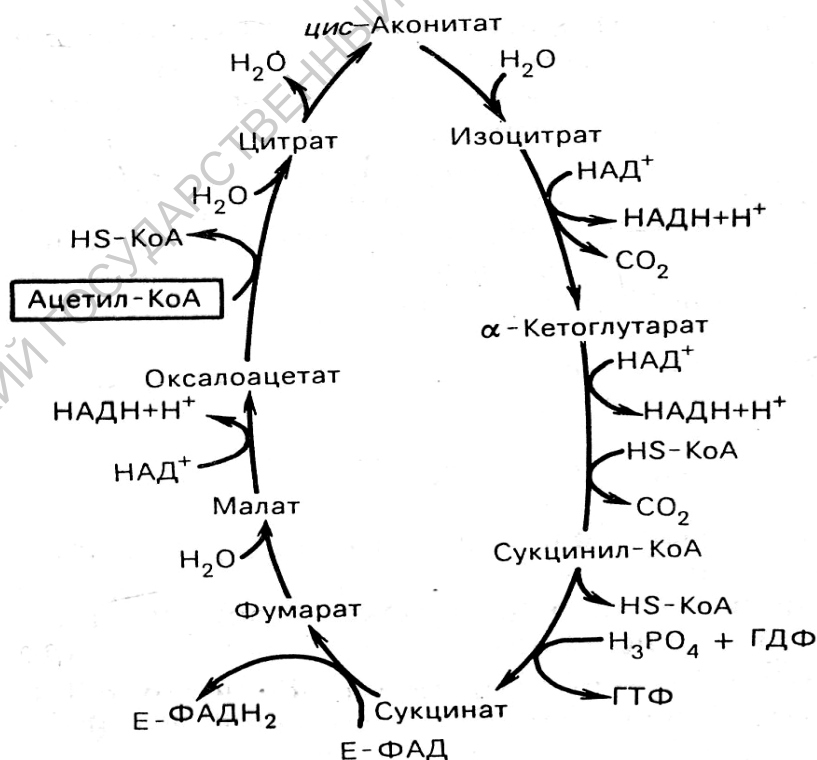


Рис.5. Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса)

Суммарная скорость цикла Кребса лимитируется НАД-зависимой *изоцитратдегидрогеназой* (положительные модуляторы АДФ и АТФ, отрицательный – АТФ и НАДН), катализирующей превращение изоцитрата в α -кетоглутарат.

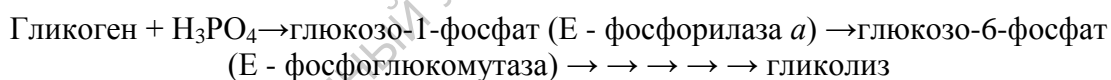
Путь окисления глюкозы, который сопровождается расщеплением шестиуглеродной молекулы на две фосфорилированные триозы называется *дихотомическим*.

Существует еще один путь окисления глюкозы – **пентозофосфатный цикл**, или **гексозомонофосфатный шунт**. Это прямой (*анотомический*) путь окисления, который включает два этапа:

- 1) реакции прямого окисления глюкозы, катализируемые глюкозо-6-фосфатдегидрогеназой, глюконолактоназой и фосфоглюконатдегидрогеназой;
- 2) взаимные превращения сахаров с числом углеродных атомов от 3 до 7. Эти реакции катализируются системой трансальдолаз и транскетолаз.

В результате работы пентозофосфатного цикла клетки получают НАДФН, необходимый для реакций восстановления, и рибозо-5-фосфат – основное промежуточное вещество в синтезе нуклеотидов и нуклеиновых кислот. Кроме того, при помощи пентозофосфатного цикла избыток пентоз трансформируется в глицегальдегид-3-фосфат и фруктозо-6-фосфат и включается таким образом в гликолиз.

Включение гликогена в процесс анаэробного распада (**гликогенолиз**) происходит при участии ферментов фосфорилазы *a* и фосфоглюкомутаза.



При гликогенолизе энергетический выход увеличивается на 1 молекулу АТФ, которая в этом случае не расходуется на фосфорилирование свободной глюкозы.

Основным путем *биосинтеза* углеводов в клетках растений является *фотосинтез* (фиксация углекислоты в темновой фазе, приводящая к образованию 3-фосфоглицерата или щавелево-уксусной кислоты у С3- или С4-растений соответственно).

В клетках, не способных к фотосинтезу, основным способом образования углеводов является **глюконеогенез**, т.е. биосинтез глюкозы из неуглеводных предшественников. Ими могут являться в первую очередь пировиноградная и молочная кислоты, глицерин, аминокислоты и ряд других соединений. Глюконеогенез в целом представляет собой реакции, обратные гликолизу. Исключение составляют три необратимые реакции (см рис.4). Превращение пирувата в фосфоенолпируват происходит в два этапа:

1. $\text{Пируват} + \text{АТФ} + \text{HCO}_3^- \rightarrow \text{оксалоацетат} + \text{АДФ} + \text{P}_i + \text{H}^+$ (E - пируваткарбоксилаза)
2. $\text{Оксалоацетат} + \text{ГТФ} \leftrightarrow \text{фосфоенолпируват} + \text{ГДФ} + \text{CO}_2$
(E – фосфоенолпируваткарбоксикиназа)

Далее все гликолитические реакции обратимы вплоть до реакций превращения фруктозо-1,6-дифосфата во фруктозо-6-фосфат:



«Обходной» также является реакция образования глюкозы:



Важными моментами в регуляции глюконеогенеза являются реакции, катализируемые **пируваткарбоксилазой** (положительный аллостерический модулятор – ацетилКоА), **фруктозо-1,6-дифосфатазой** (ингибируется АМФ).

Основные принципы регуляции обмена веществ в живых организмах

Специфическим свойством живого организма является его способность к саморегуляции обмена веществ и сохранению гомеостаза при изменении внешних условий.

Регуляция метаболических процессов может осуществляться на разных уровнях постепенно возрастающей сложности: внутриклеточном и организменном (рис.6). Внутриклеточная регуляция включает регуляцию на уровне оперонов (транскрипции) и на уровне отдельных метаболитов.

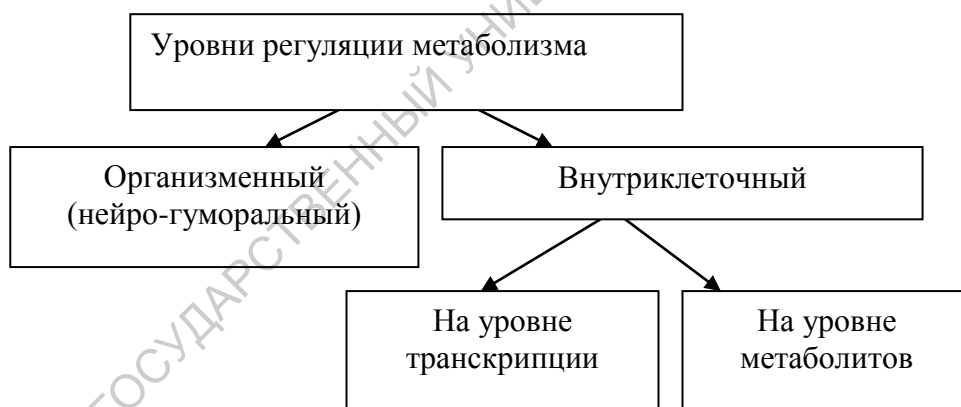
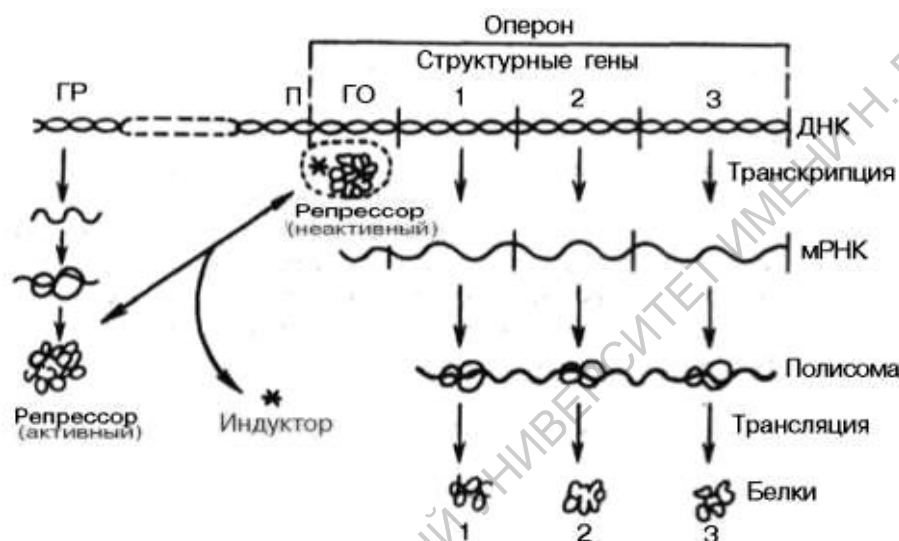


Рис.6. Уровни регуляции обмена веществ

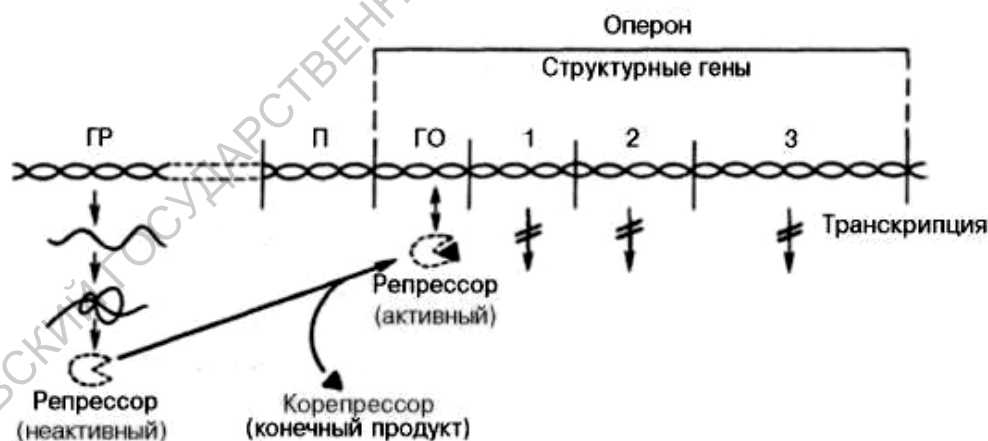
Генетический контроль определяет скорость синтеза ферментов в зависимости от условий. Ферменты, существующие в относительно постоянных количествах, называются **конститутивными**. В отличие от них **индуцибельные** ферменты синтезируются только в ответ на появление в среде соответствующего субстрата. Схема регуляции синтеза на уровне оперонов была предложена в 1961 г. Ф.Жакобом и Ж.Моно на основе матричной схемы биосинтеза белков в бактериальной клетке. Гены белков, функции которых в метаболических процессах тесно связаны, часто в геноме группируются вместе в структурные единицы (**опероны**). Функционирование оперона

контролируется геном-оператором, который либо запрещает, либо разрешает синтез мРНК на ДНК. В свою очередь функция гена-оператора контролируется пространственно изолированным от него геном- регулятором, который продуцирует мРНК, необходимую для синтеза белка-репрессора. Белок-репрессор, присоединяясь к гено-оператору, тормозит его функцию (репрессия биосинтеза ферментов). Сам белок-репрессор подвержен действию аллостерических эффекторов, которые способны либо стимулировать, либо ингибировать возникновение комплекса между репрессором и геном-оператором (рис.7). В качестве аллостерических эффекторов часто выступают субстраты (индукция синтеза ферментов), конечные продукты реакций (торможение по принципу обратной связи) и другие метаболиты.

А



Б



ГР – ген-регулятор; П – промотор; ГО – ген-оператор

Рис.7. Регуляция синтеза белка путем индукции (А) и репрессии (Б)

Второй путь внутриклеточной регуляции метаболических процессов осуществляется на уровне отдельных метаболитов, оказывающих влияние непосредственно на активность ферментов. Сложные мультиферментные процессы (каскадные или циклические) включают регуляторные ферменты, которые часто локализируются в начале этой последовательности. Большинство

регуляторных ферментов ингибируется конечным продуктом этой последовательности (**ретроингибирование**). Некоторые аллостерические ферменты поливалентны, т. е. они могут реагировать не на один, а на большее число активаторов или ингибиторов, являющихся продуктами разных метаболических процессов. При этом осуществляется координация нескольких ферментных систем. Кроме того, активность ферментов, как и скорость ферментативной реакции в целом, в значительной мере определяется присутствием в среде **активаторов** и **ингибиторов**.

К другим способам регуляции энзиматической активности можно отнести:

- существование неактивных форм ферментов – проферментов (зимогенов), активация которых происходит под действием других ферментов или автокаталитически (пепсиноген→пепсин);
- изменение активности путем посттрансляционных модификаций (фосфорилирование, аденилирование), например, активная форма фосфоорилазы *a*, осуществляющей гликогенолиз, в свою очередь, фосфорилирована;
- существование множественных форм ферментов (5 изоформ лактатдегидрогеназы);
- наличие конкуренции ферментов за общий субстрат и т. д.

Важнейшим фактором регуляции биологических систем является **компартаментализация**, или приуроченность ферментных систем к определенным участкам клетки. Это явление имеет двоякий смысл. С одной стороны, обеспечивается пространственное разделение химически несовместимых реакций, например, окисление жирных кислот происходит в митохондриях, а их биосинтез – в цитоплазме. С другой стороны, часть ферментов, осуществляющих биосинтез глюкозы из пирувата, локализуется в митохондриях, а часть – в цитоплазме. При этом скорость всего процесса в целом регулируется не только активностью аллостерических ферментов, но и скоростью обмена промежуточных продуктов через митохондриальные мембраны.

У высших организмов существует еще один уровень регуляции метаболических процессов – *при помощи внеклеточных агентов*, к которым в первую очередь относят *гормоны*. Они служат химическими медиаторами, стимулирующими или подавляющими определенные метаболические процессы в других органах и тканях, согласуя, таким образом, клеточный метаболизм с физиологическими потребностями организма в целом. При помощи этих механизмов организм воспринимает разнообразные сигналы об изменениях в окружающей и внутренней средах и тонко регулирует интенсивность процессов обмена. В регуляции этих процессов, в осуществлении последовательности протекания множества реакций гормоны занимают промежуточное звено между нервной системой и действием ферментов, которые непосредственно регулируют скорость обмена веществ. В настоящее время получены доказательства, что гормоны вызывают либо быструю (срочную) ответную реакцию, повышая активность имеющихся в тканях ферментов (это свойственно гормонам пептидной и белковой природы), либо, что более

характерно, например, для стероидных гормонов, медленную реакцию, связанную с синтезом ферментов *de novo*.

Понятие о биологическом окислении. Аккумуляция энергии в клетке. Пути образования и использования АТФ в организме

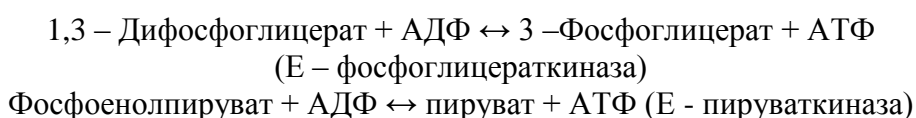
Биологическим окислением называют совокупность всех реакций окисления субстратов в живых клетках, выполняющих функцию энергетического обеспечения метаболизма. Оно связано с передачей, так называемых, восстанавливающих эквивалентов (ВЭ) — атомов водорода или электронов — от одного соединения — донора, к другому — акцептору. Высвобождаемая при этом энергия запасается в виде **макроэргических (богатых энергией) соединений**: АТФ, креатинфосфат, ГТФ и т. п. Эти соединения затем расходуются на обеспечение всех процессов жизнедеятельности: биосинтез, совершение работы (например, сокращение мышц) и т. д. Часть энергии рассеивается в виде тепла.

Поставщиками ВЭ могут быть как органические, так и неорганические вещества. Анаэробные микроорганизмы получают энергию для жизнедеятельности в результате гликолиза (или брожения) в бескислородных условиях. Конечным акцептором протонов в этом случае являются органические соединения (как, например, пируват при молочнокислом брожении или ацетальдегид при спиртовом) или неорганические (в случае анаэробного дыхания литотрофных бактерий).

В аэробных условиях (у большинства животных, растений и многих микроорганизмов) конечным окислителем является кислород. Распад органических соединений в живых тканях, сопровождающийся потреблением молекулярного кислорода и приводящий к выделению углекислого газа и воды и образованию биологических видов энергии называют **тканевым дыханием**. Это конечный этап превращений моносахаридов, в который на разных стадиях включаются промежуточные продукты распада липидов (жирные кислоты), белков (аминокислоты) и азотистых оснований. Использование клетками кислорода приводит к более полному окислению субстратов и образованию молекул АТФ как главной формы аккумуляции энергии.

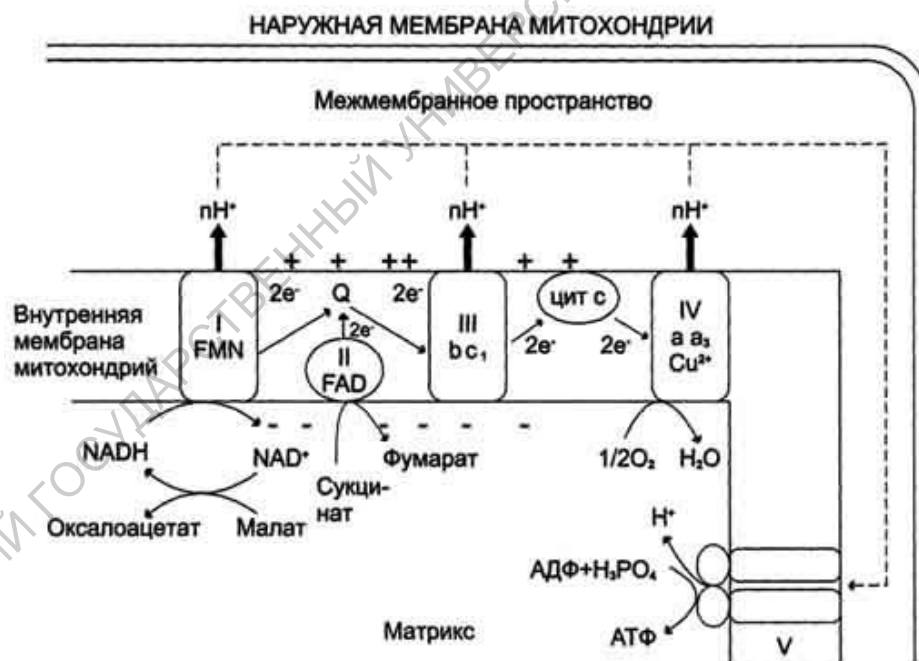
Существуют два основных способа образования АТФ: **субстратное и окислительное фосфорилирование**.

В реакциях **субстратного фосфорилирования** на молекулу АДФ для образования АТФ переносится остаток фосфорной кислоты от первичного субстрата. Например, в результате гликолитического расщепления глюкозы происходят две реакции субстратного фосфорилирования, связанные с образованием АТФ:



Однако основное количество АТФ в клетке образуется путем **окислительного фосфорилирования** на внутренней мембране крист митохондрий. Непосредственное участие в этом процессе принимают ВЭ, которые образуются в процессе тканевого дыхания (НАДН, НАДФН и флавиновые коферменты). Восстановленные формы кофакторов НАД и ФАД транспортируют водород и электроны к дыхательной цепи митохондрий, где и происходит генерация основного количества АТФ. **Дыхательная цепь (электронтранспортная цепь)** – это **цепь переноса электронов (ЦПЭ)** на O_2 , после чего он превращается в H_2O , присоединяя из окружающей среды водород в виде протонов и аккумулируя большую часть освобождающейся энергии в макроэргических фосфатных связях АТФ.

Цепь переноса электронов представляет собой последовательность промежуточных переносчиков электронов, существующих в виде 4 комплексов, у которых по мере приближения к кислороду возрастает редокс-потенциал (и уменьшается восстановительный потенциал) (рис.8). За исключением убихинона (КоQ), все компоненты ЦПЭ – белки. В составе этих белков содержатся различные небелковые компоненты: FMN, Fe в составе железосерных белков и в составе порфириновых колец гемов цитохромов, ионы Cu^{2+} . Важную роль в процессах тканевого дыхания играют цитохромы *b*, *c*₁, *c*, *a* и *a*₃.



I - NADH-дегидрогеназа; II – сукцинат-дегидрогеназа; III – QH₂-дегидрогеназа; IV – цитохромоксидаза; V – АТФ-синтетаза. Энергия протонного потенциала (электрохимического потенциала $\Delta\mu H^+$) используется для синтеза АТФ, если протоны возвращаются в матрикс через ионные каналы АТФ-синтетазы

Рис.8. Сопряжение дыхания и синтеза АТФ в митохондриях

Согласно *хемиосмотической теории* П.Митчелла, в дыхательной цепи происходит разделение протонов и электронов. Электроны движутся по цепи

переносчиков с потерей энергии. Перенос электронов по дыхательной цепи от NADH к кислороду сопровождается выкачиванием протонов из матрикса митохондрий через внутреннюю мембрану в межмембранное пространство. На эту работу затрачивается часть энергии электронов, переносимых по ЦПЭ.

Протоны, перенесённые из матрикса в межмембранное пространство, не могут вернуться обратно в матрикс, так как внутренняя мембрана непроницаема для протонов. Таким образом, создаётся протонный градиент, при котором концентрация протонов в межмембранном пространстве больше, а pH меньше, чем в матриксе. Кроме того, каждый протон несёт положительный заряд. Вследствие этого появляется разность потенциалов по обе стороны мембраны (отрицательный заряд – на внутренней стороне мембраны и положительный – на внешней). В совокупности электрический и концентрационный градиенты составляют электрохимический потенциал $\Delta\mu_{H^+}$ – источник энергии для синтеза АТФ. Так как наиболее активный транспорт протонов в межмембранное пространство, необходимый для образования $\Delta\mu_{H^+}$, происходит на участках ЦПЭ, соответствующих расположению комплексов I, III и IV, эти участки называют пунктами *сопряжения дыхания и фосфорилирования*.

Поскольку НАДН проходит все три участка сопряжения, при его окислении образуются 3 молекулы АТФ. ФАДН₂, окисляясь, проходит лишь два из них, поэтому образует лишь 2 молекулы АТФ.

В норме скорость митохондриального транспорта электронов регулируется содержанием АДФ. Использование клеткой АТФ как источника энергии приводит к накоплению АДФ, который в свою очередь активирует тканевое дыхание. Таким образом, клетка, реагируя на изменение интенсивности метаболизма, поддерживает запасы АТФ на необходимом уровне. Это свойство называется **дыхательным контролем**.

Энергия АТФ используется главным образом для активизации начальных субстратов многих метаболических процессов, например фосфорилирование глюкозы и образование глюкозо-6-фосфата за счет разрыва макроэргической связи АТФ:

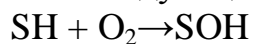


Полученное таким образом фосфорилированное производное глюкозы может далее вовлекаться в процесс гликолиза или использоваться для биосинтеза гликогена.

АТФ и его производные проявляют свойства аллостерических регуляторов ряда регуляторных ферментов, например фосфофруктокиназа, регуляторный фермент гликолиза, катализирующий фосфорилирование фруктозо-6-фосфата до фруктозо-1,6-дифосфата ингибируется молекулой АТФ и активируется АМФ.

Кроме окислительного фосфорилирования в клетках и тканях существует несопряженное дыхание, или **свободное окисление**. Оно осуществляется ферментами диоксигеназами и монооксигеназами и локализовано чаще всего в эндоплазматическом ретикулуме (микросомальное окисление). При этом также

участвует кислород и восстановленные дыхательные переносчики (чаще всего НАДФН). Акцептором электронов является цитохром P-450 (иногда цитохром b_5). Окисление субстрата протекает по следующей схеме:



В процессе свободного окисления не происходит образования АТФ. Биологическое значение этого процесса заключается в метаболизме ряда природных (аминокислоты, оксикислоты, полиизопреноиды, β -каротин) и ксенобиотических субстратов (лекарственные средства, гербициды и т.п.).

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н. Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО

Биологические мембраны: строение, свойства, функции

Мембраны – пограничные структуры, отделяющие содержимое клетки от внешней среды и окружающие некоторые внутриклеточные структуры. Главные структурные компоненты мембран – это белки и липиды. В большинстве мембран содержится 50-75% белков, остальная часть приходится в основном на долю липидов. В плазматических мембранах обнаруживается до 10% углеводов, которые составляют углеводную часть гликопротеинов и гликолипидов; в других мембранах углеводов значительно меньше (в 5-10 раз). Липидам принадлежит главная роль в образовании мембран как клеточных структур: пластинчатая, «мембранная» форма и основные физико-химические свойства мембран определяются именно липидами. В мембранах имеются **фосфолипиды** двух типов – глицерофосфолипиды и сфингофосфолипиды. Глицерофосфолипиды являются производными фосфатидной кислоты, сфингофосфолипиды являются производными церамидов (группы соединений, различающихся по остатку жирной кислоты). В мембранах различают также **гликолипиды**, они представляют собой углеводсодержащие соединения, в которых углеводная часть ковалентно связана с липидной. В мембранах содержатся главным образом углеводные производные церамида. Общее название таких гликолипидов – гликозилцерамиды (их называют также цереброзидами).

Характерной особенностью молекул фосфолипидов и гликолипидов является их амфифильность: один конец молекулы гидрофобный, другой – гидрофильный. Гидрофобный конец составляют углеводородные радикалы жирных кислот и сфингозина (сфингофосфолипид), он занимает до $\frac{3}{4}$ длины молекулы. В гликолипидах гидрофильный конец образован углеводной частью, в фосфолипидах – фосфатным остатком с присоединённым к нему холином, этаноламином или серином. Вследствие амфифильности эти липиды в водной среде образуют многомoleкулярные структуры с упорядоченным расположением молекул: гидрофобные части вытесняются из водной среды и взаимодействуют друг с другом (как бы растворяются друг в друге), а гидрофильные части контактируют с водой и гидратируются (как бы растворяются в воде). Именно эта особенность строения и физико-химических свойств определяет роль фосфолипидов и гликолипидов в построении биологических мембран: основу мембран составляет бимoleкулярный липидный слой (рис.9).

Разные типы мембран отличаются по своей толщине (обычно она составляет от 5 до 10 нм). По консистенции липидный бислой напоминает гелевое состояние. В зависимости от внешних условий (регулятором является холестерин) структура бислойа может изменяться так, что он становится более жидким (от этого зависит активность мембран).

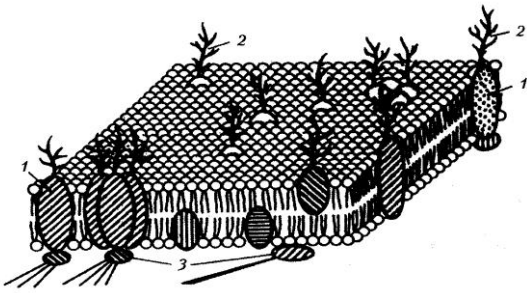


Рис.9. Строение биологических мембран: белки (1) и липиды наружной поверхности содержат углеводные компоненты (2), обычно разветвленные олигосахариды. С внутренней поверхностью мембраны контактируют белки (3), соединённые со скелетными и сократительными структурами клетки – микрофибриллами и микротрубочками

Белки мембран могут быть частично или полностью погружены в мембрану (интегральные белки) либо располагаться на её поверхности (периферические белки). Погружённая часть интегральных белков гидрофобна, содержит большое количество аминокислот с гидрофобными радикалами. Гидрофобные взаимодействия обеспечивают удерживание белков в липидном слое мембраны и их определённую ориентацию: белок с гидрофильной выступающей частью не может повернуться этой частью в гидрофобный слой. Часть мембранных белков представлена углеводсодержащими белками гликопротеинами, которые обнаруживаются преимущественно в плазматических мембранах, углеводную часть этих белков составляют ковалентно присоединённые моносахаридные остатки и олигосахаридные цепи. **В мембранах присутствуют не только интегральные белки, но и переносчики, ферменты и другие**

Одна из главных функций мембран – регуляция переноса веществ. Различают способы переноса веществ через мембраны: простая диффузия, облегченная диффузия и активный транспорт. **Простая диффузия:** небольшие нейтральные молекулы типа H_2O , CO_2 , O_2 , NH_3 , мочевины, этанол и др. могут диффундировать через мембрану без участия специальных механизмов. Если существует трансмембранный градиент концентраций вещества (концентрация по одну сторону мембраны больше, чем по другую), то скорость диффузии в сторону меньшей концентрации будет больше, чем в обратном направлении, и перенос веществ будет происходить, пока сохраняется градиент концентрации. **Облегченная диффузия:** вещества переносятся через мембрану также по градиенту концентрации, но с помощью специальных трансмембранных белков-переносчиков (транслоказ), которые имеют центр связывания, комплементарный переносимому веществу. Переносимое вещество присоединяется к транслоказе, в результате чего происходит конформация (обратимое изменение третичной или четвертичной структуры белка). В мембране открывается канал, и вещество освобождается с другой стороны мембраны. Вариант облегченной диффузии представляет перемещение ионов через ионные каналы. Ионы имеют электрический заряд, поэтому образование разности концентраций ионов по разным сторонам мембраны одновременно означает и образование разности электрического заряда, вместе это называют электрохимическим потенциалом. **Активный транспорт:** перенос веществ совершается против градиента концентрации. Это – несамопроизвольный процесс, он связан с расходом энергии. Источником энергии может быть или гидролиз АТФ (первично-активный транспорт), или одновременный перенос другого вещества, которое движется по градиенту своей концентрации

(вторично-активный транспорт), в этом случае переносчик имеет специфические центры связывания для обоих веществ. Активный транспорт некоторых минеральных ионов происходит за счёт энергии АТФ при участии транспортных АТФаз (ионных насосов). Ионные насосы – это белковые устройства, способные избирательно присоединять переносимый ион и гидролизовать АТФ; при этом энергия гидролиза АТФ трансформируется в энергию разности концентраций ионов по сторонам мембраны. Кальциевый насос: Са-АТФаза (есть в плазматической мембране клеток и в мембране эндоплазматического ретикулума) за счёт энергии АТФ переносит через мембрану ионы Са²⁺ против градиента концентрации, два иона на одну молекулу гидролизуемой АТФ; натриевый насос (локализован в плазматической мембране клеток и имеется во всех клетках): Na/K-АТФаза переносит за счёт энергии АТФ из клетки в межклеточное пространство три иона Na⁺, а в обратном направлении – два иона K⁺.

Перенос вещества из среды в клетку вместе с частью плазматической мембраны называют **эндоцитоз**. При эндоцитозе мембрана образует впячивания, которые затем трансформируются в пузырьки или вакуоли. Различают **фагоцитоз** – поглощение твёрдых частиц (например, лейкоцитами крови) – и **пиноцитоз** – поглощение жидкостей. **Экзоцитоз** – процесс, обратный эндоцитозу; из клеток выводятся непереважившиеся остатки твёрдых частиц и жидкий секрет.

Структурно-функциональная организация клеточного ядра

Ядро управляет жизнедеятельностью клетки, ее ростом, развитием и дифференцировкой. Оно окружено оболочкой (кариотеккой), состоящей из двух мембран (внешней и внутренней), между которыми располагается перинуклеарное пространство. За счет слияния внешней и внутренней мембраны в ядерной оболочке образуются многочисленные поры.

Содержимое ядра составляют ядерный сок (кариоплазма) и погруженные в него ядерный матрикс, хроматин и ядрышко. Кариолимфа представляет собой коллоидный раствор по химическому составу близкий к гиалоплазме. Ядерный матрикс состоит из примыкающего к внутренней мембране фиброзного слоя (ядерной ламины) и внутриядерной фибриллярно-гранулярной сети. Это своеобразный скелет, который определяет форму ядра и играет большую роль в пространственной организации интерфазных хромосом. Основным компонентом интерфазного ядра является **хроматин**. Он состоит из ДНК и белков. В молекуле ДНК зашифрована информация о первичной структуре всех белков клетки. Отрезок молекулы ДНК, кодирующий структуру одного определенного белка, называется *геном*. Каждая аминокислота белка кодируется сочетанием трех последовательно расположенных в цепи ДНК нуклеотидов.

Во время деления клетки хроматин максимально конденсируется, образуя довольно плотные палочковидные структуры. Они выполняют функцию

распределения и переноса генетической информации в дочерние клетки. По окончании деления хроматин вновь переходит в деконденсированное состояние, однако, часть его остается плотно спирализованной. Интенсивно окрашенные участки хроматина называются гетерохроматином. Он генетически инертен, т.е. на данных участках ДНК не идет процесс транскрипции (синтеза иРНК). Деконденсированные, слабо окрашивающиеся участки хроматина называются эухроматином. Именно на этих участках в интерфазе происходит синтез иРНК.

Ядрышко представляет собой структуру округлой формы, ярко окрашивающуюся основными красителями. Оно формируется в интерфазном ядре на SAT-хромосомах в области вторичной перетяжки. Его функция – сборка рибосомальных субъединиц из рРНК и белков.

Структурно-функциональная взаимосвязь органоидов в клетке

Все процессы, протекающие в клетке взаимосвязаны, взаимозависимы и строго фиксированы в пространстве и времени. Структурно-функциональная взаимосвязь клеточных органоидов носит сложный и многообразный характер. Мы остановимся лишь на самых ключевых моментах.

Важнейшим структурным элементом эукариотической клетки и его управляющим центром является **ядро**. Для осуществления химических реакций необходимо наличие не только субстратов, но и специфического химического катализатора – белка-фермента. Информация о структуре всех внутриклеточных белков хранится в ядре, где она зашифрована в последовательности нуклеотидных оснований ДНК. Реализуется данная информация посредством синтеза иРНК, которые представляют собой копии отдельных участков ДНК (генов). Через поры в ядерной оболочке иРНК поступают в цитоплазму на рибосомы, где осуществляется сборка полипептидных цепей. Часть рибосом прикреплена к мембранам эндоплазматической цепи (ЭПС) – своеобразного внутриклеточного химического завода. Здесь происходит синтез различных веществ (белков, жиров, углеводов) и их последующее преобразование.

Мембраны ЭПС берут свое начало от внешней мембраны ядерной оболочки. Выделяют два типа ЭПС: гранулярную и агранулярную. Четкой границы между ними нет, они плавно переходят друг в друга. Также тесно взаимосвязаны и их функции. Основной функцией гранулярной ЭПС является синтез белков, в том числе и белков-ферментов, которые в свою очередь обеспечивают синтез липидов, триглицеридов, стероидов и некоторых углеводов (например, гликогена) в гладкой ЭПС.

От ЭПС берут начало такие внутриклеточные органоиды как аппарат Гольджи, сферосомы, пероксисомы и др. В виде мелких пузырьков они отпочковываются от безрибосомальных участков мембран ЭПС. Химические реакции, протекающие в этих органоидах, также осуществляются с помощью белков-ферментов, синтезированных в ЭПС. В состав сферосом входит

фермент липаза, который обеспечивает метаболизм липидов. В пероксисомах присутствуют оксидазы и каталазы. Оксидазы осуществляют реакцию окисления органических субстратов с образованием гидроперекисей (H_2O_2), а каталазы используют гидроперекись для окисления фенолов, муравьиной кислоты, формальдегида и спирта. Кроме того, пероксисомы принимают участие в катаболизме пуринов и в расщеплении некоторых аминокислот. В большинстве пероксисом происходит распад жирных кислот до ацетил-коА.

Аппарат Гольджи выполняет целый ряд функций. Прежде всего, здесь происходит сегрегация и накопление продуктов ранее синтезированных в ЭПС, осуществляются различные химические перестройки веществ, образуются сложные вещества (гликопротеиды, липопротеиды и др.). Комплекс Гольджи обеспечивает рост и регенерацию плазмалеммы, а также дает начало лизосомам, которые отпочковываются от цистерн диктиосом. Лизосомальные ферменты принадлежат к классу кислых гидролаз. Они способны деполимеризовать практически любые органические молекулы: белки, жиры, углеводы, нуклеиновые кислоты. Лизосомы играют роль своеобразных внутриклеточных «желудков», обеспечивая клетку энергетическим и пластическим материалом. В то же время, переваривая попадающие в клетку бактерии, вирусы и другие инородные тела, лизосомы выполняют еще и защитную функцию. В процессе аутофагии лизосомы освобождают клетку от деградированных, «сломанных» структур.

Для осуществления всех своих функций клетка нуждается в постоянном потреблении энергии из внешних источников. «Силовыми станциями» клетки являются митохондрии. В них осуществляется синтез основного внутриклеточного источника энергии – молекул АТФ. «Топливом» для этих станций служат жирные кислоты и пируват (конечный продукт первичного распада углеводов), которые образуются в гиалоплазме вследствие гликолиза (анаэробного окисления). В отличие от других органоидов, митохондрии размножаются путем деления, которому предшествует удвоение их ДНК. Кроме того, они располагают собственной автономной белок-синтезирующей системой, включающей ДНК, тРНК и рибосомы. Несмотря на это, митохондрии все же не являются полностью автономной структурой. Большая часть митохондриальных белков кодируется ядерным геномом и синтезируется в цитоплазме. В связи с этим, рост, развитие и функционирование митохондрий зависит от согласованной работы двух геномов: ядерного и митохондриального.

Основные типы деления эукариотических клеток

Жизнь клетки начинается с момента ее образования в результате деления родительской клетки, а заканчивается собственным делением или естественным старением и смертью. Совокупность событий, происходящих в клетке в период подготовки к делению и во время деления, называется **клеточным** или **митотическим циклом**.

В митотическом цикле различают *интерфазу* (период между делениями) и собственно деление клетки. В интерфазе происходят разнообразные внутриклеточные процессы, одни из которых обеспечивают рост, дифференцировку и функционирование клеток (период G_0 или период покоя), другие связаны с подготовкой клетки к очередному делению (G_1 – пресинтетический, S – синтетический и G_2 – постсинтетический период).

В фазе G_1 осуществляется подготовка к процессу репликации (удвоения) ДНК: происходит синтез нуклеотидов (составных элементов дезоксирибонуклеиновых кислот) и белка-инициатора, необходимого для начала репликации ДНК. Центральным событием фазы S является процесс репликации ДНК. На стадии G_2 клетка активно накапливает энергию и синтезирует белки тубулины, необходимые для построения веретена деления.

Основными типами деления эукариотических клеток является митоз и мейоз.

Биологическое значение *митоза* заключается в образовании новых дочерних клеток, представляющих собой точные генетические копии исходной материнской клетки. Достигается это путем равномерного распределения редуцированных (удвоенных) хромосом между дочерними ядрами. В процессе митоза условно выделяют несколько стадий, постепенно и непрерывно переходящих друг в друга: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. В **профазе** происходит конденсация хромосом, исчезает ядрышко, начинает формироваться веретено деления клетки. Завершается данная стадия разрушением ядерной оболочки и смещением кариолимфы с цитоплазмой. В **метафазе** заканчивается процесс построения веретена деления. Часть микротрубочек связывается с кинетохорами хромосом. Хромосомы располагаются в зоне экватора и образуют метафазную пластинку. На стадии **анафазы** сестринские хроматиды теряют связь друг с другом и начинают двигаться к противоположным полюсам. В **телофазе** хромосомы деспирализуются, и вокруг них реконструируется ядерная оболочка. Заканчивается телофаза разделением тела материнской клетки – цитокинезом.

Мейоз – способ деления клеток, в результате которого происходит редукция (уменьшение вдвое) числа хромосом. Он состоит из двух последовательных делений. В профазе первого деления мейоза происходит сложная перестройка хромосомного аппарата, ее делят на 5 стадий: лептотену, зиготену, пахитену, диплотену и диакинез. Наиболее важный процесс профазы – *конъюгация* (или *синапсис*) гомологичных хромосом. В метафазе первого деления в экваториальной плоскости клетки выстраиваются биваленты. В анафазе гомологичные хромосомы отходят к противоположным полюсам клетки. В телофазе I образуются две дочерние клетки с гаплоидным набором хромосом ($1n$), но с удвоенным содержанием ДНК ($2c$). После первого деления мейоза наступает короткая интерфаза (*интеркинез*), в которой отсутствует синтетический период. Вслед за интеркинезом каждая из дочерних клеток претерпевает второе деление мейоза. Оно ни чем не отличается от обычного митоза и также включает в себя профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Таким образом, после двух последовательных делений из одной диплоидной

материнской клетки образуется 4 клетки с гаплоидным числом хромосом ($1n-1c$).

Существуют и другие способы деления эукариотические клетки: амитоз и эндорепродукция (эндомитоз, политения и полисоматия).

Механизмы дифференциации клеток и причины старения

Такая сложная и совершенная система как взрослое животное или растений, как правило, формируется в результате делений одной исходной клетки – оплодотворенного яйца (зиготы). Имея единый план строения, клетки разных тканей и органов одного и того же организма, тем не менее, существенно отличаются друг от друга по форме, размерам и выполняемым функциям. Процесс становления структурной и функциональной специализации клеток называется **дифференцировкой**.

Еще в 1934 г. Т.Морган высказал предположение, что дифференцированные клетки отличаются друг от друга лишь набором работающих в них генов. В настоящее время **теория дифференциальной активности генов**, получившая всеобщее признание, включает следующие положения:

- 1) у многоклеточных организмов ядра каждой клетки содержат тот же геном, что и зигота;
- 2) в разных типах клеток функционируют разные гены;
- 3) инактивация части ДНК в дифференцированных клетках является обратимой, а, следовательно, и дифференцировка клеток во многих случаях может быть обратимой.

Первое экспериментальное доказательство теории дифференциальной активности генов было получено в 60-х гг. XX в. Дж.Гёрдоном в опытах по пересадке ядер у амфибий. Из яйцеклетки африканской шпорцевой лягушки с помощью иглы микроманипулятора удаляли собственное ядро и помещали в нее ядро дифференцированной клетки эпителия кишечника головастика. Развитие 1,5% «гибридных» яйцеклеток завершилось формированием нормальных взрослых особей. Это подтверждало, что дифференцированная клетка содержит весь набор генов, необходимый для развития целого организма.

В настоящее время установлено, что на начальных этапах развития ведущую роль в определении судьбы клеток, направлении их дифференцировки играют **морфогенетические детерминанты** – особые белки или связанные с белками иРНК (*информосомы*). Они синтезируются в огромных количествах в процессе созревания ооцита и неравномерно распределяются в цитоплазме. Перемещение морфогенетических детерминантов и их пространственное расположение в клетке определяет цитоскелет. Процесс расслоения цитоплазмы ооцита в результате перемещения ее собственных частей называется **ооплазматической сегрегацией**. В результате такой сегрегации при первых делениях дробления идентичные ядра оказываются в окружении

разнородной цитоплазмы. Это определяет характер экспрессии генома, т.е. активации определенных генов.

В дальнейшем дифференцировка идет на надклеточном уровне, где огромную роль играют межклеточные взаимодействия, сила натяжения, реакции клеток на гормоны и т.д.

В дифференцированных тканях всегда сохраняется часть недифференцированных или слабо дифференцированных камбиальных **стволовых** клеток, за счет которых происходит рост органа и обновление его клеточного состава. Длительное время они могут находиться в покоящемся состоянии, и как только возникает потребность, например при ранении, часть их делится, и образующиеся дочерние клетки вступает на путь дифференцировки.

В начале 20 столетия зоолог и генетик Август Вейсман высказал гипотезу о том, что старение организмов можно свести к свойствам отдельной клетки, а причины естественной смерти лежат в ограниченной способности клеток к делению. Более полувека спустя американский микробиолог и биохимик Леонард Хейфлик подтвердил предположение А.Вейсмана, убедительно показав, что жизнь клеток, а значит, и живого существа, которое состоит из этих клеток, имеет свой предел. Он установил, что при выращивании нормальных диплоидных (соматических) клеток человека на искусственной питательной среде они могут претерпевать лишь ограниченное число делений. После этого рост клеточной культуры прекращается, и клетки гибнут. Предельное количество клеточных делений получило название «*лимит Хейфлика*».

В начале 1970-х гг. русский ученый А.М.Оловников высказал гипотезу о том, что «часовым механизмом», определяющим количество делений, является процесс укорочения теломер хромосом. При каждом удвоении длина ДНК уменьшается на 50-60 нуклеотидов. Вначале этот процесс не сказывается на жизнедеятельности клетки, так как теломеры не несут никакой генетической информации. Когда же длина теломеры становится угрожающе короткой, клетки переходят в состояние одряхления или **сенесценса**. Ядерная мембрана образует складки и выпячивания внутрь. Изменяется специфичность взаимодействия ядра с цитоплазмой, главным образом, нарушается транспорт РНК из ядра и белков из цитоплазмы. Аппарат Гольджи утрачивает характерную структуру, превращаясь в беспорядочное скопление несвязанных друг с другом вакуолей. Нарушение проницаемости мембран лизосом приводит к выходу гидролаз в цитоплазму. Вслед за сенесценсом клетка обычно погибает.

Регуляция процессов клеточной пролиферации

В целях самосохранения любой многоклеточный организм должен регулировать процесс размножения его клеток. Недостаточный или избыточный рост числа клеток неизбежно приводит к патологиям.

В настоящее время известно два класса веществ, регулирующих процесс размножения (*пролиферации*) животных клеток:

1) вещества, подавляющие процесс деления клеток – *рост-тормозящие вещества* или *кейлоны*;

2) вещества, оказывающие стимулирующее действие на скорость пролиферации – *полипептидные факторы роста*.

Кейлоны – водорастворимые белки класса гликопротеидов. Молекулы кейлонов нестабильны и достаточно быстро разрушаются. Они характеризуются тканеспецифичностью, то есть оказывают антимитотическое действие только на клетки той ткани, в которой образуются. В то же время у кейлонов отсутствует видоспецифичность. Выделенные из определенной ткани одного вида животного, они ингибируют размножение клеток той же ткани и у других видов животных.

Кейлоны образуются в дифференцированных клетках и действуют на стволовые по принципу обратной связи. Стволовые клетки делятся и дают начало новым клеткам, которые вступают на путь дифференциации и начинают синтезировать кейлоны. Попадая в стволовые клетки, кейлоны прекращают их деление. Когда количество дифференцированных клеток уменьшается (в случае их физиологической гибели или механического повреждения), концентрация кейлонов резко падает из-за нестабильности этих молекул. Запрет на деление стволовых клеток снимается, и весь процесс повторяется вновь.

Полипептидные факторы роста оказывают стимулирующее действие на деление клеток. Образуясь в одних тканях, они могут воздействовать на клетки целого ряда других тканей.

Полипептидные факторы роста стимулируют переход клетки от стадии G_0 к пресинтетической стадии (G_1) интерфазы. Процесс этот сложный и многоступенчатый. Молекулы факторов роста прикрепляются к наружной части специфического к ним рецептора. В результате образуется активный лиганд-рецепторный комплекс, который вызывает фосфорилирование и модификацию различных ферментов в клетке, в том числе и регулирующих транскрипцию. Последние связываются с определенными участками ДНК и включают гены, которые подготавливают клетку к делению. Таким образом, полученный клеткой сигнал к началу деления по цепи ферментов передается от рецептора к ядру. Сбой в данной цепи приводит к тяжелым последствиям – возникновению злокачественных и доброкачественных опухолей.

В регуляции размножения важную роль также играют межклеточные контакты. При соприкосновении с поверхностью другой клетка получает сигнал о запрете на деление.

В ответ на внешние сигналы клетки могут не только делиться, но и гибнуть. Такую реакцию называют запрограммированной смертью клетки или *апоптозом*.

При апоптозе особый внешний агент включает цепь биохимических изменений, приводящих в конечном итоге к активизации специального фермента ДНКазы, который разрезает ДНК собственной клетки на куски и делает ее недееспособной. Пример, исчезновение (резорбция) хвоста у

головастика происходит вследствие гибели его клеток, вызванной гормонами щитовидной железы, которые начинают вырабатываться во время метаморфоза.

Основные типы наследования признаков

Наследование – процесс передачи генов и, следовательно, признаков от одного поколения организмов к другому.

Основные понятия

Ген – участок молекулы ДНК, в нуклеотидной последовательности которого закодирована первичная структура полипептида (белка), либо молекулы РНК; в широком смысле – участок ДНК, определяющий возможность развития отдельного элементарного признака.

Генотип – совокупность всех генов организма.

Аллели (аллельные гены) – это альтернативные формы одного гена, занимающие одинаковые локусы гомологичных хромосом и определяющие проявление одного и того же признака.

Гомозигота (AA, aa) – организм, имеющий одинаковые аллели данного гена.

Гетерозигота (Aa) – организм, имеющий два разных аллеля данного гена

Признак – любая особенность строения, любое свойство организма; зависит от присутствия определённого гена (или генов) и от условий среды,

Фенотип – совокупность всех внешних и внутренних признаков организма; определяется генотипом и внешней средой.

Доминантный признак (контролируется доминантным геном) – преобладающий признак, подавляющий у гетерозигот (Aa) проявление рецессивного признака.

Рецессивный признак – подавляемый у гетерозигот (Aa); проявляется только при гомозиготном (aa) состоянии гена.

Гибриды, гетерозиготные по двум генам, называют *дигетерозиготными*, а в случае отличия их по трём и многим генам – *три-* и *полигетерозиготными*, соответственно.

Моногибридное скрещивание – скрещивание, при котором родительские формы отличаются по одной паре альтернативных признаков.

Дигибридное скрещивание – скрещивание, при котором родительские формы отличаются по двум парам альтернативных признаков.

Полигибридное скрещивание – скрещивание, при котором родительские формы отличаются по многим парам альтернативных признаков.

Кариотип – совокупность признаков (число, размеры, форма и т.д.) полного набора хромосом, присущий клеткам данного биологического вида.

Кроссинговер – обмен идентичными участками между гомологичными хромосомами в мейозе.

Локус – местоположение гена в хромосоме.

Выделяют следующие основные типы наследования признаков:

- 1) по количеству генов, контролирующих признак:
 - *моногенный* (признак контролируется одним геном),
 - *полигенный* (признак контролируется несколькими генами);

2) по локализации генов, контролирующих признак:

- ядерный, хромосомный (гены локализованы в хромосомах ядра):
 - аутосомный (гены располагаются в аутосомах),
 - сцепленный с полом – гены располагается в половых хромосомах:
 - X - сцепленный (ген имеется только в X- хромосоме),
 - Y - сцепленный (ген имеется только в Y - хромосоме);
- цитоплазматический (ген расположен в ДНК клеточных органелл):
 - митохондриальный (ген локализован в митохондриальной ДНК),
 - пластидный (ген локализован в пластидной ДНК, плДНК).

При **аутосомном моногенном типе наследования** признак контролируется одним геном, локализованным в аутосоме. Если скрещиваемые особи отличаются друг от друга только по одному признаку (*моногибридное скрещивание*), наследование признаков будет подчиняться первому и второму закону Г.Менделя. Первое поколение (F_1) от скрещивания двух гомозигот ($AA \times aa$) единообразно как по фенотипу, так и по генотипу (Aa) (I закон Менделя). Во втором поколении (F_2) наблюдается расщепление по фенотипу 3:1 и по генотипу 1:2:1 (II закон Менделя).

При *дигибридном и полигибридном скрещиваниях* гены могут наследоваться независимо или сцеплено. Это зависит от того, расположены они в одной хромосоме или в разных. При локализации генов в разных (негомолотичных) хромосомах, они и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях (III закон Менделя). Для каждой пары признаков сохраняется единообразие в F_1 и расщепление в F_2 по фенотипу 3:1 и по генотипу 1:2:1 (как при моногибридном скрещивании). При одновременном наследовании нескольких таких признаков (при сочетании их у потомства) имеет место расщепление по фенотипу $(3:1)^n$ и по генотипу $(1:2:1)^n$, где n – количество пар признаков. Например, при дигибридном скрещивании расщепление в F_2 по фенотипу составит: $(3:1)(3:1) = (3:1)^2 = 9:3:3:1$ и по генотипу 1:2:1:2:4:2:1:2:1. При анализирующем скрещивании (F_a) расщепление составит 1:1:1:1 (по фенотипу и генотипу).

Если гены располагаются в одной хромосоме, то их наследование будет сцепленным (совместным) – *сцепленный тип наследования*. В этом случае расщепление в потомстве не согласуется с законами Менделя (нет обычного для F_a расщепления 1:1:1:1). В потомстве в большем количестве встречаются особи с комбинациями признаков исходных родителей (нерекомбинанты), реже – с новыми сочетаниями (рекомбинанты). Преобладание родительских комбинаций является результатом сцепления генов, т. е. их локализации в одной хромосоме, появление же новых комбинаций признаков является следствием кроссинговера. Таким образом, в потомстве будут присутствовать четыре фенотипических класса: два одинаковых по численности класса рекомбинантов и два одинаковых по численности класса рекомбинантов.

Суммарная доля рекомбинантов является выражением вероятности (частоты) кроссинговера и расстояния между генами (1% кроссинговера соответствует единице межгенного расстояния, т. е. одной сантиморганиде,

сМ). При величине кроссинговера, близкой к 50% (межгенное расстояние большое), имеет место неполное сцепление генов, и они наследуются, практически независимо.

При моногенном наследовании выделяют также особый, промежуточный тип наследования (*неполное доминирование*), когда у гетерозигот (Aa) признак по своему проявлению занимает промежуточное положение между признаками обоих гомозиготных (AA и aa) родителей. Например, у ночной красавицы красная окраска лепестков неполно доминирует над белой окраской, в результате у гетерозигот (Aa) наблюдается розовая окраска цветков.

При **аутосомном полигенном типе наследования** признак контролируется не одним геном, а совместным действием нескольких неаллельных генов, расположенных в аутосомах. Если проявление какого-либо признака контролируется двумя парами независимо наследуемых генов, то они, сочетаясь в одном генотипе и взаимодействуя друг с другом, обеспечивают F_2 расщепление, являющееся видоизменением формулы 9:3:3:1. Различают следующие основные типы взаимодействия неаллельных генов: комплементарность, эпистаз и полимерию.

1. *Комплементарное взаимодействие* (комплементарность) – два неаллельных доминантных гена, при совместном действии обеспечивают новое проявление признака (в F_2 расщепление: 9:3:3:1; 9:6:1; 9:3:4; 9:7).
2. *Эпистатическое взаимодействие*, эпистаз – явление подавления действия одного гена другим, неаллельным ему геном. Различают: доминантный эпистаз, когда в качестве супрессора (подавителя, эпистатического гена, ингибитора) выступает доминантный ген (расщепление в F_2 12:3:1; 13:3); и рецессивный эпистаз, если эпистатическим является рецессивный ген (расщепление в F_2 9:3:4).
3. *Полимерия*, полимерное действие генов – несколько неаллельных генов однонаправленно влияют на проявление одного и того же признака. Полимерные гены обозначаются одинаковыми буквами, и аллели одного локуса имеют одинаковый нижний индекс (например, дигетерозигота – $A_1a_1A_2a_2$). В случае *кумулятивной*, или *аддитивной полимерии* интенсивность проявления признака зависит от количества доминантных аллелей в генотипе (действие их суммируется) и в F_2 расщепление по фенотипу составляет 1:4:6:4:1. При *некумулятивной полимерии* признак проявляется при наличии хотя бы одного из доминантных аллелей полимерных генов, поэтому расщепление в F_2 по фенотипу – 15:1.

Сцепленное с полом наследование имеет место, если признак контролируется геном, локализованным только в одной из половых хромосом (только в X-хромосоме или только в Y-хромосоме). Расщепление в потомстве не согласуется с законами Г.Менделя. Результаты рецiproкных скрещиваний не совпадают. При *X-сцепленном наследовании* (ген имеется только в X-хромосоме) признаки наследуются «крест-накрест» (крисс-кросс, *criss-cross inheritance*) – от матери к сыну и от отца к дочери. Для *Y-сцепленного (голандрического) наследования* (ген имеется только в Y-хромосоме) характерна прямая передача признака от отца к сыну.

При **цитоплазматическом (нехромосомном, неядерном) типе наследования** признак, контролируется геном, локализованным в ДНК пластид или митохондрий.

При *пластидном типе* – признаки, контролируются пластидными генами. Их наследование чаще происходит по материнской линии (материнское наследование), т. к. эти пластиды обычно попадают в зиготу с цитоплазмой яйцеклетки. В редких случаях (например, у герани) эти органоиды передаются и яйцеклеткой, и спермием. В этом случае признак будет наследоваться как по материнской, так и по отцовской линии.

Митохондриальный тип наследования аналогичен пластидному, материнскому типу, так как все митохондрии организма, независимо от его пола имеют материнское происхождение (мужские половые клетки, содержат небольшое количество митохондрий, которые обеспечивают их подвижность, но потомству не передаются).

Основные типы мутаций, причины их возникновения и генетические последствия

Мутации – это наследственные изменения признаков, в основе которых лежит изменение структуры ДНК или хромосом. Подавляющее большинство мутаций являются рецессивными. Это позволяет им длительное время сохраняться в популяции в гетерозиготном состоянии и проявляться в результате комбинативной изменчивости. По характеру изменяемого признака выделяют следующие типы мутаций: 1) морфологические – изменяющие морфологические признаки; 2) физиологические – затрагивающие физиологические процессы; 3) биохимические – нарушающие нормальный ход биохимических реакций; 4) поведенческие – изменяющие типичное поведение; 5) летальные – приводящие к гибели организма на ранних стадиях развития. Мутации могут возникать как в половых клетках (генеративные мутации), так и в соматических (соматические мутации).

По степени изменения генетического материала мутации делят на: 1) генные (точечные); 2) хромосомные; 3) геномные.

Генные мутации изменяют структуру отдельных генов. В их основе лежит замена одного нуклеотида на другой, вставка или выпадение нуклеотида. Замены нуклеотидов могут приводить к миссенс-мутациям, нонсенс-мутациям, нейтральным и молчащим мутациям. *Миссенс-мутацией* называют изменение структуры гена, при котором замена одного нуклеотида на другой приводит к изменению смысла генетического кода (новый триплет кодирует другую аминокислоту). Появление в белке новой аминокислоты может кардинально изменить его свойства. Так, например, миссенс-мутация служит причиной наследственного заболевания серповидно-клеточной анемии. Замена в гене гемоглобина аденина на тимин приводит к замене в белке отрицательно заряженной аминокислоты глутамина на нейтральную валин. В результате гемоглобин переходит в, так называемую, S-форму. Эритроциты приобретают

серповидную форму, теряют пластичность и закупоривают мелкие капилляры, нарушая кровоток. Все это приводит к синдромам хронической острой боли и некрозу тканей.

Не все замены имеют такие трагические последствия. Если измененный триплет будет кодировать новую аминокислоту, но сходную с прежней по химическим свойствам, функции белка могут не измениться. Такие мутации называют *нейтральными*.

В то же время, замены нуклеотидов не всегда приводят к изменению смысла кода, так как одной аминокислоте, как правило, соответствует несколько разных триплетов (вырожденность генетического кода). Мутации, при которых замена нуклеотида не приводит к изменению аминокислотного состава белка, называют *молчащими*.

При *нонсенс-мутациях* замена нуклеотида превращает смысловой кодон (кодирующий аминокислоту) в бессмысленный стоп-кодон, на котором останавливается процесс трансляции. При образовании такого кодона внутри структурного гена вместо нормального белка синтезируется только его часть.

Вставка или выпадение нуклеотида сдвигает рамку считывания и, как следствие, изменяет аминокислотный состав белка. Такие мутации, как правило, приводят к полной потере признака дикого типа (т.е. нормы) или к появлению нового признака.

Хромосомными называют мутации, изменяющие структуру хромосом. Выделяют 4 типа хромосомных aberrаций: 1) *делеция* – потеря участка хромосомы; 2) *дупликация* – копирование участка хромосомы; 3) *инверсия* – переворот участка хромосомы на 180°; 4) *транслокация* – перенос участка из одной хромосомы на другую негомологичную ей. Делеции нарушают нормальное развитие организма и нередко приводят к его гибели. Дупликации фенотипически проявляются, как правило, в том случае, если затрагивают количественные гены. При инверсиях и транслокациях не происходит потери генетического материала, поэтому они не влияют на фенотип носителя. Однако такие организмы характеризуются пониженной фертильностью и высокой вероятностью рождения аномального потомства. Дело в том, что инверсии и транслокации могут нарушить процесс расхождения хромосом в мейозе, вследствие чего образуются гаметы с несбалансированным числом хромосом. Их дегенерация снижает фертильность, а участие в оплодотворении приводит к рождению потомства с хромосомными aberrациями.

Геномными называют мутации изменяющие количество хромосом. К геномным мутациям относят: 1) *анеуплоидию* – изменение числа отдельных хромосом; 2) *полиплоидию* – увеличение гаплоидных наборов хромосом; 3) *гаплоидию* – образование организмов с гаплоидным (гаметическим) числом хромосом. При анеуплоидии изменение числа хромосом может происходить как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения количества отдельных хромосом в наборе. Отсутствие пары гомологичных хромосом (нулисомия) летально для организма. Недостаток одной из хромосом (моносомия), так же как и присутствие дополнительных хромосом (полисомия) у животных также в

большинстве случаев летальны, или сопровождаются значительными аномалиями развития. Растения более устойчивы к анеуплоидии.

При полиплоидии могут дублироваться гаплоидные наборы одного и того же вида (автополиплоидия), а может происходить увеличение количества гаплоидных наборов, принадлежащих разным видам (аллополиплоидия). Полиплоидия практически отсутствует у животных, но часто встречается у растений. Полагают, что полиплоидия сыграла огромную роль в эволюции покрытосеменных растений: многие ныне существующие виды произошли в результате автополиплоидии или аллополиплоидии.

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н. Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО

Особенности прокариотического типа организации клетки. Основные структурные компоненты бактериальной клетки и их функции

Прокариотическая клетка отличается от эукариотической отсутствием ядерной оболочки, ряда мембранных органелл (митохондрий, аппарата Гольджи, эндоплазматического ретикулума, лизосом), особым строением клеточной стенки, рибосом и жгутиков.

Основными органеллами прокариотической клетки являются цитоплазматическая мембрана, клеточная стенка, нуклеоид, рибосомы. К числу дополнительных органелл относятся плазмиды, мезосомы, разнообразные включения, капсула, жгутики, пили. Дополнительные органеллы имеются не у всех прокариотических клеток.

Цитоплазматическая мембрана состоит из двойного слоя фосфолипидов, пронизанных белковыми молекулами. Она способна образовывать инвагинации в виде сложно закрученных мембранных структур, называемые мезосомами. Цитоплазматическая мембрана бактерий выполняет целый ряд важнейших функций: является барьером между цитоплазмой и окружающей средой, участвует в транспорте веществ, энергодающих процессах (дыхании, трансформации энергии света), в репликации ДНК (растягивание дочерних молекул ДНК к полюсам клетки), в синтезе компонентов клеточной стенки, в спорообразовании, в закреплении жгутиков. Мезосомы также являются полифункциональными органеллами: они участвуют в энергодающих процессах, в построении поперечной перегородки при делении бактерий и др.

Клеточная стенка. Основным компонентом клеточной стенки бактерий является пептидогликан (муреин), составляющий 40-90% массы клеточной стенки. Пептидогликан является структурным полимером, состоящим из чередующихся субъединиц N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмурамовой кислоты, соединенных гликозидными связями.

Количественное содержание пептидогликана влияет на способность бактерий окрашиваться по Граму. Бактерии, имеющие 20-40 слоёв пептидогликана, стойко окрашиваются генцианвиолетом в сине-фиолетовый цвет и носят название грамположительных бактерий. Грамотрицательные бактерии с тонким слоем пептидогликана (1-2 слоя) в клеточной стенке после действия спирта утрачивают генцианвиолет и дополнительно окрашиваются фуксином в розовый цвет. Клеточные стенки у грамположительных и грамотрицательных прокариот резко различаются как по химическому составу, так и по ультраструктуре

У грамположительных бактерий с пептидогликаном клеточной стенки ковалентно связаны тейхоевые кислоты, необходимые для стабилизации многочисленных муреиновых слоёв. На поверхности расположен слой белковых молекул.

В состав клеточной стенки грамотрицательных бактерий входит наружная мембрана, состоящая из липопротеинового слоя (связывает наружную мембрану с тонким слоем пептидогликана), двух липидных слоёв (фосфолипидный и липид А), консервативного олигосахаридного ядра и высоковариабельных полисахаридных О-цепей (О-антиген). Белки матрикса наружной мембраны пронизывают ее таким образом, что молекулы белка, называемые поринами, окаймляют гидрофильные поры, через которые проходят вода и мелкие гидрофильные молекулы. Между наружной и цитоплазматической мембранами находится периплазматическое пространство, или периплазма, содержащая ферменты (протеазы, липазы, фосфатазы, нуклеазы, бета-лактомазы) и компоненты транспортных систем. Клеточная стенка у бактерий выполняет, в основном, формообразующую и защитную функции, обеспечивает ригидность, формирует капсулу, определяет способность клеток к адсорбции фагов

Генетический аппарат прокариотической клетки представлен нуклеоидом и плазмидами. Нуклеоид расположен в центральной зоне бактерий в виде двунитевой ДНК, замкнутой в кольцо. В нуклеоиде бактерий содержится основная наследственная информация, которая реализуется в синтезе специфических белковых молекул. Кроме нуклеоида в бактериальной клетке имеются внехромосомные факторы наследственности – плазмиды, представляющие собой ковалентно замкнутые кольца ДНК. Плазмиды несут информацию, которая не является жизненно важной для клетки, но которая помогает им выжить в необычных условиях. Например, R-плазмиды обеспечивают устойчивость к антибиотикам. Ti-плазмиды позволяют проникать в растительные ткани, D-плазмиды дают возможность использовать своеобразные субстраты (нефть, ксенобиотики и др.).

Рибосомы бактерий имеют коэффициент седиментации 70S, участвуют в синтезе белка. Рибосомные РНК (рРНК) – наиболее консервативные элементы бактерий. Изучение 16S рРНК позволяет оценить степень родства организмов и является основой геносистематики.

Включения. В цитоплазме имеются различные включения в виде гранул поли-β-оксимасляной кислоты, полифосфатов (волютина), гликогена, полисахаридов. Они являются запасными веществами для питания и энергетических потребностей бактерий.

Капсула – слизистая структура, прочно связанная с клеточной стенкой бактерий и имеющая четко очерченные внешние границы. Капсула состоит из полисахаридов или полипептидов. В организме человека и животных капсула защищает патогенные бактерии от бактериофагов, фагоцитоза и гуморальных факторов иммунитета, определяет антигенную специфичность (K-антиген). В почве капсула защищает клетку от пересыхания, механических повреждений, у микроаэрофилов ограничивает поступление кислорода и др.

Пили (фимбрии, ворсинки) – нитевидные образования, отходящие от поверхности клетки и состоящие из белка пилина. Различают пили, ответственные за адгезию, питание, водносолевой обмен, и половые пили (F-пили), участвующие в конъюгации. Пилей первого типа у клетки может быть

несколько сотен, пилей второго типа – 1-3 на клетку. Половые пили образуют только клетки, имеющие F-плазмиду.

Жгутики представляют собой тонкие нити, состоящие из белка флагеллина (H-антиген) и берущие начало от цитоплазматической мембраны. Состоят из 3 частей: спиралевидной нити, крюка и базального тельца, содержащего стержень со специальными дисками (1 пара дисков – у грамположительных и 2 пары дисков – у грамотрицательных бактерий). Дисками жгутики прикреплены к цитоплазматической мембране и клеточной стенке. Движение жгутика обеспечивает диск, находящийся в цитоплазматической мембране. Число жгутиков у бактерий различных видов варьирует от одного (монотрихи) до десятка и сотен жгутиков, отходящих по периметру бактерии (перитрихи). Лофотрихи имеют пучок жгутиков на одном из концов клетки. Амфитрихи имеют по одному жгутику или пучку жгутиков на противоположных концах клетки.

Споры представляют собой покоящиеся формы бактерий. Они образуются при неблагоприятных условиях существования бактерий (высушивании, дефиците питательных веществ, накоплении продуктов метаболизма и др.). Внутри бактериальной клетки образуется одна эндоспора. Форма спор может быть овальной, шаровидной; расположение в клетке – терминальное, т. е. на конце клетки, субтерминальное – ближе к концу и центральное. Спора имеет многослойную оболочку, защищающую её от неблагоприятных воздействий окружающей среды. Цитоплазма споры, в отличие от цитоплазмы вегетативной клетки, содержит меньше воды, но больше запасных веществ и кальциевых солей дипиколиновой кислоты. Образование спор способствует сохранению вида и не является способом размножения.

Типы метаболизма бактериальных клеток.

Классификация бактерий по способам получения энергии, донорам электронов, источникам углерода

Метаболизм бактерий представляет собой совокупность двух взаимосвязанных противоположных процессов: катаболизма и анаболизма. Катаболизм (диссимиляция) – распад веществ в процессе ферментативных реакций и накопление выделяемой при этом энергии в молекулах АТФ. Анаболизм (ассимиляция) – синтез веществ с затратой энергии. Особенности метаболизма бактерий являются его высокая интенсивность, преобладание процессов диссимиляции над процессами ассимиляции, широкий спектр потребляемых бактериями веществ.

По источникам углерода, необходимого для построения биополимеров, бактерии делятся на автотрофов и гетеротрофов. *Автотрофы* – это микроорганизмы, которые используют как единственный источник углерода углекислый газ и не нуждаются в сложных органических соединениях. К автотрофам относятся цианобактерии, зелёные и пурпурные бактерии

(фиксируют CO_2 за счёт энергии света), водородные, нитрифицирующие, железобактерии (фиксируют CO_2 за счёт энергии химических связей). *Гетеротрофы* — микроорганизмы, которые используют в качестве источника углерода разнообразные органические углеродосодержащие соединения (углеводы, углеводороды, аминокислоты, органические кислоты) как биологического, так и небιологического происхождения. Среди гетеротрофных бактерий выделяют сапрофитов (используют органические остатки отмерших организмов) и паразитов (используют органические вещества живых организмов). К гетеротрофам относится большая часть обитающих на нашей планете микроорганизмов.

В зависимости от источника энергии микроорганизмы делятся на фототрофов и хемотрофов. *Фототрофы* способны использовать солнечную энергию (фотофосфорилирование). У прокариот известно три типа фотосинтеза: два аноксигенных (циклический и нециклический) и оксигенный, сопровождающийся выделением кислорода. К фототрофам относятся цианобактерии, зелёные и пурпурные бактерии. Хемотрофы используют энергию химических связей. *Хемотрофы* способны извлекать энергию из химических соединений путём брожения (субстратное фосфорилирование) или дыхания (окислительное фосфорилирование). Наиболее совершенным способом извлечения химической энергии является аэробное дыхание, лишь на 10% ниже эффективность анаэробного нитратного дыхания, значительно ниже энергетический выход при других типах анаэробных дыханий (сульфатном, серном, карбонатном и др.). Наименее эффективным способом получения энергии у хемотрофов является брожение (молочнокислое, спиртовое, маслянокислое, пропионовокислое), т. к. при сбраживании из химических соединений извлекается лишь незначительная часть той химической энергии, которая в них содержится. К хемотрофам относятся *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Clostridium* и др.

В зависимости от природы доноров электронов бактерии делятся на органотрофов и литотрофов. Органотрофы используют в качестве доноров электронов органические соединения (белки, углеводы, органические кислоты и др.), литотрофы – неорганические (H_2S , S^0 , SO_3^{2-} (тионовые бактерии), Fe^{2+} (железобактерии), NH_4^+ , NO_2^- (нитрифицирующие бактерии), H_2 (водородные бактерии), CO (карбоксидобактерии)). К органотрофам относится большая часть микроорганизмов обитателей окружающей среды, симбионты и паразиты человека и животных. Большая часть литотрофных бактерий способна к автотрофному росту, что позволяет им заселять среды с низкой концентрацией органического вещества: глубоководные местообитания (тионовые бактерии), горные реки и рудничные воды (железобактерии). Кроме этого, они широко распространены в обычных почвах и водоёмах (нитрифицирующие, водородные бактерии).

Классификация бактерий по используемым источникам энергии, донорам электронов, источникам углерода

Источник энергии	Донор электронов	Источник углерода	
		Органические вещества	Углекислый газ
Свет	Органические вещества	Фотоорганогетеротрофы (пурпурные несерные бактерии)	Фотоорганавтотрофы (некоторые пурпурные бактерии)
	Неорганические вещества	Фотолитотрофы (некоторые зеленые бактерии, гелиобактерии)	Фотолитоавтотрофы (цианобактерии)
Энергия химических связей	Органические вещества	Хемоорганогетеротрофы (<i>Bacillus</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Staphylococcus</i> и др.)	Хемоорганавтотрофы (некоторые метаногены)
	Неорганические вещества	Хемолитогетеротрофы (некоторые сульфатредукторы)	Хемолитоавтотрофы (сероокисляющие, водородные, нитрифицирующие, железобактерии)

Роль микроорганизмов в превращении веществ в природе. Участие в круговороте углерода, азота, фосфора, серы

Биогеохимическая система планеты сформировалась благодаря прокариотическим организмам и в настоящее время контролируется кооперативной бактериальной системой. Последующие формы жизни эволюционно вписывались в уже существующую систему и лишь затем трансформировали её.

Цикл углерода обусловлен двумя основными биогенными процессами: первичной продукцией органического вещества из CO_2 и деструкцией органического углерода до CO_2 .

В первом процессе в современных условиях большую роль играют растения. Среди бактерий в фиксации CO_2 наиболее активное участие принимают фотоавтотрофные микроорганизмы (цианобактерии, зелёные и пурпурные бактерии). Менее существенен вклад в этот процесс хемоавтотрофных микроорганизмов (тионовых, водородных, железобактерий и др.). Деструкция органического вещества не менее важный процесс, чем его образование. При отсутствии процессов минерализации запас CO_2 в атмосфере был бы исчерпан автотрофами в течение нескольких десятков лет. В деструкции органического вещества ключевую роль играют почвенные и водные бактерии и грибы. В результате фотосинтетической фиксации CO_2 зелеными растениями образуются в первую очередь сахара и другие родственные им соединения (целлюлоза, гемицеллюлозы, крахмал, пектины и др.). Эти соединения наиболее активно минерализуются микроорганизмами, а их мономеры служат предпочитаемыми пищевыми субстратами для большинства гетеротрофных бактерий и грибов.

Цикл азота включает этапы азотфиксации, аммонификации, нитрификации, денитрификации. Все этапы цикла целиком определяются деятельностью микроорганизмов. Пополнение резервуара доступного азота происходит исключительно за счёт азотфиксации, его уменьшение – за счёт денитрификации. Азотфиксация может быть химическая и биологическая. В атмосфере действует механизм окисления азота под влиянием электрических разрядов при грозах. Биологическую фиксацию свободного азота осуществляют микроорганизмы-азотфиксаторы, восстанавливая его до аммиака. Связывающие азот бактерии могут быть свободноживущими (*Azotobacter*), ассоциативными (*Azospirillum*) или симбиотическими (*Rhizobium*). Большое количество аммиака образуется и при аммонификации белковых соединений (*Pseudomonas*, *Proteus*). В хорошо аэрируемых почвах аммиак подвергается нитрификации. Нитрифицирующие бактерии используют его в качестве донора электронов, окисляя до нитритов (*Nitrosomonas*) и далее до нитратов (*Nitrobacter*). Нитраты могут использоваться микроорганизмами в качестве источника азота (ассимиляционная нитратредукция) или в качестве акцептора электрона (диссимиляционная нитратредукция или нитратное дыхание). Последний процесс получил название денитрификации. В результате ассимиляционной нитратредукции нитраты восстанавливаются до аммиака, диссимиляционной нитратредукции – до N_2 . Денитрификация является единственным процессом, возвращающим молекулярный азот в атмосферу.

Основной формой **фосфора** в природе являются фосфаты, которые и удовлетворяют потребности микроорганизмов в этом элементе. Первичным источником пополнения доступного фосфора служит его выщелачивание из пород, откуда он и включается в состав биомассы. В живых организмах фосфор присутствует преимущественно в форме эфиров фосфорной кислоты. После отмирания клеток эти эфиры быстро разлагаются, что ведет к освобождению ионов фосфорной кислоты. В почвах они частично переходят в неусвояемые соединения, прежде всего, фосфаты кальция. Содержащие фосфаты осадки переходят в осадочные породы, из которых фосфор может быть мобилизован микроорганизмами, либо поступает в геологический рецикл. В результате фосфор в большей степени, чем азот, служит лимитирующим биогеном, ограничивая развитие не только прокариот, но и эукариот.

Сера – необходимый компонент живой клетки. Сера входит в состав некоторых аминокислот (цистина, цистеина, метионина), витаминов, гликозидов, коферментов. Сера в изобилии присутствует в земной коре, в углях, сланцах, нефти, природных газах. Сера относится к элементам с переменной валентностью, это обеспечивает её подвижность. В природе сера претерпевает разнообразные химические и биологические превращения, переходя из неорганических соединений в органические и обратно, меняя валентность в пределах от -2 до $+6^{\circ}C$. Цикл превращения серы включает окислительные и восстановительные ветви, а также превращения серы без изменения её валентности.

Восстановительная ветвь включает процессы ассимиляционной и диссимиляционной сульфатредукции, диссимиляционной сероредукции и

аммонификации белков. Ассимиляционная сульфатредукция – включение сульфатов в состав серосодержащих органических веществ. Сульфат при ассимиляции восстанавливается, т. к. в живых организмах сера встречается почти исключительно в восстановленной форме в виде сульфгидрильных (-SH) или дисульфидных (-S-S-) групп. При диссимиляционной сульфатредукции сульфат служит конечным акцептором электронов (сульфатное дыхание), при этом он восстанавливается до H_2S . При диссимиляционной сероредукции сера служит конечным акцептором электронов (серное дыхание), при этом она также восстанавливается до H_2S . Оба процесса способны осуществлять представители родов *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum*. При аммонификации серосодержащие белки разлагаются микроорганизмами с образованием H_2S и тиоспиртов, которые в аэробных условиях также окисляются с выделением H_2S .

Большинство реакций окисления серных соединений может протекать без участия микроорганизмов, однако микробное окисление более эффективно. Среди микроорганизмов, способных к окислению серных соединений, выделяются три основные физиологические группы: анаэробные фототрофные бактерии, литотрофные тионовые бактерии, различные гетеротрофные микроорганизмы. Анаэробные фототрофные бактерии осуществляют анаэробный аноксигенный фотосинтез. Восстановленные серные соединения используют в качестве внешних доноров электронов. Продуктом окисления чаще всего является элементная сера, которая накапливается внутриклеточно. Тионовые бактерии используют восстановленные соединения серы в качестве доноров электронов в энергетическом метаболизме. Окисление восстановленных соединений серы ведёт к образованию сульфатов. Однако не всегда этот процесс происходит до конца, и в среде могут обнаруживаться не полностью окисленные продукты. Среди гетеротрофных бактерий имеются виды, осуществляющие неполное окисление тиосульфата до тетратионата. Полное окисление серных соединений до сульфата характерно для некоторых почвенных грибов.

Взаимоотношения бактерий с другими группами живых организмов

Микроорганизмы и простейшие. Значительное число симбиозов протистов с прокариотами увеличивает приспособительные возможности обоих членов, т.е. является мутуалистическими. Эписимбионты в течение большей части своего жизненного цикла находятся на поверхности клетки простейшего. Эпибионты характерны для жгутиконосцев и некоторых инфузорий. При эндосимбиозе бактерии находятся внутри клеток протист либо свободно в цитоплазме, либо в специальных симбионтофорных вакуолях. Бактериальные эндосимбионты обнаружены у более 100 видов амёб, а также у гемофлагеллят. Симбионты снабжают протистов витаминами, ростовыми факторами, аминокислотами, анаэробные эндосимбионты позволяют своим хозяевам

переходить к вторичной анаэробности и заселять анаэробные местообитания, некоторые эпифиты (спирохеты) участвуют в движении клетки протиста.

Микроорганизмы и растения. Семена растений, попадающие в почву, уже заселены микроорганизмами. На поверхности и в тканях семени обнаруживаются бактериальные клетки, их эндоспоры или цисты, конидиоспоры или обрывки гиф актиномицетов, обрывки мицелия грибов или их конидиоспоры, цисты простейших, яйца нематод, вирусы. Численность микроорганизмов зависит от размера семени, его формы, видовой принадлежности растения, наличия или отсутствия специфических покровов, местообитания растений, биологии самих микроорганизмов. При прорастании семени происходит резкий выброс большого количества органических веществ, что приводит к резкому увеличению микробной обсеменённости семени.

Ризосфера и ризоплана растений всегда обильно заселена микроорганизмами, которых привлекают корневые ризодепозиты растения (продукты фотосинтеза и метаболизма растения, выделяемые через корневые волоски, высокополимерные слизи полисахаридной и белковой природы, отмирающие и слущивающиеся поверхностные клетки и ткани). Феномен более высокой плотности микроорганизмов вокруг корня за счёт потребления ризодепозитов называется ризосферным эффектом. Ризосферный эффект более ярко выражен в песчаных почвах и менее – в гумусных. В пустынных районах ризосфера является единственной зоной, где активно развивается микрофлора. Ризосферные бактерии выделяют ряд биологически активных веществ (ауксины, лектины и др.), которые позволяют им вступать в мутуалистические взаимоотношения с растением.

Микроорганизмы, колонизирующие надземные части растения называют эпифитными. Имеются различия в микробных сообществах верхней и нижней стороны листа (определяются светом и температурой). Наибольшее количество микроорганизмов сосредоточено вокруг устьиц, т. к. здесь выделяются летучие органические вещества (эфирные масла, высшие спирты), сахара, органические кислоты. Устьица часто служат входными воротами для фитопатогенных бактерий и грибов.

С растениями ассоциированы бактерии родов *Agrobacterium*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Curtobacterium*, *Erwinia*, *Pseudomonas*, *Rhizobacter*, *Xantomonas* и др., грибы родов *Aspergillus*, *Cephalosporidium*, *Fusarium*, *Penicillium* и др. Численность собственной микрофлоры растение контролирует с помощью фитонцидов (гликозидов, терпеноидов и др.).

Растения для микроорганизмов являются источниками питания, средой обитания, участвуют в их распространении (с ростом корней, стеблей, через травоядных животных).

Микроорганизмы в жизни растений выполняют функцию средообразования и общего питания. Микроорганизмы минерализуют органические вещества, делая входящие в их состав химические элементы доступными для растений, обеспечивают экосистемы азотом (азотфиксаторы), продуцируют стимуляторы роста растений, смягчают неблагоприятные воздействия среды (некоторые штаммы рода *Pseudomonas* защищают растения

от морозобоин), удаляют токсичные вещества из корневой зоны, обеспечивают колонизационную резистентность растений. Микроорганизмы могут оказывать и негативное воздействие на растения: создавать анаэробные условия в переувлажнённых почвах, продуцировать большое количество сероводорода, который ядовит для всего живого. Наиболее существенный вред растениям наносят фитопатогенные микроорганизмы. Большое число фитопатогенных бактерий относится к родам *Agrobacterium*, *Erwinia*, *Xanthomonas*, *Pseudomonas*. Патогены проникают в растительный организм через естественные отверстия (устьица, места образования боковых корней, чечевички), путём ферментативного активного разрушения покровных оболочек, тканей и клеточных стенок растений, через механические повреждения. В результате размножения патогена разрушаются растительные ткани (появляются гнили, некрозы), изменяется гормональный баланс растения (образуются опухоли, галлы), нарушаются транспортные пути питательных веществ и воды (увядание растения) и т. д.

Микроорганизмы и животные. Среди микроорганизмов, ассоциированных с животными, присутствуют как симбиотические, так и паразитические (патогенные) виды.

Симбиотических бактерий имеют многие виды погонофор, губок, червей, моллюсков, обитающие в глубоководных биотопах с низким содержанием органического вещества. Жизнь многоклеточных животных в таких условиях возможна только благодаря симбиозу с бактериями-хемосинтетиками (тионовыми бактериями) и метанотрофами. Симбионты используют в качестве источника энергии реакции окисления серы, метана, других восстановленных соединений, а в качестве источника углерода – CO_2 или метан.

Светящиеся бактерии родов *Photobacterium*, *Vibrio* населяют специальные полые органы глубоководных животных – бактериофотофоры. Свечение (биолюминисценция) происходит благодаря ферменту люциферазе, который синтезируют симбионты.

Эндобионты губок поддерживают фильтрационную активность животных благодаря очищению бактериальными гидролазами каналов внутри тела губок, а также снабжают своих хозяев комплексом витаминов и других активных веществ.

Облигатные симбионты широко распространены у насекомых, питающихся древесиной (термитов, тараканов, личинок некоторых жуков, двукрылых), растительными соками (тлей, растительноядных клопов) или кровью (комаров), и отсутствуют у хищных форм. Потомству симбионты обычно передаются через яйца. Симбиотические микроорганизмы в теле насекомых располагаются обычно в специальных клетках – мицетоцитах, а их распространение и размножение всегда происходит под строгим контролем со стороны насекомого-хозяина. Симбиотические микроорганизмы помогают своим хозяевам расщеплять сложные биополимеры (например, целлюлозу), снабжают их необходимыми аминокислотами, витаминами, определяют некоторые фенотипические признаки. Наиболее изученными являются

симбионты тлей бактерии рода *Buchnera* и симбионты широкого круга насекомых рода *Wolbachia*.

Организмы позвоночных животных также заселены разнообразными микроорганизмами. Специфическая микрофлора имеется на кожных покровах, в верхних отделах дыхательной системы, мочеполовой системы животных. Но наибольшее количество микроорганизмов сосредоточено в пищеварительной системе, особенно в толстом отделе кишечника. Взаимоотношения кишечной микрофлоры и хозяина в значительной степени зависят от типа питания животного. У хищников микрофлора конкурирует с хозяином за поступающую пищу (конкуренция модель), у травоядных – обеспечивает расщепление сложных биополимеров растительных клеток (целлюлозы, гемицеллюлозы, лигноцеллюлозы) (кооперативная модель). Нормальная микрофлора позвоночных участвует в пищеварении, обеспечивает хозяина витаминами, ростовыми факторами, обеспечивают колонизационную резистентность, активируют системы иммунитета хозяина.

Помимо симбиотических, в организм животных могут попадать и паразитические микроорганизмы, вызывающие различные заболевания. Потенциальная генетически закреплённая способность микроорганизма вызывать инфекционный процесс называется патогенностью. Существуют облигатно патогенные и условно-патогенные микроорганизмы. Последние вызывают инфекционные процессы лишь при ослаблении резистентности своего хозяина. Способность к паразитированию связана с наличием у микроорганизмов факторов патогенности, определяющих их способность проникать в макроорганизм и размножаться там, противостоять иммунной системе, продуцировать эндо- и экзотоксины.

Общая организация вирусов. Структура и химический состав вирусов

Вирусы характеризуются следующими основными свойствами:

- 1) ультрамикроскопические размеры (17 нм – 1 мкм);
- 2) содержат нуклеиновую кислоту только одного типа: или ДНК, или РНК (тогда как все другие организмы содержат нуклеиновые кислоты обоих типов, а геном у них представлен только ДНК);
- 3) не способны к росту и бинарному делению;
- 4) размножаются путем воспроизведения себя из собственной геномной нуклеиновой кислоты (размножение всех прочих организмов включает стадии бинарного деления клеток);
- 5) не имеют собственных систем мобилизации энергии;
- 6) не имеют собственных белоксинтезирующих систем;
- 7) в связи с отсутствием собственных систем синтеза белка и мобилизации энергии являются абсолютными внутриклеточными паразитами.

Различают две формы существования вируса – внеклеточную и внутриклеточную. **Внеклеточный вирус**, или **вирион**, это конечная фаза

развития вируса, не проявляющая жизнедеятельности. Функциями вириона являются сохранение вируса во внешней среде и перенос его из организма в организм и из клетки в клетку. **Внутриклеточный вирус**, или вегетативный вирус, репродуцируется в инфицированной клетке, вызывая различные типы инфекции.

Вирион состоит из геномной нуклеиновой кислоты, окруженной одной или двумя оболочками. Оболочка, в которую упакована геномная нуклеиновая кислота, называется капсидом. Наиболее просто организованные вирусы представляют собой нуклеокапсиды. Они состоят из нуклеиновой кислоты и белковой оболочки, построенной из идентичных пептидных молекул.

Более сложно устроены вирусы, у которых имеется вторая оболочка, суперкапсид. Он представляет собой биологическую мембрану, состоящую из двух слоев липидов, имеющих клеточное происхождение, и заключенных в них гликозилированных суперкапсидных вирусных белков.

По строению вирусы можно разделить на 4 типа, которые различаются по характеру упаковки морфологических субъединиц:

- 1) вирусы со спиральной симметрией;
- 2) вирусы с кубической симметрией;
- 3) вирусы с бинарной симметрией;
- 4) сложно организованные вирусы, имеющие вторую оболочку.

Вирусы содержат только один вид нуклеиновой кислоты – либо РНК, либо ДНК. Выполнять функции генома может и та, и другая молекула. Вирусные нуклеиновые кислоты характеризуются поразительным разнообразием форм.

В зараженной клетке вирусный геном кодирует синтез двух групп белков: структурных и неструктурных. Структурные белки входят в состав капсида или суперкапсида. Неструктурные белки обслуживают процесс внутриклеточной репродукции вируса на разных его этапах.

Липиды обнаружены у сложно организованных вирусов и находятся в составе суперкапсида. Примерно 50-60% липидов в составе вирусов представлено фосфолипидами, 20-30% составляет холестерин. Функция липидов заключается в стабилизации вирусной частицы.

Углеводный компонент вирусов находится в составе гликопротеидов. Обычными сахарными остатками являются фруктоза, сахароза, манноза, галактоза, нейраминная кислота, глюкозамин. Углеводный компонент определяется клеткой-хозяином и играет существенную роль в структуре и функции белков.

Жизненный цикл вирусов

Жизненный цикл вирусов (репродукция вирусов) – внутриклеточный процесс их размножения. Жизненный цикл вирусов начинается с их адсорбции на мембране клетки-мишени и заканчивается выходом вновь синтезированных вирионов из клетки. Цикл включает в себя следующие стадии: адсорбция,

проникновение вируса в клетку, раздевание, внутриклеточное размножение (транскрипция, трансляция, репликация, сборка вирусных частиц), выход вируса из клетки.

Адсорбция вируса на мембране клетки является пусковым моментом в реализации его патогенных свойств. Для каждого вида вируса на мембране клеток существуют специфические рецепторы, с которыми вирусы связываются с помощью белков-антирецепторов.

Проникновение вируса в клетку сопряжено с одновременным разрушением суперкапсидных и капсидных белков и высвобождением геномной нуклеиновой кислоты. Известны два механизма проникновения вируса в клетку. В основе первого лежит слияние суперкапсида вируса с мембраной клетки. Благодаря этому происходит высвобождение нуклеокапсида в цитоплазму с последующей реализацией свойств вирусного генома. Другой механизм получил название рецепторопосредованного эндоцитоза. С помощью рецепторного эндоцитоза вирусы захватываются в эндосомные везикулы (эндосомы). Далее эндосома сливается с лизосомой. Благодаря особым свойствам вирусных суперкапсидных белков происходит слияние липидных слоев суперкапсида и мембраны лизосомы, и выход вирусной нуклеиновой кислоты в цитоплазму клетки.

Внутриклеточное размножение вируса включает в себя целую серию последовательных событий, заканчивающихся формированием зрелых вирионов и выходом их из клетки. Большинство РНК-содержащих вирусов размножается в цитоплазме. Размножение практически всех ДНК-содержащих вирусов протекает как в ядре (транскрипция и репликация геномных нуклеиновых кислот), так и в цитоплазме (трансляция и процессинг вирусных белков, морфогенез вирионов).

Особенности репликации вирусной нуклеиновой кислоты определяются ее типом.

Нуклеокапсидные белки вирусов синтезируются на свободных полирибосомах (не связанных с мембраной), а суперкапсидные белки на рибосомах, ассоциированных с мембранами. Кроме того, белки некоторых вирусов подвергаются протеолитическому процессингу и гликозилированию.

В основе самосборки лежит специфическое белокнуклеиновое и белок-белковое узнавание, которое может происходить в результате гидрофобных и водородных связей, а также стерического соответствия.

Заключительным этапом внутриклеточного размножения является выход вновь синтезированных вирионов из клетки. Существуют два способа выхода вирусного потомства из клетки: путем взрыва и путем почкования.

Бактериофагия. Формы и строение фагов. Лизогения и лизогенная конверсия. Практическое использование фагов

Бактериофаги – вирусы бактерий. Их геном представлен либо ДНК, либо РНК. Геном фага заключен в белковую оболочку (капсид), структурные субъединицы которой уложены по типу либо спиральной, либо кубической

симметрии. Крупные фаги, имеющие хвостик, устроены по типу бинарной симметрии (головка – икосаэдр, хвостик – спиральная симметрия).

Наиболее сложно устроены крупные фаги, состоящие из головки и хвостика. Например, фаг T2, который паразитирует у *Escherichia coli*, имеет следующую структуру: головка – икосаэдр, геном представлен двунитевой линейной ДНК, несущей около 200 генов. Головка с помощью воротника и зонтика связана с хвостиком, который имеет сложное строение – полый внутри стержень, заканчивающийся шестиугольной пластинкой с шестью шипами. Хвостик имеет белковый чехол, который состоит из 144 субъединиц, образующих 24 спирали; каждая белковая молекула содержит одну молекулу АТФ-азы и ион Ca^{2+} . Белок актиноподобный и способен сокращаться. В пластинке и шипах содержится лизоцим. Кроме того, хвостик имеет 6 ворсинок. У неактивного фага они свернуты и сложноэфирными связями прикреплены к белкам чехла. В момент адсорбции ворсинки раскрываются и обеспечивают плотное прикрепление фага к бактериальной клетке. Основное назначение хвостика - обеспечение адсорбции фага на клетке. Длина хвостика сильно варьирует. В тех случаях, когда хвостик содержит белковый чехол, последний, благодаря своему сокращению, обеспечивает проникновение стержня через клеточную стенку и цитоплазматическую мембрану.

Различают фаги инфекционные, т. е. способные вызвать разные формы фаговой инфекции, и неинфекционные (вегетативные), или незрелые фаги, находящиеся еще в стадии размножения. В свою очередь инфекционные фаги разделяют на:

- 1) покоящиеся (находящиеся вне клетки);
- 2) вирулентные (способные вызвать продуктивную форму инфекции);
- 3) умеренные (способные вызывать не только продуктивную, но и редуцированную фаговую инфекцию).

Жизненный цикл фага может проявляться в форме:

- 1) продуктивной инфекции (фаг размножается в клетке и выходит из нее);
- 2) редуцированной инфекции (геном фага проникает в клетку, однако размножения фага не происходит, его геном интегрируется в хромосому клетки-хозяина, становится ее составной частью, т. е. фаг превращается в профаг, а клетка становится лизогенной);
- 3) абортивной инфекции, при которой взаимодействие фага с клеткой обрывается на какой-то стадии жизненного цикла фага, и он погибает.

Если в результате лизогении, т. е. внедрения профага в хромосому клетки-хозяина, она получает новые наследуемые признаки, такую форму ее изменчивости называют лизогенной конверсией, т. е. изменчивостью, обусловленной лизогенией.

Бактериофаги находят широкое применение в различных отраслях биологии и медицины:

- 1) диагностические системы для определения фagoтипа бактерий;
- 2) терапия и профилактика инфекционных заболеваний;
- 3) генетические исследования; бактериофаги – удобная модель для расшифровки генетического кода, изучения тонкой структуры гена,

молекулярных механизмов мутагенеза, влияния ионизирующего излучения и других факторов на наследственные структуры организма; система фаг – бактериальная клетка является идеальным объектом для изучения взаимоотношений вируса и клетки, в частности процессов онкогенеза.

Биотехнологические схемы получения первичных и вторичных метаболитов. Использование биологических объектов в биотехнологии: подбор и селекция

Продуктами биотехнологических производств являются природные макромолекулы – белки, ферменты, полисахариды, полиэфиры, выделенные из клеток микроорганизмов, тканей и органов растений и животных.

По отношению к процессу роста продукты метаболизма живых клеток делятся на первичные и вторичные метаболиты. Первичные метаболиты необходимы для роста клеток. К ним относятся структурные единицы биополимеров – аминокислоты, нуклеотиды, моносахариды, витамины, коферменты, органические кислоты и другие соединения. Вторичные метаболиты – антибиотики, пигменты, токсины – низкомолекулярные соединения, не требующиеся для выживания клеток и образующиеся по завершении фазы их роста.

Обмен веществ в клетке подчиняется сложной системе регуляции. Задачей биотехнолога является обеспечение сверхсинтеза необходимых для практических целей продуктов метаболизма, что достигается путем изменения как регуляторных систем метаболизма, так и генетических программ.

Промышленный биотехнологический процесс, в котором для производства коммерческих продуктов используют клеточные системы или микроорганизмы, обычно включает три ключевые стадии:

- *подготовительную* (обработка сырья, подготовка и стерилизация газов, приготовление питательных сред, подготовка посевного материала и биокатализатора);

- *биотехнологическую* (ферментация, биотрансформация, биокатализ, биоокисление, метановое брожение, биокомпостирование, биосорбция, бактериальное выщелачивание, биodeградация);

- *получения готовой продукции* (отстаивание, фильтрация, сепарация, центрифугирование, коагуляция, флотация).

Для культивирования биологических объектов используют различное технологическое оборудование: качалки и роллеры при лабораторных исследованиях, биореакторы и ферментеры при промышленных производствах.

Выращивание биологических объектов можно проводить в режимах периодического и проточного культивирования.

К *объектам биотехнологии* относятся вирусы, бактерии, водоросли, лишайники, грибы, клетки растений и животных.

Стратегия селекционной работы с ними заключается в поиске природных форм, которые обладают полезными для человека свойствами и в последующем их улучшении, создании на их основе промышленных штаммов.

Требования, предъявляемые к промышленным штаммам микроорганизмов:

- 1) высокая скорость роста;
- 2) высокий выход продукта;
- 3) способность к росту на дешевых субстратах;
- 4) минимальное образование побочных продуктов;
- 5) стабильность в отношении продуктивности;
- 6) устойчивость к фаговой инфекции;
- 7) безвредность для человека и окружающей среды;
- 8) экономическая ценность продукта;
- 9) устойчивость к различным факторам (термофилы, ацидофилы, алкалофилы, анаэробы).

Методы современной селекции – генетическое конструирование, совокупность приемов, с помощью которых сознательно изменяют генетическую программу микроорганизмов.

Генетическое конструирование *in vivo* включает получение и выделение мутантов и использование различных способов обмена наследственной информацией живых микробных клеток.

Генетическое конструирование *in vitro* основано на применении генетической инженерии, которая предполагает манипуляции на выделенной из организма ДНК.

При работе с растительными организмами используют различные методы клеточной инженерии: дедифференциация, создание каллусных и суспензионных культур растений, изолированных протопластов, клональное микроразмножение растений.

Значение зеленых растений для биосферы Земли.

Общее уравнение фотосинтеза. Световая и темновая фазы фотосинтеза

Фотосинтез – единственный процесс на Земле, идущий в грандиозных масштабах и связанный с превращением энергии солнечного света в энергию химических связей. Эта космическая энергия, запасенная зелеными растениями, составляет основу для жизнедеятельности всех других гетеротрофных организмов на Земле от бактерий до человека. Фотосинтез осуществляют высшие растения, водоросли и некоторые бактерии. Он играет определяющую роль в энергетике биосферы.

Выделяют пять аспектов космической и планетарной роли растений.

1. *Накопление органической массы.* В процессе фотосинтеза наземные растения образуют 100-172 млрд т, а растения морей и океанов — 60-70 млрд т биомассы в год (в пересчете на сухое вещество). Общая масса растений на Земле в настоящее время составляет 2402,7 млрд т, причем 90% этой сухой массы приходится на целлюлозу. На долю наземных растений приходится 2402,5 млрд т, а на растения гидросферы – всего 0,2 млрд т (из-за недостатка света). Общая масса животных и микроорганизмов на Земле - 23 млрд т, что составляет около 1% от растительной биомассы. Из этого количества 20 млрд т приходится на обитателей суши, а 3 млрд т – на животных и микроорганизмы гидросферы.

За время существования жизни на Земле органические остатки растений и животных накапливались и модифицировались. На суше эти органические вещества представлены в виде подстилки, гумуса и торфа, из которых при определенных условиях в толще литосферы формировался уголь. В морях и океанах органические остатки (главным образом животного происхождения) оседали на дно и входили в состав осадочных пород. При опускании в более глубокие области литосферы из этих остатков под действием микроорганизмов, повышенных температур и давления образовывались газ и нефть. Особенно интенсивное накопление мертвых органических остатков происходило 300 млн лет назад в палеозойскую эру. Запасы древесины, а в последние 200 лет угля, нефти и газа используются человеком для получения энергии, необходимой в быту, промышленности и сельском хозяйстве.

2. *Обеспечение постоянства содержания CO₂ в атмосфере.* Образование органических веществ гумуса, осадочных пород и горючих ископаемых выводило значительные количества CO₂ из круговорота углерода. В атмосфере Земли CO₂ становилось все меньше и в настоящее время он составляет только 0,03% (по объему), или (в абсолютных значениях) 711 млрд т в пересчете на углерод.

В кайнозойской эре содержание диоксида углерода в атмосфере стабилизировалось и испытывало лишь суточные, сезонные и более длительные геохимические колебания. Эта стабилизация достигается сбалансированным

связыванием и освобождением CO_2 , осуществляемых в глобальном масштабе. Связывание CO_2 в ходе фотосинтеза и образование карбонатов компенсируется выделением CO_2 за счет других процессов. Ежегодное поступление CO_2 в атмосферу в пересчете на углерод (в млрд т) обусловлено: дыханием растений — 10, дыханием и брожением микроорганизмов — 25, дыханием животных и человека — 1,6, производственной деятельностью людей — 5, геохимическими процессами — 0,05. При отсутствии этого поступления весь CO_2 атмосферы был бы связан в ходе фотосинтеза за 6-7 лет. Мощным резервом диоксида углерода является Мировой океан, в водах которого растворено в 60 раз больше CO_2 , чем находится в атмосфере. Фотосинтез, с одной стороны, дыхание организмов и карбонатная система океана, с другой, поддерживает относительно постоянный уровень CO_2 в атмосфере.

Однако за последние десятилетия из-за все более возрастающего сжигания человеком горючих ископаемых, а также из-за вырубки лесов и разложения гумуса содержание CO_2 в атмосфере начало увеличиваться примерно на 0,23% в год. Это обстоятельство может иметь далеко идущие последствия в связи с тем, что концентрация CO_2 оказывает влияние на тепловой режим Земли.

3. *Парниковый эффект.* Поверхность Земли получает теплоту главным образом от Солнца. Часть этой теплоты поступает обратно в космос в виде инфракрасных лучей. Диоксид углерода в атмосфере, а также вода поглощают инфракрасное излучение и таким образом сохраняют значительное количество теплоты на Земле (парниковый эффект). Микроорганизмы и растения в процессе дыхания или брожения поставляют 85% общего количества CO_2 , поступающего ежегодно в атмосферу, и вследствие этого оказывают влияние на тепловой режим нашей планеты.

Тенденция к повышению содержания CO_2 в атмосфере из-за сжигания огромных количеств нефти, газа и из-за других причин может способствовать увеличению средней температуры на поверхности Земли, что приведет к ускорению таяния ледников в горах и на полюсах и затоплению прибрежных зон. Возможно, однако, что повышение концентрации CO_2 будет способствовать усилению фотосинтеза растений, что устранил избыточное накопление диоксида углерода. Известно, что изменение концентрации CO_2 в биосфере выступает как элемент обратной связи.

4. *Накопление кислорода в атмосфере.* Первоначально в атмосфере Земли O_2 присутствовал в следовых количествах. В настоящее время он составляет 21% по объему воздуха. Появление и накопление O_2 в атмосфере связано с жизнедеятельностью зеленых растений. Ежегодно в ходе фотосинтеза кислород поступает в атмосферу в количестве 70-120 млрд т. Этот кислород необходим для дыхания всех гетеротрофов — бактерий, грибов, животных и человека, а также зеленых растений в ночное время. Особое значение в поддержании высокой концентрации O_2 в атмосфере имеют леса. Подсчитано, что 1 га леса весной и летом за час выделяет O_2 в количестве, достаточном для дыхания 200 человек.

5. *Озоновый экран.* Еще одно важнейшее следствие выделения растениями кислорода – образование озонового экрана в верхних слоях атмосферы на высоте около 25 км. Озон (O_3) образуется в результате фотодиссоциации молекул O_2 под действием солнечной радиации. Озон задерживает большую часть ультрафиолетовых лучей (240-290 нм), губительно действующих на все живое. Возможность частичного разрушения озонового экрана из-за загрязнения атмосферы промышленными и другими отходами – серьезная проблема охраны биосферы.

Результаты изучения воздушного питания растений за первые сто лет после опытов Пристли (1771 г.) нашли свое выражение в общем уравнении фотосинтеза:



Выделяют две фазы фотосинтеза — световую (в тилакоидах хлоропластов) и темновую (в строме хлоропластов).

Экспериментальные доказательства реального существования этих двух фаз фотосинтеза были получены в опытах с мигающим светом, в которых отмечалось, что максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдается не при непрерывном, а при импульсном освещении, где продолжительность темновых промежутков составляла 0,04—0,06 с (при 25 °С), а оптимальное время световой вспышки — 10^{-5} с. Большая эффективность импульсного света доказывает наличие темновых (энзиматических) реакций в фотосинтезе, так как эти процессы осуществляются более медленно, чем фотохимические. Другим доказательством существования темновой фазы фотосинтеза является величина его температурного коэффициента Q_{10} , показывающего во сколько раз увеличивается скорость реакции при повышении температуры на 10°С.

Окончательно вопрос о двухэтапности процесса фотосинтеза был решен американским физиологом и биохимиком растений Д.И.Арноном. В 1954 г. в его лаборатории было показано, что выделенные из листьев шпината хлоропласты под действием света способны восстанавливать $NADP^+$ и фосфорилировать ADP, причем эти процессы осуществляются в тилакоидах хлоропластов. В 1958 г. Д.И.Арнон установил, что гомогенат, лишенный мембран, полученный из стромы хлоропластов, ассимилирует CO_2 , если в реакционной среде присутствуют NADPH и АТФ.

Таким образом, в этих опытах было открыто явление фотофосфорилирования, показано, что NADPH и АТФ – конечные продукты световой фазы фотосинтеза и, наконец, установлено, что световая фаза протекает в тилакоидах хлоропласта, а темновая – в его строме.

Уравнение дыхания растений.

Значение дыхания в энергетическом и пластическом обменах

Образующиеся в ходе фотосинтеза сахара и другие органические соединения используются клетками растительного организма в качестве

питательных веществ. Клетки не зеленых частей и все клетки растения в темноте питаются веществами углеводной природы гетеротрофно и в этом принципиально не отличаются от животных клеток. Важнейшим этапом питания органическими веществами на клеточном уровне является процесс дыхания.

Клеточное дыхание — это окислительный, с участием кислорода, распад органических питательных веществ, сопровождающийся образованием химически активных метаболитов и освобождением энергии, которые используются клетками для процессов жизнедеятельности.

Основателем учения о дыхании растений считают Н.Т.Соссюра. В 1797-1804 гг., впервые широко используя количественный анализ, он установил, что в темноте растения поглощают столько же кислорода, сколько выделяется CO_2 , т.е. соотношение CO_2/O_2 , как правило, равно 1. При этом одновременно с CO_2 образуется и вода.

Во второй половине XIX в. в результате изучения дыхания у растительных и животных объектов общее уравнение этого процесса приняло следующий вид:



Энергия может быть представлена в виде электрохимического потенциала ($\Delta\mu\text{H}^+ = \Delta\psi + \Delta p\text{H}$, где $\Delta\psi$ и $\Delta p\text{H}$ — соответственно электрическая и химическая компоненты) и АТФ.

Тесная связь дыхания с биосинтетическими функциями не ограничивается использованием химической энергии дыхательных субстратов - углеводов, жиров, белков и других органических соединений. Промежуточные продукты дыхания могут использоваться в процессах новообразования других органических веществ растения.

Азотное питание растений

Для растений азот — дефицитный элемент. Если некоторые микроорганизмы способны усваивать атмосферный азот, то растения могут использовать лишь азот минеральный в форме ионов NH_4^+ и NO_3^- .

Содержание в почве доступного растениям азота определяется не только микробиологическими процессами минерализации органического азота и азотфиксации, а также скоростью поглощения азота растениями и его вымыванием из почвы, но и потерями азота в процессе денитрификации, осуществляемой анаэробными микроорганизмами, способными восстанавливать ион NO_3^- до газообразного N_2 . Этот процесс особенно интенсивно протекает во влажных затопляемых слабоаэрируемых почвах.

Поскольку в органические соединения включается только аммонийный азот, ионы нитрата, поглощенные растением, восстанавливаются в клетках до аммиака. Процесс редукции нитрата в растениях осуществляется в два этапа:

- 1) восстановление нитрата до нитрита (NO_3^- до NO_2^-), катализируемое ферментом нитратредуктазой;
- 2) восстановление нитрита до аммиака (NO_2^- до NH_4^+), катализируемое ферментом нитритредуктазой.

Восстановление нитратов у растений может осуществляться и в листьях и в корнях, однако относительная доля участия этих органов в редукции нитратов у растений разных видов сильно варьирует. По этому признаку растения подразделяют на три основные группы:

- 1) растения, практически полностью восстанавливающие нитраты в корнях и транспортирующие азот к листьям в органической форме; к этой группе относятся многие древесные растения;
- 2) растения, практически не проявляющие нитратредуктазной активности в корнях и ассимилирующие нитраты в листьях; это дурнишник (*Xanthium*), некоторые виды *Borago*; к этой группе относятся хлопчатник и представители сем. *Chenopodiaceae* (свекла, марь), у которых основное количество поглощенного нитрата восстанавливается в листьях;
- 3) растения, способные поддерживать активность нитратредуктазы и в листьях, и в корнях; это наиболее многочисленная группа, к которой принадлежит большинство травянистых растений, в том числе злаковые, бобовые, многие тропические и сельскохозяйственные культуры.

Ассимиляция нитратов в листьях на свету тесно связана с процессом фотосинтеза. Реакции фотосинтеза используются как источник АТФ для синтеза нитрат- и нитритредуктазы и транспорта нитратов, а также как источник восстановителей (для функционирования этих ферментов) и субстрата (органических кислот) для связывания конечного продукта восстановления – аммиака.

Аммиак, поступивший в растение извне, образовавшийся при восстановлении нитратов или в процессе фиксации молекулярного азота, далее усваивается растениями с образованием различных аминокислот и амидов. Аммиак может ассимилироваться путем аминирования или амидирования целого ряда соединений, однако ведущая роль в процессе первичного связывания аммиака у высших растений принадлежит реакциям биосинтеза глутаминовой кислоты и ее амида – глутамина.

Водный баланс растений

Водообмен растений включает три процесса: поглощение, передвижение и испарение воды листьями. Соотношение между поступлением и расходом воды представляет собой водный баланс растения. В умеренно влажные и не слишком жаркие дни транспирация хорошо согласована с поступлением воды, оводненность тканей довольно постоянна, т. е. складывается благоприятный водный баланс растения. В жаркие летние дни усиление транспирации нарушает это относительное равновесие, что вызывает водный дефицит, достигающий даже при достаточной влажности почвы 5-10%, а при недостатке

влаги в почве – 25%, что указывает на отрицательный характер водного баланса. Это объясняется тем, что корни не успевают покрывать расход воды на транспирацию, интенсивность которой, особенно в полуденные часы, сильно возрастает. Полуденный водный дефицит представляет собой нормальное явление и не причиняет растению особого вреда. Его значительному увеличению препятствует способность растений снижать транспирацию под влиянием потери воды за счет возрастания водоудерживающей способности тканей и закрывания устьичных щелей.

Однако регулирование транспирации не беспредельно. В жестких условиях жаркого летнего дня при недостатке воды в почве происходит значительное нарушение водного баланса, которое проявляется в потере тургора растением — завядании. Завядание еще не указывает на утрату растением жизнеспособности. При обеспечении растений водой тургор восстанавливается и их нормальная жизнедеятельность возобновляется. Но завядание не проходит для растения бесследно: чем оно было глубже и длительнее, тем серьезнее его последствия.

Различают два типа завядания растений: временное и длительное. Первое наблюдается обычно в полуденные часы. При этом сильнее всего расходующие воду органы, а именно листья, теряют тургор и вянут, остальные части растения сохраняют тургесцентность. При ослабленной транспирации к вечеру водный дефицит снижается, а в ночные часы за счет активной деятельности корневой системы водный баланс полностью восстанавливается. Большого вреда временное завядание не причиняет, хотя возможно снижение урожая, так как наблюдаются депрессия фотосинтеза и приостановка ростовых процессов. Временное завядание нередко наблюдается у сахарной свеклы, подсолнечника, огурца, тыквы и других сельскохозяйственных растений.

Длительное завядание наступает, когда в почве почти не остается доступной для растения влаги. В этих условиях водный баланс растения за ночь не восстанавливается. Такой не покрываемый к утру водный дефицит получил название остаточного дефицита. Завядающие листья оттягивают воду из других частей растения: молодых растущих верхушек, корней, плодов. Происходит отмирание корневых волосков, поглотительная деятельность корней значительно снижается. Поэтому даже после полива водный баланс растения восстанавливается лишь через несколько дней. Последствия такого завядания могут быть необратимыми и губительными.

Первичные и вторичные растительные вещества. Значение веществ, синтезируемых в растениях

Под вторичными метаболитами понимают различные вещества, не участвующие в первичном метаболизме, т. е. в таких процессах, как дыхание, фотосинтез, синтез белков, нуклеиновых кислот и липидов. Вторичные соединения свойственны не всем растениям или большинству их видов. К настоящему времени на предмет присутствия вторичных метаболитов

исследовано 20-30 тыс. видов растений, т. е. 10-15% от всей флоры Земли. Очень часто конкретный вторичный метаболит встречается только у растений какого-либо одного семейства или даже одного вида. Синтезируются они, как правило, в меньших количествах, чем вещества основного метаболизма, и необходимы не столько для клеток, в которых синтезируются, сколько для всего организма.

Критерии, по которым какой-либо процесс может быть отнесён к вторичному метаболизму, весьма условны. Ряд веществ вторичного происхождения (фитол, каротиноиды, ароматические аминокислоты, фитогормоны, стероиды и др.) принимают непосредственное участие в основном обмене веществ растительного организма.

Несмотря на то, что были выявлены тысячи веществ вторичного происхождения, долгое время их значение для физиологии растительного организма оставалось непонятным. В настоящее время известно более 100000 веществ вторичного метаболизма. Выявлено, что 15-25% генов растительных организмов отвечают за вторичный метаболизм растения. Вторичные метаболиты рассматриваются как один из основных элементов взаимодействия растения со средой.

Наиболее важными функциями веществ вторичного происхождения являются защита растения от травоядных животных, различных вредителей и фитопатогенов; они участвуют в размножении растений (окраска и запах цветков, плодов), во взаимодействии растений между собой и другими организмами в экосистеме. Каким образом растения сформировали такую систему защиты? Предполагается, что при некоторых мутациях могли возникать вещества, токсичные для травоядных животных и патогенов. Если эти мутации передавались по наследству и не наносили вреда основному метаболизму растительного организма, их появление давало преимущество в выживании (по сравнению с другими растениями) и закреплялось в последующих поколениях.

Следует отметить, что появление токсичных соединений и репеллентов (отпугивающих веществ) для травоядных животных и насекомых, грибов и бактерий делало такие растения несъедобными и для человека. У большинства же культурных видов растений способность к образованию ряда вторичных соединений утрачена в процессе селекции, что лишает их естественной системы защиты от травоядных и патогенов. Поэтому для защиты культурных растений используется экзогенная обработка химическими препаратами, токсичными, как правило, только для определенной группы вредителей или патогенов. Очень часто основой таких препаратов служат вторичные соединения естественного происхождения.

Принципы классификации вторичных метаболитов, как и названия индивидуальных соединений, изменялись по мере их изучения. Сейчас можно встретить элементы четырех вариантов классификации: 1) эмпирическая (тривиальная) классификация основана на определенных свойствах вторичных метаболитов, названия чаще всего происходят от растения, из которого впервые было выделено соединение; 2) химическая – основана на признаках химической

структуры; 3) биохимическая – базируется на способах биосинтеза вторичных метаболитов; 4) функциональная классификация основана на функциях вторичных метаболитов в интактном растении.

Вторичный метаболизм растений может быть разделен на синтез трех групп веществ вторичного происхождения – терпенов, фенолов и азотсодержащих соединений. Терпены являются производными изопрена и образуются или из ацетил-СоА и мевалоновой кислоты, или из основных продуктов гликолиза — 3-Р-глицериновой кислоты и/или пирувата. Фенольные соединения являются ароматическими веществами и образуются через шикимовую кислоту и фенилаланин. Азотсодержащие вторичные вещества, такие как алкалоиды, синтезируются в основном из некоторых аминокислот.

Вторичные метаболиты, как правило, никогда не присутствуют в растении в «чистом виде», а входят в состав сложных смесей.

Этапы онтогенеза высших растений

Онтогенезом (от греч. *on, ontos* – существо, лат. *genesis* – происхождение, процесс образования) называют индивидуальное развитие организма от зиготы (или вегетативного зачатка) до естественной смерти. В ходе онтогенеза реализуется наследственная информация организма (генотип) в конкретных условиях окружающей среды, в результате чего формируется фенотип, т.е. совокупность всех признаков и свойств данного индивидуального организма.

В понятие онтогенеза включается весь комплекс морфологических и функциональных процессов, необходимых для жизнедеятельности организма.

Развитие высших растений подразделяют на четыре этапа:

- 1) эмбриональный,
- 2) ювенильный (молодость),
- 3) репродуктивный (зрелость),
- 4) старость.

Эмбриональный этап онтогенеза семенных растений охватывает развитие зародыша от зиготы до созревания семени включительно. Зигота у покрытосеменных образуется в результате слияния спермия пыльцевой трубки (мужской гаметофит) с яйцеклеткой зародышевого мешка (женский гаметофит). Зародыши проходят ряд последовательных фаз развития (для большинства двудольных): проэмбрио, глобулярная, сердцевидная, торпедовидная (торпедо) и созревания.

Приток питательных веществ в развивающиеся семязачатки (семяпочки) и затем в созревающие семена и формирующиеся плоды определяется тем, что эти участки становятся доминирующими центрами: в их тканях вырабатывается большое количество фитогормонов, прежде всего ауксина, в результате чего аттрагирующее действие этих тканей резко возрастает.

Ювенильный этап у семенных растений начинается с прорастания семян или органов вегетативного размножения (например, клубней) и

характеризуется быстрым накоплением вегетативной массы. Растения в этот период не способны к половому размножению. Продолжительность ювенильного этапа у разных видов растений неодинакова: от нескольких недель (однолетние травы) до десятков лет (у древесных).

Этап зрелости и размножения, т.е. период готовности к зацветанию и образованию органов вегетативного размножения, период закладки и роста органов размножения, формирования семян и плодов имеет особое значение в жизни растений. В этот период растение наиболее жизнеспособно, оно сформировало вегетативную массу, достаточную для обеспечения роста и развития цветков, семян и плодов, которые являются гетеротрофными органами.

Этап старости и отмирания включает в себя период от полного прекращения плодоношения до естественной смерти организма. Это период прогрессирующего ослабления жизнедеятельности.

Продолжительность жизни растений, принадлежащих к разным таксономическим группам и различным жизненным формам, варьирует в очень широких пределах от 15-30 дней (эфемеры) до 5000 лет (секвойя).

Старение и смерть – завершающие фазы онтогенеза любого многоклеточного растения, но термин «старение» может быть применим не только к целому растению, но и к отдельным его органам – листьям, плодам, частям цветков. Для растений характерны разные типы старения. Так, однолетние растения отмирают целиком. У многолетних трав ежегодно полностью отмирает надземная часть, а корневая система и другие подземные части остаются жизнеспособными. У многих растений в процессе роста стареют и отмирают ранее образовавшиеся нижние листья. У листопадных деревьев осенью одновременно стареют и опадают все листья.

Гормональная система регуляции роста и развития растений. Детерминация пола у растений

Морфогенез растения складывается из процессов роста и развития клеток, тканей и органов растения. *Рост* – необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма, связанное с новообразованием элементов их структур. Понятие «рост» отражает количественные изменения, сопровождающие развитие организма или его частей. *Развитие* – это качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей (органов, тканей и клеток) в процессе онтогенеза. Возникновение качественных различий между клетками, тканями и органами получило название дифференцировки. В понятие «развитие» входят также и возрастные изменения.

Среди эндогенных факторов, регулирующих морфогенез растения, особая роль принадлежит *фитогормонам*. К синтезу фитогормонов потенциально способна любая клетка растений. Для того чтобы вещество отнести к гормонам, необходимо, чтобы оно обладало следующими свойствами:

1) вещество должно вызывать специфический физиологический ответ у определенных клеток. Особенность растительных гормонов в том, что они запускают крупные программы развития не только на уровне клеток, но и на уровне тканей, органов, целого растения;

2) вещество должно синтезироваться одной группой клеток, а отвечать на него – другая, при этом необходим транспорт сигнального вещества по растению. Как правило, фитогормоны являются низкомолекулярными соединениями (не более 2кДа). Возможно, это связано с необходимостью транспорта по растению;

3) вещество не должно играть роль в основном метаболизме клетки, т. е. используется только для сигнальных целей;

4) вещество должно действовать в низкой концентрации (низкой считают концентрацию, начиная с 10^{-5} моль/л).

Иногда эти свойства расширяют, добавляя дополнительные качества.

Все эти правила введены для того, чтобы ограничить круг веществ, которые традиционно считают растительными гормонами. Основных групп классических гормонов пять: ауксины, цитокинины, гиббереллины, абсцизины, этилен. Часто к ним добавляют брассиностероиды, жасминовую кислоту, салициловую кислоту, некоторые фенольные соединения и др. Однако всеми классическими свойствами обладают немногие гормоны (например, ауксины). Абсцизины обычно действуют в точке синтеза, распространяясь лишь на небольшое расстояние. Этилен транспортируется только в виде предшественника; фенолы, салициловая и жасминовая кислоты действуют в концентрациях, превышающих 10^{-5} моль/л.

Кроме гормонов, к сигнальным молекулам можно отнести *олигосахарины* (так называют олигосахариды с физиологической активностью), *пектины* (белки, способные вступать во взаимодействие с полисахаридами) и *короткие пептиды*. Действующая концентрация этих веществ порой очень низка – порядка 10^{-12} – 10^{-15} моль/л.

Под детерминацией (определением) пола у растений понимают формирование клеток, органов или особей определенного пола в зависимости от генетических факторов, локализованных в хромосомах (генетическое определение пола), и от условий внешней и внутренней среды (фенотипическое определение пола).

Цветки как органы полового размножения могут быть обоеполыми или реже раздельнополыми. Они формируются на одних и тех же (однодомность) или на разных (двудомность) растениях.

Двудомных видов мало. К ним относятся конопля, хмель, тополь, ива. У некоторых двудомных видов в клетках обнаружены половые хромосомы типа XX и XY (некоторые мхи, элодея, дрема). Генетической основой определения пола у этих двудомных растений являются X- и Y-хромосомы, однако гены, ответственные за детерминацию пола, локализуются не только в половых хромосомах, но и в аутосомах (т.е. во всех других хромосомах). Тем более это относится к растениям, у которых специализированных половых хромосом нет. Гены, ответственные за определение пола, играют важную роль, позволяя

клеткам по-разному реагировать на действие факторов внутренней и внешней среды. В отличие от животных процесс формирования пола в ходе онтогенеза растений может сильно меняться в зависимости от условий вплоть до превращения одного пола в другой.

Проявление пола у растений зависит от таких факторов внешней среды, как длина дня, интенсивность и спектральный состав света, температура, минеральное питание, состав окружающего воздуха. Так, хорошее азотное питание приводит к более выраженной женской сексуализации двудомных растений, а калий способствует развитию мужских растений.

Высокая влажность почвы и атмосферы благоприятствует заложению и дифференцировке женских цветков и формированию женских растений у двудомных видов. Обработка такими газами, как этилен или монооксид углерода (действующий как аналог этилена), приводит к значительному увеличению количества пестичных цветков. Низкие температуры способствуют проявлению женского пола, высокие – вызывают противоположный эффект.

Значительное влияние на сексуализацию растений оказывают световые условия, что, в частности, связано с явлениями фотопериодизма. У КДР короткий день или уменьшение интенсивности света вызывает быстрое репродуктивное развитие и более сильное проявление женского пола. Характер дифференциации пола зависит не только от фотопериода, но и от спектрального состава света. Коротковолновый свет усиливает проявление женских признаков, а длинноволновый - тормозит этот процесс.

Регуляция пола у раздельнополых растений контролируется фитохромной системой и связана с содержанием и активностью фитогормонов. Действие факторов внешней среды в значительной степени осуществляется через изменение гормонального обмена. Исследования влияния фитогормонов и ретардантов на сексуализацию дают основание для достаточно определенных выводов о роли гиббереллинов как гормонов, усиливающих маскулинизацию (мужскую сексуализацию), и о роли цитокининов, а также ауксина и этилена как фитогормонов, усиливающих феминизацию (женскую сексуализацию) растений. Корни влияют на сексуализацию растений как органы, синтезирующие цитокинины, а листья — как органы, синтезирующие гиббереллины. В связи с этим становится понятным, почему мужские экземпляры тополей при ежегодной подрезке крон (уменьшении массы листьев) превращаются в деревья с женской сексуализацией.

Механизм действия фитогормонов на сексуализацию связан с изменением активности генного аппарата.

Влияние факторов внешней среды на морфогенез растений *in vivo* и *in vitro*. Фотопериодизм и термопериодизм развития растений

На морфогенез растений оказывают влияние многие факторы внешней среды. Прежде всего, это физические факторы: свет (его интенсивность, качество, продолжительность и периодичность), температура (величина и

периодичность), сила тяжести, газовый состав, магнитное поле, влажность, питательные вещества (минеральные и органические) и механические воздействия (например, ветер). Кроме того, находясь в составе растительных сообществ, растение испытывает влияние продуктов жизнедеятельности других растений (аллелопатия), а также физиологически активных веществ микроорганизмов (антибиотиков, ростовых веществ).

Переход цветковых растений от вегетативного развития и роста к генеративному развитию – сложный многофазный процесс. При достижении зрелого возраста и инициации цветения вегетативные почки преобразуются во флоральные, в которых вместо примордиев листьев закладываются зачатки органов цветка, осуществляется их формирование и рост, вслед за опылением и оплодотворением образуются семена и плоды, распространяющиеся ветром, водой, животными по окружающей территории.

Инициация перехода к зацветанию включает в себя две фазы: индукцию и эвокацию. Фаза индукции осуществляется под действием экологических факторов — температуры (термопериодизм) и чередования дня и ночи (фотопериодизм) – или эндогенных факторов, обусловленных возрастом растения.

Термопериодизм – реакция растений на изменение температуры в течение определенного периода. Термопериодизм проявляется в способности прорастания семян после воздействия низких температур (стратификация) или стимуляции цветения (яровизация).

Фотопериодизм – реакция растений на суточный ритм освещения, т.е. на соотношение длины дня и ночи (фотопериоды), выражающаяся в изменении процессов роста и развития. Одно из основных проявлений этой реакции – фотопериодическая индукция зацветания.

Оба фактора – температурный и световой – могут действовать последовательно, например, у озимых злаков (рожь, пшеница). Температурная и фотопериодическая регуляции служат приспособлением растений к условиям существования, так как обуславливают благоприятные сроки для перехода к зацветанию. В ходе фотопериодической индукции в листьях образуется стимулятор цветения, который транспортируется в вегетативные почки побегов, где включает вторую фазу инициации – эвокацию. Эвокация (от лат. *evocatio* — вызывание) представляет собой завершающую фазу инициации цветения, во время которой в апексе происходят процессы, необходимые для инициации цветочных зачатков.

Понятия фотопериода и фотопериодизма были введены в науку американскими физиологами растений У.Гарнером и Г.А.Аллардом (1920-1923). В зависимости от реакции на длину дня, ускоряющей зацветание, растения делятся на длиннодневные (ДДР), короткодневные (КДР), растения, нуждающиеся в чередовании разных фотопериодов, — длиннокороткодневные (ДКДР) и короткодлиннодневные (КДДР), а также на нейтральные по отношению к длине дня растения (НДР). К ДДР относятся, в частности, хлебные злаки, многие крестоцветные, укроп и др.; к КДР – рис, соя,

дурнишник, конопля, к НДР – гречиха, горох и т. д. ДДР распространены в основном в умеренных и приполярных широтах, КДР – в субтропиках.

Отнесение растений к той или иной фотопериодической группе не связано с конкретной оптимальной длиной дня, а дает представление о том, ускорится ли переход к цветению при увеличении или уменьшении длительности освещения в каждом фотопериоде.

Среди растений есть виды и разновидности как с качественным, так и с количественным типами фотопериодических реакций.

Интенсивность освещения, температура и другие факторы могут менять характер фотопериодических ответов растений. Для КДР с качественной реакцией решающим фактором служит длина темного периода. Кратковременное освещение этих растений (1 мин) в середине темного периода препятствует их переходу к цветению. Прерывание светового периода темнотой не влияет на сроки цветения. ДДР не нуждаются в периодах темноты и зацветают на непрерывном свете.

Фотопериодические воздействия воспринимаются главным образом листьями, а не апексами побега. У большинства растений максимальной чувствительностью к фотопериоду обладают листья, только что прекратившие рост. Основную роль в восприятии фотопериода листом играет сенсорный пигмент фитохром.

В 1903 г. немецкий ботаник Г.Клебс выдвинул теорию, согласно которой половое размножение всех групп растений (от водорослей до высших) зависит от условий питания. В частности, цветению высших растений способствует высокое соотношение содержания эндогенных углеводов и азотистых соединений.

В 1937 г. М.Х.Чайлахян сформулировал гормональную теорию развития растений. Согласно этой теории при благоприятном фотопериоде в листьях образуется гормон цветения флориген, индуцирующий переход растений к зацветанию. Эта точка зрения подтверждалась опытами с прививками: зацветание вегетирующих растений, привитых на цветущие, происходило при неблагоприятном фотопериоде за счет веществ, передвигающихся из листьев подвоев. Химически флориген не является видоспецифичным, так как цветущие растения одного вида способны индуцировать цветение у привитых вегетирующих растений другого вида. Позднее М.Х.Чайлахян (1958) выдвинул гипотезу о бикомпонентной природе флоригена, согласно которой гормон цветения состоит из гиббереллинов и антезинов, причем гиббереллины обуславливают образование и рост цветочных стеблей, а антезины индуцируют заложение цветков.

Ж.Бернье, Ж.-М.Кине и Р.Сакс (1985) выдвинули свою гипотезу индукции и эвокации цветения. По мнению этих авторов, эвокация контролируется не одним каким-то специфическим морфогеном, а сложной системой из нескольких факторов, каждый из которых запускает свою цепь эвокационных процессов. Взаимодействие этих процессов и приводит к закладке цветков. Факторы, участвующие в регуляции эвокации, образуются в

разных частях растительного организма, причем они не обязательно идентичны у всех видов.

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н. Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО

Организм как целостная саморегулирующаяся система. Понятие о нейро-гуморальной регуляции. Рефлекс. Классификация рефлексов. Рефлекторная дуга.

Физиология (от греч. *physis* – природа, *logos* – учение) – наука, изучающая закономерности функционирования живых организмов, их отдельных систем, органов, тканей и клеток. Осмысление физиологических механизмов основывается на данных анатомии, гистологии, цитологии, бионики и других направлений биологических наук, объединяя их в единую систему знаний. В физиологии используются методы физики, кибернетики, химии, математики. Совокупность физиологических знаний подразделяются на ряд отдельных, но взаимосвязанных направлений – общую, частную и прикладную физиологию.

Общая физиология включает сведения, касающиеся природы основных жизненных процессов, общих проявлений жизнедеятельности, таких, как метаболизм органов и тканей, свойства биологических мембран и отдельных клеток, общие закономерности реагирования организма и его структур на воздействие среды – раздражимость, возбудимость, процессы возбуждения и торможения.

Частная физиология исследует свойства отдельных тканей (мышечной, нервной и т. д.), органов (печени, сердца, почек и пр.), закономерности объединения их в системы (система пищеварения, эндокринная система), а также физиологию отдельных классов, групп и видов животных (например, насекомых, птиц, овец).

Прикладная физиология изучает закономерности проявлений деятельности организма, особенно человека, в связи со специальными задачами и условиями. К числу таких разделов относят физиологию труда, физиологию спорта, физиологию сельскохозяйственных животных. Физиологию принято условно подразделять на нормальную и патологическую.

Физиология – экспериментальная наука, основным методом познания механизмов и закономерностей в ней является эксперимент, позволяющий не только ответить на вопрос, что происходит в организме, но и выяснить также, как и почему происходит тот или иной физиологический процесс, как он возникает, какими механизмами поддерживается и управляется. Основным принципом регуляции функций организма является рефлекторный принцип.

Рефлекс – это ответная реакция организма на раздражение, протекающая при участии нервной системы. Действие любого раздражителя воспринимается специализированными рецепторами. Связь с внешней средой осуществляется экстерорецепторами. На внутренних органах расположены интерорецепторы. Проприорецепторы – это рецепторы мышц и сухожилий. В зависимости от природы (модальности) действующего раздражителя выделяют зрительные, слуховые, болевые, температурные, вкусовые и т.д. рецепторы. Различают рецепторы контактного (эволюционно более древние, а потому имеющие более

простое строение) и дистантного (более сложного строения) типа. Примером первых являются тактильные, вкусовые, обонятельные рецепторы, ко второй группе относятся зрительные и слуховые рецепторы.

Участок воспринимающей чувствительной поверхности организма с расположенными здесь рецепторами, раздражение которых вызывает рефлекторную реакцию, называется рецептивным полем. Рецептивные поля разных рефлексов имеют определенную локализацию. Например, рецептивное поле зрительных рефлексов – это сетчатка; рецептивные поля сосудистых рефлексов – это участки стенки кровеносных сосудов с многочисленными хемо-, баро- и прочими рецепторами, раздражение которых вызывает рефлекторное изменение артериального давления.

От рецепторов возбуждение по чувствительным волокнам поступает в центральную нервную систему. Аксоны чувствительных нейронов могут образовывать синапсы непосредственно на эфферентных нейронах. В других случаях между афферентными и эфферентными нейронами могут располагаться вставочные, или интернейроны. По эфферентным волокнам возбуждение передается на рабочий орган – эффектор, и осуществляется ответная реакция. Путь, который проходят нервные импульсы (от рецептора до эффектора), называется рефлекторной дугой.

Время от момента действия раздражителя до ответной реакции – это время рефлекса. Поскольку скорость проведения возбуждения по волокну значительно больше скорости синаптической передачи, то время рефлекса зависит от наличия или отсутствия вставочных нейронов, иными словами – от количества синапсов. Различают моносинаптические (двухнейронные) и полисинаптические (включающие вставочные нейроны) рефлекторные дуги (рис. 5). Чем больше синапсов включено в дугу, тем больше время рефлекса. Существует также прямая зависимость между временем рефлекса и силой раздражения. Еще один фактор, влияющий на время рефлекса, это степень утомления нервной системы.

Классификация рефлексов. Все рефлексы делятся на условные и безусловные. По локализации рецепторов рефлексы делятся на экстеро-, интеро- и проприорецептивные; по локализации центрального звена – спинальные, бульбарные, мезэнцефалические, мозжечковые, диэнцефалические, корковые; по локализации эфферентной части – соматические, вегетативные; по эффекторным изменениям – глотательный, мигательный, кашлевой и др.; по характеру влияния на деятельность эффектора – возбуждающие и тормозные. Вегетативные рефлексы – изменения функционирования сердца, сосудов, желудочно-кишечного тракта, осуществляющиеся под влиянием вегетативных нервов. Защитные рефлексы – врожденные или приобретенные рефлексы, направленные на предотвращение неблагоприятных воздействий на организм. Инструментальный рефлекс – приобретенный рефлекс, в котором выполнение определенной реакции в ответ на условный раздражитель является необходимым условием получения подкрепления (выработка по эффекту).

Виды и свойства синапсов. Синапсами называются специализированные контакты между нервными клетками и между нервными и эффекторными

клетками, используемые для передачи сигналов. Синапс состоит из пресинаптической части (окончание аксона, передающее сигнал), синаптической щели и постсинаптической части (структура воспринимающей клетки).

Синапсы классифицируются по местоположению, характеру действия, способу передачи сигнала.

По местоположению выделяют нервномышечные, аксосоматические, аксоаксональные, оксодендритические, дендросоматические.

По характеру действия синапсы могут быть возбуждающими и тормозящими.

По способу передачи сигнала делятся на электрические, химические, смешанные.

Свойства синапсов:

- 1) для химических синапсов характерно одностороннее проведение возбуждения с пресинаптической на постсинаптическую мембрану;
- 2) синапсы обладают низкой лабильностью, или низкой работоспособностью;
- 3) передача возбуждения через синапс под влиянием нервного импульса осуществляется с определенной задержкой, называемой синаптической задержкой, что связано с химическим способом передачи возбуждения;
- 4) утомляемость синапса, развиваемая в результате длительного высокочастотного стимулирования;
- 5) наличие медиатора в пресинаптической части синапса;
- 6) специфичность синапса.

Понятие о медиаторах (лат. *mediator* – посредник) – биологически активные вещества, выделяемые нервным окончанием и являющиеся посредниками в процессе синаптической передачи. Медиаторы могут быть возбуждающие и тормозные. Возбуждающие (ацетилхолин, норадреналин, дофамин, серотонин, глутаминовая кислота, вещество Р) вызывают деполяризацию постсинаптической мембраны и появление возбуждающего постсинаптического потенциала действия. Тормозные (ГАМК, глицин) вызывают гиперполяризацию постсинаптической мембраны и появление тормозного постсинаптического потенциала.

Физиология нервной деятельности.

Функции спинного и головного мозга.

Вегетативная нервная система

Нервная система представляет собой совокупность анатомически и функционально взаимосвязанных структур, обеспечивающих регуляцию и координацию деятельности организма как единого целого и взаимодействие его с окружающей внешней средой. Она регулирует чувствительные, двигательные и вегетативные функции организма животных и человека.

По топографическому принципу различают центральную и периферическую нервную систему. Центральная нервная система у высших животных и человека состоит из спинного мозга и головного мозга с его отделами (продолговатый, средний, промежуточный, мозжечок, большие полушария). Периферическая нервная система представлена нервами и нервными узлами (ганглиями).

По функциональному принципу нервную систему делят на два отдела – *соматический* (иннервирует поперечнополосатую мускулатуру) и *вегетативный* (или *автономный*, иннервирующий внутренние органы, сосуды, железы).

Спинной мозг позвоночных животных выполняет проводниковую и рефлекторную функции. *Проводниковая функция* спинного мозга осуществляется белым веществом, образованным нервными волокнами. *Комиссуральные* волокна соединяют функционально однородные, но противоположные по расположению участки спинного мозга. *Ассоциативные* осуществляют односторонние связи между отдельными сегментами спинного мозга. *Проекционные* волокна связывают спинной мозг с различными отделами головного мозга. В зависимости от направления движения нервных импульсов проводящие пути спинного мозга делят на *восходящие* и *нисходящие*.

Рефлекторная функция спинного мозга обеспечивается нервными центрами, образованными серым веществом. В спинном мозге расположены все двигательные центры, за исключением тех, которые контролируют мышцы головы и шеи. Среди *двигательных* спинномозговых рефлексов можно выделить рефлексы мышц-антагонистов, защитные, собственные рефлексы мышц. К спинномозговым относятся также *висцеромоторные* рефлексы, которые начинаются с возбуждения рецепторов внутренних органов и проявляются двигательной активностью поперечно-полосатой мускулатуры. *Вегетативные* рефлексы осуществляются при участии симпатических и парасимпатических нейронов и связаны с регуляцией обмена веществ и деятельности внутренних органов. Симпатические нервные волокна отходят от грудного отдела и верхних сегментов поясничного отдела спинного мозга. Парасимпатические – от крестцового отдела спинного мозга и от продолговатого и среднего мозга.

Активация симпатического отдела вегетативной нервной системы вызывает повышение артериального давления за счет сужения сосудов кожи, пищеварительного тракта, повышения тонуса магистральных сосудов. При этом сосуды головного мозга, сердца и скелетных мышц расширяются. Усиливается работа сердца – увеличиваются сила и частота сердечных сокращений, возбудимость миокарда и скорость проведения возбуждения по миокарду. Следствием возбуждения симпатических нервов также является расширение бронхов и увеличение легочной вентиляции, повышение свертываемости крови, уровня глюкозы в крови, повышение чувствительности рецепторов, расширение зрачков, усиление секреции адреналина. Вместе с тем происходит замедление перистальтики желудка и кишечника, расслабление желчного пузыря, сокращение сфинктеров.

Возбуждение парасимпатического отдела вегетативной нервной системы вызывает эффекты, противоположные описанным выше.

Симпатический отдел вегетативной нервной системы активируется при повышенных физических и эмоциональных нагрузках, в стрессорных условиях, при этом повышается уровень обмена веществ. Парасимпатический отдел функционирует преимущественно в состоянии покоя.

Вегетативные центры спинного, продолговатого и среднего мозга находятся под контролем вышележащих отделов головного мозга. Главным подкорковым центром регуляции вегетативных функций является гипоталамус, который, в свою очередь, находится под регулирующим влиянием коры больших полушарий.

Непосредственным продолжением спинного мозга является *продолговатый мозг*.

Через продолговатый мозг проходят все восходящие и нисходящие проводящие пути, в этом заключается его *проводниковая* функция. Ядра восходящих путей и черепных нервов, расположенные в продолговатом мозге, осуществляют *сенсорную* функцию – здесь происходит первичный анализ силы и качества раздражителей (вкусовых, слуховых, вестибулярных, а также кожной и висцеральной чувствительности).

Продолговатый мозг выполняет рефлекторную функцию. В нем находятся центры многих рефлексов – защитных (кашля, чихания, слезоотделения, мигательный, рвотный), пищевых, поддержания позы. Здесь также располагаются центры регуляции висцеральных функций – дыхательный, сосудодвигательный, регуляции сердечной деятельности. Таким образом, продолговатый мозг является жизненно важным отделом головного мозга.

Мозжечок, претерпевший в ходе эволюции значительные морфофункциональные преобразования, у млекопитающих состоит из трех отделов. Древний мозжечок, связанный с вестибулярными ядрами заднего мозга, осуществляет регуляцию мышечного тонуса и участвует в поддержании равновесия. Старый мозжечок, взаимодействуя со спинномозговыми центрами, регулирует и контролирует произвольную двигательную активность. Наиболее «молодыми» являются связи мозжечка с корой больших полушарий. Эти связи позволяют мозжечку участвовать в контроле за сложными высокоорганизованными координированными произвольными движениями.

Мозжечок также включен в систему регуляции вегетативных функций – он обеспечивает такой уровень функционирования висцеральных систем, который является оптимальным при данных физических нагрузках.

Средний мозг осуществляет первичную переработку зрительной и слуховой информации, участвует в формировании ориентировочного рефлекса на свет и звук. Звуковой раздражитель вызывает настораживание животного, поворот ушных раковин, головы, туловища в сторону источника звука. Появление в поле зрения какого-либо объекта является стимулом для включения глазодвигательных рефлексов, и зрительные оси фиксируются на рассматриваемом предмете. Нечеткость возникшего на сетчатке изображения вызывает необходимость включения реакции аккомодации. *Аккомодация* – это

способность глаз приспособливаться к четкому видению предметов, находящихся от них на разном расстоянии. При рассматривании близких предметов хрусталик становится более выпуклым, происходит сужение зрачка. При рассматривании удаленных предметов хрусталик становится менее выпуклым, а диаметр зрачка увеличивается.

Средний мозг участвует в регуляции мышечного тонуса, а двигательные реакции являются важным компонентом ориентировочного рефлекса.

Промежуточный мозг морфологически и функционально можно разделить на три части – таламус, эпителиамус и гипоталамус.

В таламусе имеются четыре типа ядер. Через *проекционные* ядра в специфические сенсорные зоны коры передается информация от органов чувств. Разрушение этих ядер приводит к выпадению соответствующего вида чувствительности. *Моторные* ядра включены в систему регуляции двигательной активности. *Ассоциативные* ядра выполняют интегративную функцию, объединяя как таламические ядра, так и различные зоны коры больших полушарий. *Неспецифические* ядра таламуса оказывают активирующее восходящее влияние на кору, поддерживают оптимальный уровень возбудимости и тонус корковых нейронов.

Гипоталамус является важным центром регуляции висцеральных, поведенческих и эмоциональных реакций. Его функции направлены на поддержание гомеостаза. Важной особенностью гипоталамических нейронов является их высокая чувствительность к разнообразным факторам – температуре, осмотическому давлению, химическому составу крови, омывающей головной мозг. Возбуждение соответствующих центров (например, терморегуляции, жажды, голода и насыщения) вызывает определенные поведенческие реакции, эмоционально окрашенные и сопровождающиеся вегетативными изменениями. Вторая отличительная особенность ряда гипоталамических ядер – способность к секреции нейрогормонов. В этом заключается его эндокринная функция.

Наиболее сложные функции выполняет *кора больших полушарий*. В ходе эволюции произошла кортикализация функций, то есть все нижележащие мозговые центры получили корковое представительство. Благодаря этому кора контролирует функции различных систем организма. При участии коры осуществляется прием, переработка, хранение и воспроизведение информации. Кора больших полушарий обеспечивает взаимодействие организма с внешней средой за счет системы безусловных и условных рефлексов, является материальной основой психической деятельности, осуществляет высшие психические функции – сознание, мышление, речь, участвует в формировании целенаправленного поведения (постановка цели, создание программы действий и контроль ее реализации).

Физиология мышечной ткани.

Механизм мышечного сокращения. Регуляция работы мышц

У всех высших животных важнейшими исполнительными органами (эффекторами) являются мышцы. По сравнению с другими тканями организма мышечная имеет наибольшую массу – более 40% массы тела у людей среднего возраста.

Все мышцы позвоночных можно разделить на 2 типа – гладкие и поперечнополосатые. *Гладкие мышцы* позвоночных входят в состав кожи и стенок полых органов. Они иннервируются вегетативным (автономным) отделом нервной системой и потому не подчиняются воле человека. *Поперечнополосатые мышцы* образуют двигательный аппарат скелета, глазодвигательный, жевательный и некоторые другие важные двигательные аппараты. Эти мышцы иннервируются соматическим отделом нервной системы. Исключение составляет сердечная мышца. Миокард относят к поперечнополосатым мышцам, так как в строении сердечной и скелетных мышц много общего. Однако из-за того, что сердечная мышца обладает особыми свойствами, её иногда выделяют в отдельную группу.

Скелетные мышцы состоят из большого количества мышечных волокон. Это многоядерные структуры, образующиеся на ранних стадиях развития организма при слиянии клеток-миобластов. У человека число волокон в мышце увеличивается до 4-5 месяцев после рождения и затем практически не изменяется. При рождении ребёнка толщина (диаметр) волокна составляет примерно 0,2 толщины волокна у взрослых людей. Диаметр волокон может значительно изменяться под влиянием тренировки. Мышечные волокна лежат в соединительно-тканном футляре и крепятся к сухожилиям, связанным со скелетом. Если волокна располагаются параллельно продольной оси мышцы, то такая мышца относится к параллельно-волокнистому типу. В других мышцах волокна располагаются косо, прикрепляясь с одной стороны к центральному сухожильному тяжу, а с другой – к наружному футляру. Такие мышцы на продольном срезе похожи на перо птицы, в связи с этим их относят к перистому типу. Мышцы с разным расположением волокон обладают неодинаковой силой. Сила мышцы при прочих равных условиях пропорциональна площади её *физиологического сечения*, то есть площади поверхности, пересекающей все действующие мышечные волокна. Таким образом, при равном диаметре мышцы с продольным расположением волокон обладают меньшей силой, чем мышцы перистого типа, так как у первых геометрическое и физиологическое сечения совпадают, а у последних физиологическое сечение значительно больше.

Различают изотоническое и изометрическое сокращения. При *изотоническом* сокращении происходит укорочение мышцы, но не меняется степень её напряжения. Если раздражать мышцу, предварительно закрепив неподвижно оба её конца, то она будет напрягаться, не укорачиваясь. Это – *изометрическое* сокращение.

Ответная реакция мышц на раздражение зависит от силы и частоты наносимых стимулов. При действии раздражителей допороговой силы мышечные волокна не сокращаются. Если порог раздражения достигнут, то отдельное волокно сокращается с максимальной силой. Такой тип реагирования называется закон «*всё или ничего*». Иная картина наблюдается при раздражении целостной скелетной мышцы. Амплитуда её сокращений увеличивается по мере увеличения силы раздражителя. Зависимость силы сокращения мышцы от силы раздражения называется закон *градуального реагирования*. Как объяснить различия свойств отдельного волокна и мышцы? Многочисленные волокна, входящие в состав скелетной мышцы, сокращаются по закону "всё или ничего", но все они обладают разной возбудимостью. При усилении раздражения в ответную реакцию вовлекаются всё менее чувствительные волокна, что приводит к увеличению силы сокращения. Благодаря этому организм получает возможность совершать плавные, соразмерные движения. Сердечная мышца сокращается по закону «всё или ничего». Её волокна за счет особых вставочных дисков соединяются в единую сеть, что обеспечивает их одновременное возбуждение, а, следовательно, и максимальное сокращение. Так сердце приспособлено к выполняемой им насосной функции.

Ответная реакция мышц зависит также от частоты наносимых раздражений. При небольшой частоте (для икроножной мышцы лягушки – 1-5 импульсов в секунду) регистрируются одиночные сокращения. При увеличении частоты электрических импульсов мышца не успевает расслабиться к моменту поступления нового сигнала, и в результате суммации одиночных сокращений возникает тетаническое сокращение, или тетанус. При частоте примерно 10-35 импульсов в секунду происходит неполное слияние одиночных сокращений и наблюдается зубчатый тетанус. При бóльших частотах наблюдается полное слияние отдельных сокращений, и регистрируется гладкий тетанус.

Строение мышечного волокна. Каждое мышечное волокно покрыто электровозбудимой мембраной – сарколеммой. По общему плану строения она сходна с мембранами других клеток, но имеет одну важную особенность. Сарколемма образует регулярные Т-образные впячивания – трубочки диаметром около 50 нм, что увеличивает площадь и общую электрическую ёмкость мембраны. Кроме того, Т-система образует контакты с саркоплазматическим ретикулумом (эндоплазматическая сеть), что важно в функциональном отношении. Характерной чертой поперечнополосатого мышечного волокна является наличие в его протоплазме большого количества параллельно расположенных нитей диаметром порядка 1 мкм – миофибрилл. Они погружены во внутриклеточную жидкость, которая называется саркоплазма. Особый способ их организации и высокая степень упорядоченности приводят к возникновению видимой в световой микроскоп поперечной исчерченности волокон. Светлые оптически изотропные I диски делятся пополам очень тонкой Z линией, а в центральной части темных анизотропных A дисков расположена широкая H полоска. Комплекс из одного темного и двух прилежащих к нему половин светлых дисков, ограниченных Z

линиями, называется саркомером (рис. 10). Саркомер является функциональной единицей мышечного волокна.

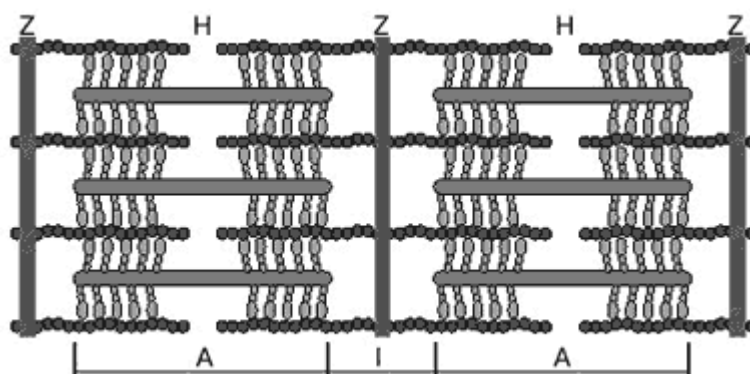


Рис.10. Строение саркомера

Электронно-микроскопическое и биохимическое исследование миофибрилл показало, что они состоят из нитей (филаментов) двух типов. Толстые (диаметром 10 нм) филаменты образованы миозином и входят в состав тёмных дисков. Светлые диски образованы тонкими актиновыми нитями, диаметр которых около 5 нм.

Миозин – это белок с молекулярной массой около 500000 Д, состоящий из фибриллярной части («хвоста») и глобулярного участка, который представлен двумя одинаковыми «головками». Молекулы миозина расположены в нити таким образом, что головки регулярно распределяются по всей длине кроме небольшого срединного участка, где их нет. В тех местах, где актиновые и миозиновые нити перекрываются, миозиновые головки могут прикрепляться к соседним актиновым нитям, образуя акто-миозиновые мостики.

Актиновые филаменты состоят из актина, тропонина и тропомиозина. Актин – белок с молекулярной массой 42000 Д, представляет собой двойную спираль и является основой тонких нитей миофибрилл. Тропонин и тропомиозин – вспомогательные белки, служащие для включения и выключения сократительного механизма.

Актиновые и миозиновые филаменты расположены в миофибриллах таким образом, что тонкие нити могут свободно скользить между толстыми. Вследствие этого при пассивном растяжении мышцы длина светлых дисков увеличивается, а при сокращении уменьшается при неизменной длине тёмных. Разнообразные исследования привели к следующим представлениям о механизме мышечного сокращения.

При возбуждении мышечного волокна происходит выделение ионов Ca^{+2} из саркоплазматического ретикулума в саркоплазму. Ионы Ca^{+2} через систему тропонин-тропомиозин приводят в активное состояние сократительный аппарат мышечного волокна. Головки миозина соединяются с актином, и происходит «сгибание» акто-миозинового мостика и перемещение нити актина на один шаг – 20 нм с последующим разрывом мостика. Энергию на этот акт даёт распад макроэргической фосфатной связи. После этого из-за падения в саркоплазме

концентрации Ca^{+2} актин блокируется, а миозин опять фосфорилируется за счет АТФ – система готова к следующему циклу. Огромное множество акто-миозиновых мостиков работает вразнобой, и поэтому их общая тяга оказывается равномерной во времени.

**Физиология пищеварения. Пищеварительные ферменты.
Процессы всасывания в кишечнике (фильтрация, осмос, диффузия).
Нейрогуморальная регуляция функции пищеварительных желез**

Пищеварение – сложный физиологический и биохимический процесс физических, физико-химических и химических изменений принятой пищи в пищеварительном тракте. В процессе этого компоненты пищи сохраняют свою пластическую и энергетическую ценность; утрачивают видовую специфичность, приобретают свойство быть усвоенными организмом и включенными в его обмен веществ.

Изменения пищи состоят в ее размельчении, набухании, растворении, в последовательной деградации питательных веществ (нутриентов) в результате действия на них гидролитических ферментов секретов пищеварительных желез и энтероцитов. Эти процессы идут в пищеварительном тракте в определенной последовательности.

В зависимости от происхождения гидролитических ферментов пищеварение делят на три типа (А.М.Уголев): собственное, симбионтное и аутолитическое.

Собственное пищеварение осуществляется ферментами, синтезированными данным микроорганизмом: его железами, эпителиальными клетками – ферментами слюны, желудочного и поджелудочного соков, эпителия тонкой кишки.

Симбионтное пищеварение – гидролиз питательных веществ ферментами, синтезированными симбионтами макроорганизма – бактериями и простейшими желудочно-кишечного тракта и происходит у человека в основном в толстой кишке. Клетчатка пищи переваривается ферментами симбионтов.

Аутолитическое пищеварение осуществляется за счет экзогенных гидролаз, которые поступают в организм в составе принимаемой пищи. Особенно важно для новорожденных, т.к. в желудочно-кишечном тракте питательные вещества материнского молока перевариваются его же ферментами.

Пищеварение в зависимости от локализации гидролиза питательных веществ делится на внутриклеточное и внеклеточное. Внутриклеточное пищеварение состоит в том, что транспортированные в клетку путем эндоцитоза вещества гидролизуются клеточными (лизосомальными) ферментами либо в цитозоле, либо в пищеварительной вакуоли.

Внеклеточное пищеварение делится на дистантное, или полостное, и контактное, или пристеночное, мембранное. Полостное пищеварение

осуществляется в полости желудочно-кишечного тракта ферментами слюны, желудочного, поджелудочного и кишечного соков.

Пристеночное или мембранное пищеварение открыто А.М.Уголевым. Оно происходит в тонком кишечнике на поверхности, образованной складками, ворсинками и микроворсинками слизистой оболочки. Пристеночное пищеварение гетерофазно, т.е. совершается в слое надэпителиальной слизи, в зоне гликокаликса и на поверхности ворсинок и их мембран.

Пищеварение в ротовой полости. Слюна образуется в ротовой полости со скоростью около 1 л в сутки. Она смачивает полость рта, облегчая, таким образом, артикуляцию, смазывает пережеванную пищу и способствует вкусовым ощущениям. Слюна очищает полость рта, обладая бактерицидным действием. Основные слюнные железы: околоушные, подчелюстные и подъязычные.

Слюноотделение находится под контролем симпатической и парасимпатической нервной систем. Индуцируют слюноотделение секреторные центры продолговатого мозга, получающие афферентные сигналы из ротовой полости и неба (вкусовые и тактильные), из носовой полости (запахи) и из высших отделов мозга (представление о пище). Парасимпатическая стимуляция вызывает образование больших объемов слюны с низким содержанием белка, а симпатическая стимуляция, вызывает секрецию относительно небольшого количества вязкой слюны из подчелюстных и подъязычных желез; при этом происходит также сужение кровеносных сосудов и сокращение слюнных протоков.

Состав слюны. Слюна состоит на 99% из воды. Наиболее важными компонентами слюны являются: в условиях покоя рН составляет 5,45-6,06, а при стимуляции повышается до 7-8. Слюнные железы секретируют различные белки – амилазу, гликопротеины, мукополисахариды, лизоцим, иммуноглобулины и вещества, определяющие группу крови. Наибольшее функциональное значение имеет амилаза, секретируемая преимущественно околоушными железами. Она гидролизует 1,4-гликозидную связь в полисахаридах, расщепляя крахмал на мальтозу и мальтотриозу.

Пищеварение в желудке. Желудок выполняет несколько функций: депонирование пищи, ее механическая, химическая и физико-химическая обработка, порционная эвакуация содержимого желудка в кишечник. Желудочный сок продуцируется железами желудка (фундальные, пилорические), расположенными в слизистой оболочке. Фундальные железы состоят из трех типов клеток: главные (секретируют пепсиногены I и II), обкладочные (образуют соляную кислоту и внутренний фактор кроветворения) и добавочные (выделяют слизь, HCO_3^-). Пилорические железы выделяют небольшое количество секрета, содержащего слизь, HCO_3^- и пепсиноген II. Ведущее значение в желудочном пищеварении имеет фундальный сок.

Клетки желудочных желез секретируют в сутки 2-3 л желудочного сока, содержащего ферменты, соли и соляную кислоту и имеет рН 1,5-1,8. В желудочном соке содержатся многие неорганические вещества: вода. Хлориды, сульфаты, фосфаты, гидрокарбонат, аммиак.

Обкладочные клетки продуцируют соляную кислоту. Ионы водорода для синтеза соляной кислоты получаются в результате диссоциации воды, а также гидратации углекислого газа и диссоциации при этом угольной кислоты. Этот процесс катализируется ферментом карбоангидразой. Транспорт ионов хлора в цитозоль сопряжен с выведением из него HCO_3^- . Работа K^+ , H^+ -АТФазы или H^+ -помпы мембраны осуществляется за счет энергии АТФ, которая перекачивает протоны из цитоплазмы в просвет желудка, где ионы водорода соединяются с ионами хлора.

Соляная кислота вызывает денатурацию и набухание белков, активирует пепсиногены, создает кислую среду, участвует в антибактериальном действии желудочного сока и регуляции деятельности пищеварительного тракта.

Регуляция желудочной секреции. Секреция желудочного сока натошак составляет у человека 10% того количества, которое секретруется при максимальной стимуляции. Адекватным стимулом для секреции служит прием пищи. Процесс секреции включает *цефалическую, желудочную и кишечную фазы.*

Механизм первой фазы (цефалической, или мозговой, или сложно-рефлекторной) был впервые изучен в лаборатории И.П.Павлова в опытах на эзофаготомированных собаках с фистулой желудка. При кормлении такой собаки пища выпадает из пищевода и не поступает в желудок, однако через 5-10 мин после начала мнимого кормления начинает выделяться желудочный сок. Аналогичные данные были получены при исследовании людей, страдающих сужением пищевода и подвергшихся вследствие этого операции фистулы желудка. Жевание пищи вызывало у людей выделение желудочного сока. Начало этой фазы связано также с ожиданием пищи, представлением о ней, ее видом, запахом и, наконец, вкусовыми ощущениями. Возникающие в разных участках мозга импульсы передаются в желудок по блуждающему нерву. При перерезке блуждающего нерва цефалическая фаза секреции исчезает. В стимуляцию желудочных желез в первую фазу включен и гастриновый механизм, это доказывается тем, что при мнимом кормлении животных в крови увеличивается содержание гастрина. Его освобождение из G-клеток опосредуется не только ацетилхолином, но и гастринрилизинг-пептидом - нейротрансмиттером аксонов постганглионарных волокон блуждающих нервов.

Желудочная фаза. Желудочную фазу секреции вызывает растяжение желудка поступающей в него пищей и химическое воздействие определенных компонентов пищи. Стимулы, связанные с растяжением желудка, передаются по нервным путям, причем и афферентные, и эфферентные сигналы – по блуждающему нерву и посредством местных интрамуральных рефлексов. Химическая стимуляция осуществляется гастрином. Основными химическими стимуляторами секреции в желудочной фазе служат продукты переваривания белков – пептиды, олигопептиды и аминокислоты, особенно, триптофан и фенилаланин, а также кальций и другие вещества, в том числе ионы магния, алкоголь и кофеин.

Кишечная фаза. Желудочную секрецию стимулируют растяжение тонкого кишечника и присутствующие в нем продукты переваривания белков. Механизм стимуляции имеет, в основном, гормональную природу, при этом активным гормоном считается энтерооксинтин.

Всасывание – процесс транспорта мономеров, воды, минеральных веществ и витаминов из полости желудочно-кишечного тракта во внутреннюю среду организма, его кровь и лимфу. Всасывание растворенных в воде питательных веществ и электролитов осуществляется в основном в тонком кишечнике. Всасывание зависит от величины поверхности, на которой оно осуществляется. У человека поверхность слизистой оболочки тонкой кишки увеличена в 300-500 раз за счет складок, ворсинок и микроворсинок. На 1 мм² поверхности слизистой оболочки тонкой кишки приходится 30-40 ворсинок, а каждый энтероцит имеет около 1700-4000 микроворсинок. На 1 мм² поверхности кишечного эпителия приходится 50-100 млн. микроворсинок.

Различные вещества всасываются посредством разных механизмов. Транспорт макромолекул и их комплексов осуществляется путем фагоцитоза и пиноцитоза. Эти механизмы объединены под названием эндоцитоза. С эндоцитозом связано внутриклеточное пищеварение. Ряд веществ попадает в клетку путем эндоцитоза, транспортируется в везикуле через клетку и выделяется из нее путем экзоцитоза в межклеточное пространство (транцитоз). Он важен в переносе веществ иммунной защиты, витаминов и других веществ из кишечника. Некоторое количество веществ может транспортироваться по межклеточным пространствам. Такой транспорт называется парацеллюлярным или персорбцией (вода, электролиты).

Всасывание основных продуктов гидролиза и электролитов в желудочно-кишечном тракте осуществляется посредством трех видов транспорта: пассивный и активный транспорт, облегченная диффузия.

Пассивный транспорт включает диффузию, осмос и фильтрацию. *Диффузия* – движение молекул и ионов из области более высокой в область более низкой концентрации. Диффузия происходит, как правило, в водном растворе.

Осмос – особый вид диффузии воды через полупроницаемую мембрану. Это движение воды через мембрану в область более высокой концентрации растворенного вещества (осмотическое давление).

Фильтрация – движение молекул воды и растворенных в ней веществ через клеточную мембрану в направлении, противоположном действию осмотического давления. Этот процесс становится возможным, если раствор в клетке находится под давлением, которое выше осмотического (гидростатическое давление).

Активный транспорт – это перенос веществ через мембраны против электрохимического или концентрационного градиента с затратой энергии и при участии специальных транспортных систем: мембранных транспортных каналов, Na⁺, K⁺ – АТФаза.

Облегченная диффузия осуществляется с помощью мембранных транспортеров (переносчиков) и не требует затрат энергии.

Всасывание углеводов. В опытах *in vivo* и *in vitro* было показано, что мономеры всасываются быстрее. Всасывание осуществляется с помощью двух механизмов:

1) активного транспорта против градиента концентрации (глюкоза, галактоза); активный транспорт может быть Na -зависимым и независимым от Na; энергия за счет гидролиза АТФ;

2) диффузии (фруктоза).

Всасывание жиров. Моноглицериды и жирные кислоты с участием желчных кислот образуют мицеллы и обеспечивают их транспорт из просвета кишечника к энтероцитам, в которые жиры проникают путем пассивной диффузии. В энтероцитах осуществляется ресинтез (обратный синтез) триглицеридов из моноглицеридов и жирных кислот. Ресинтезированные жиры из энтероцитов транспортируются в лимфу в виде хиломикрон (триглицериды, заключенные в оболочку из белка, фосфолипидов и холестерина). Хиломикроны и липопротеиды низкой плотности переходят из энтероцитов в лимфатические сосуды и через грудной лимфатический проток попадают в кровь. В дальнейшем липопротеиды гидролизуются ферментами, присутствующими в плазме крови и образующиеся при этом жирные кислоты и моноглицеролы поступают в клетки, где используются в процессе дыхания или откладываются в запас в виде жира в печени, мышцах, подкожно-жировой клетчатке, брыжейке.

Всасывание аминокислот и белка. Природные L-изомеры аминокислот подвергаются активному переносу через кишечную стенку. В этом переносе принимает участие витамин В₆. Активный перенос аминокислот – процесс энергозависимый (Na-зависимый; независимый от Na перенос). Дипептиды всасываются путем диффузии через эпителий ворсинок.

Внутренняя среда организма: кровь, тканевая жидкость, лимфа. Состав и функции крови. Группы крови. Резус-фактор

Внутреннюю среду организма составляют кровь, тканевая жидкость и лимфа. Между этими тремя жидкостями происходит непрерывный обмен, обеспечивающий клеткам получение необходимых веществ и удаление продуктов метаболизма. Постоянство внутренней среды организма – гомеостаз – поддерживается работой многих систем органов. Гомеостаз обеспечивает возможность существования организма при значительных колебаниях условий внешней среды.

Тканевая жидкость образуется из плазмы крови, проникающей в межклеточное пространство через стенки капилляров. Она омывает клетки, является средой, обеспечивающей возможность обмена веществ между ними и циркулирующей кровью. Лимфа содержится в системе лимфатических сосудов. Она является производной тканевой жидкости. В основе образования тканевой жидкости и лимфы лежат процессы фильтрации.

Кровь является разновидностью соединительной ткани. Она состоит из жидкого межклеточного вещества – плазмы (45%) и форменных элементов (55%). Соотношение объемов форменных элементов и плазмы называется гематокрит.

Плазма крови содержит 90-92% воды, 7-8% белков (альбумины, глобулины, фибриноген), 0,9% минеральных веществ. Также в плазме находятся небелковые азотистые соединения (аминокислоты, аммиак, креатинин, мочевины и др.) и безазотистые органические вещества, например, глюкоза.

Кровь выполняет многочисленные функции: дыхательную, питательную, экскреторную, гомеостатическую, регуляторную, защитную. Значительная часть крови (до 45%) находится в местах депонирования – в печени, селезенке и коже.

Эритроциты человека и млекопитающих – это безъядерные уплощенные двояковогнутые клетки, образующиеся в красном костном мозге. Их диаметр около 7-8 мкм, толщина – около 2 мкм. В 1 мкл крови взрослых мужчин содержится 4,5-5,0 млн. эритроцитов ($5,0 \cdot 10^{12}$ /л), у женщин этот показатель немного ниже – 4,0-4,5 млн. в 1 мкл ($4,5 \cdot 10^{12}$ /л). Уменьшение числа эритроцитов (эритропения) или увеличение их количества (эритроцитоз) может быть относительным или абсолютным, физиологическим или патологическим. Продолжительность жизни красных кровяных клеток – 120 дней, разрушаются они в селезенке.

Эритроциты заполнены гемоглобином. Это основной дыхательный пигмент, состоящий из белка (глобин) и небелковой части (гем). В крови взрослого мужчины гемоглобина содержится 140-160 г/л, у женщин – 125-145 г/л.

Соединение гемоглобина с кислородом называется оксигемоглобином, с углекислым газом – карбаминогемоглобином. Эти соединения нестойкие, и при низком парциальном давлении соответствующего газа распадаются. Карбоксигемоглобин – это очень прочное соединение гемоглобина с угарным газом. При его образовании нарушается дыхательная функция крови. Во всех названных соединениях степень окисления железа, входящего в состав гема, не изменяется. При действии сильных окислителей образуется метгемоглобин ($\text{Fe}^{+2} \rightarrow \text{Fe}^{+3}$).

Лейкоциты содержатся в крови в значительно меньшем количестве – 6-8 тыс. в 1мкл ($6 \cdot 10^9 - 8 \cdot 10^9$ /л). Содержание лейкоцитов может увеличиваться (лейкоцитоз) или уменьшаться (лейкопения). Причины этих изменений могут быть как физиологическими, так и патологическими. Различают зернистые (базофилы, эозинофилы и нейтрофилы) и незернистые (моноциты и лимфоциты) лейкоциты. Процентное соотношение различных групп лейкоцитов называют лейкоцитарной формулой. Образуются лейкоциты в костном мозге, а их созревание и специализация происходит в структурах тимико-лимфатической системы.

Лейкоциты выполняют защитную функцию, обеспечивая различные виды иммунитета. Неспецифический клеточный иммунитет связан с фагоцитарной

активностью лейкоцитов, неспецифический гуморальный определяется синтезом ряда веществ, например, интерферона. Специфический клеточный иммунитет связан с деятельностью Т-лимфоцитов, а специфический гуморальный – В-лимфоцитов.

Тромбоциты, или кровяные пластинки, участвуют в процессах свертывания крови. Образуются они в красном костном мозге из клеток-предшественников мегакариоцитов. В 1 мкл крови содержится 200-300 тыс. тромбоцитов ($2-3 \cdot 10^{11}$).

Кровообращение. Круги кровообращения. Артерии, вены, капилляры. Воротная система печени. Свойства сердечной мышцы

Сердце и кровеносные сосуды образуют замкнутую систему, по которой кровь движется благодаря ритмичным сокращениям сердечной мышцы. Кровеносные сосуды представлены артериями, несущими кровь от сердца, венами, по которым кровь течет к сердцу, и микроциркуляторным руслом. В кровеносной системе птиц и млекопитающих выделяют два круга кровообращения – большой и малый.

Большой круг начинается аортой, которая выходит из левого желудочка. Это самая крупная артерия. По артериям большого круга течет артериальная кровь. Она доставляет органам и тканям кислород и питательные вещества и уносит от них продукты метаболизма. Обмен газами и различными веществами между кровью и тканями происходит через стенку капилляров, состоящую из одного слоя клеток. Артериальная кровь, пройдя по системе капилляров, превращается в венозную и по системе вен возвращается к сердцу. Заканчивается большой круг кровообращения в правом предсердии, куда впадают верхняя и нижняя полые вены. Печень имеет особую систему кровоснабжения. По печеночной артерии она, как и другие органы, получает артериальную кровь. По воротной вене к печени от желудка, селезенки, кишечника поступает венозная кровь. В печени происходит обезвреживание ядов, микробов, которые могут поступать в организм через желудочно-кишечный тракт, а также освобождение крови от чрезмерных количеств полезных веществ. Так, например, избыток глюкозы откладывается в печени в виде гликогена.

Малый круг кровообращения обеспечивает кровоток через легкие. Легочный ствол, который выходит из правого желудочка и делится на правую и левую легочные артерии, несет к легким венозную кровь. В капиллярах происходит обогащение крови кислородом, и артериальная кровь по четырем легочным венам возвращается в левое предсердие. Благодаря наличию в сердце клапанов кровь течет только в одном направлении.

Цикл сердечной деятельности, состоящий из чередующихся систол и диастол, у человека в среднем длится 0,8 сек. Началом цикла является сокращение предсердий, которое продолжается 0,1 сек. Затем следует систола

желудочков продолжительностью 0,3 сек. В течение следующих 0,4 сек. и предсердия, и желудочки расслаблены – это общая пауза сердца. В это время в миокарде интенсивно протекают метаболические процессы, так как кровь беспрепятственно течет по коронарным сосудам. Кроме того, на этой стадии цикла происходит заполнение желудочков кровью на 70%, остальные 30% крови поступают в желудочки во время систолы предсердий.

Сердечная мышца обладает такими свойствами, как возбудимость, проводимость, сократимость, автоматия. Автоматия – это способность миокарда сокращаться под влиянием импульсов, возникающих в самом сердце. Эта особенность связана с наличием атипических клеток, образующих проводящую систему сердца. В трехкамерном сердце имеется два узла автоматии, от которых возбуждение диффузно распространяется по миокарду. В четырехкамерном сердце проводящая система устроена сложнее. В устье полых вен находится синоатриальный узел, в котором в результате повышенной проницаемости клеточной мембраны для ионов Na^+ возникает спонтанная деполяризация и с частотой около 70 в минуту формируются потенциалы действия. Возбуждение распространяется по предсердиям и достигает атриовентрикулярного узла, который расположен в нижней части межпредсердной перегородки у границы с желудочками. В норме его активность подавляется более частыми импульсами, идущими от вышележащего центра. Далее возбуждение проходит по межжелудочковой перегородке по пучку Гисса, который разветвляется на две ножки и оканчивается волокнами Пуркинье. Способность клеток проводящей системы к автоматии уменьшается в направлении от предсердий к верхушке сердца.

В отличие от скелетных мышц миокард сокращается по закону «все или ничего». Это объясняется наличием вставочных дисков, объединяющих кардиомиоциты в единую сеть. Вследствие этого все волокна при достижении порога раздражения сокращаются одновременно, а значит с максимальной силой. Кардиомиоциты не способны к тетаническому сокращению, что также отличает их от поперечнополосатых волокон скелетных мышц. Такая особенность связана с длительным рефрактерным периодом у сердечной мышцы (до 0,3 сек. против 0,001 сек. у скелетных мышц).

Особенности кровообращения плода. Легочное дыхание у плода отсутствует, поэтому малый круг кровообращения не функционирует. Из правого предсердия большая часть крови проходит через овальное окно в межпредсердной перегородке в левое предсердие, минуя легочный круг кровообращения. Некоторое количество крови из правого предсердия все-таки течет в правый желудочек, а из него – в легочную артерию, но в легкие не поступает. Вместо этого кровь направляется по артериальному (боталлову) потоку прямо в аорту. После родов внезапное расправление легких снижает сопротивление току крови через легочные капилляры, и в них направляется больше крови, чем в боталлов проток. Это снижает давление в легочных артериях. Одновременно с этим перевязка пуповины препятствует току крови через плаценту, это увеличивает объем крови, протекающей через тело новорожденного, и ведет к внезапному повышению давления в аорте и левой

половине сердца. В результате этого клапаны, прикрывающие овальное окно, закрываются и препятствуют току крови из правого предсердия в левое. Позже это отверстие полностью зарастает. Также перестает функционировать боталлов проток – спустя несколько часов после рождения под влиянием высокого парциального давления кислорода сокращаются мышцы его стенки и выключают этот сосуд из системы кровотока.

Нейро-гуморальная регуляция работы сердца и кровяного давления. Рефлексогенные зоны. Роль гормонов в регуляции сердечно-сосудистой деятельности

Нервная регуляция работы сердца осуществляется при участии вегетативной нервной системы. Симпатический отдел оказывает стимулирующее влияние на работу сердца. При раздражении симпатического нерва увеличивается частота и сила сокращений, повышается возбудимость и проводимость миокарда. При возбуждении парасимпатического блуждающего нерва происходят противоположные изменения. Тонус ядер блуждающего нерва, расположенных в продолговатом мозге, у взрослого организма выражен достаточно сильно, поэтому при перерезке нерва вследствие прекращения его тормозных влияний частота и сила сердечных сокращений увеличиваются. Тонус симпатических нервов выражен очень слабо.

В нервной регуляции сердечной деятельности большую роль играют обратные связи. В кровеносных сосудах имеются разнообразные рецепторы, возбуждение которых отражается на тонусе ядер блуждающего нерва. Но в дуге аорты, в области бифуркации сонной артерии, в устье полых вен плотность рецепторов наибольшая. Места скопления рецепторов называются рефлексогенными зонами. Растяжение сосудистой стенки при повышении давления в артериях возбуждает барорецепторы. Чем выше давление крови, тем чаще афферентная импульсация. Следствием этого является повышение тонуса центра блуждающего нерва и ослабление сердечной деятельности. Если давление повышается в правом предсердии или в устье полых вен, то работа сердца усиливается. С этих же рефлексогенных зон осуществляются сосудодвигательные рефлексы (с барорецепторов – депрессорные, с хеморецепторов – прессорные). От рецепторов рефлексогенных зон информация о состоянии сосудов поступает в сосудодвигательный центр, расположенный в продолговатом мозге. Сосудодвигательный центр состоит из сосудосуживающего и сосудорасширяющего отделов, которые находятся в реципрокных взаимоотношениях. Влияния, идущие от сосудосуживающего центра продолговатого мозга, приходят к нервным центрам симпатической части вегетативной нервной системы, расположенным в боковых рогах грудных сегментов спинного мозга. Сосудорасширяющий центр понижает тонус сосудосуживающего отдела, снижая эффект сосудосуживающих нервов.

Гуморальная регуляция. К факторы, усиливающим работу сердца, относятся: катехоламины, глюкагон, ангиотензин, кортикостероиды, гормоны

щитовидной железы. Сосудосуживающие вещества: адреналин и норадреналин, вазопрессин, серотонин. Сосудорасширяющие факторы: ацетилхолин, гистамин.

Гемодинамические факторы, влияют на артериальное давление: минутный объем кровообращения, общее периферическое сосудистое сопротивление, напряжение стенок аорты и ее крупных ветвей, создающее эластическое сопротивление, объем циркулирующей крови и вязкость крови.

Физиология дыхания. Механизм вдоха и выдоха. Опыт Фредерика. Рефлекс Геринга-Брейера. Нейро-гуморальная регуляция дыхания

Дыхание – это непрерывный обмен газов между организмом и окружающей средой. У одноклеточных организмов имеется *диффузное* дыхание - непосредственное проникновение газов через оболочку клетки. У низших многоклеточных, например, у червей, низших насекомых, обмен газами происходит через клетки поверхности тела (*кожное* дыхание). Кожное дыхание играет большую роль и у низших позвоночных (рыб, амфибий, пресмыкающихся), у которых имеются специальные органы дыхания. Органами водного дыхания являются жабры, имеющие разнообразное строение (*жаберное* дыхание), а органами воздушного дыхания – трахеи и легкие (*трахейное, легочное* дыхание). У рептилий и амфибий газообмен осуществляется через кожу и легкие (*легочное* дыхание). У млекопитающих и человека газообмен почти полностью совершается в легких.

Дыхание разделяется на внешнее и внутреннее. *Внешнее*, или легочное, дыхание – обмен газами, который совершается через поверхность легких между кровью и воздухом, находящимся в легких. *Внутреннее*, или тканевое, дыхание – обмен газами между тканями и кровью.

Дыхательные движения. В акте дыхания легкие играют пассивную роль. Поступление воздуха в легкие при вдохе и удаление воздуха из легких при выдохе происходит благодаря сокращению и расслаблению дыхательных мышц, которые играют в акте дыхания активную роль. *При вдохе* сокращаются: диафрагма, межреберные и межхрящевые мышцы, увеличивается объем грудной клетки в сагиттальном и фронтальном направлении, эластически растягиваются легкие и при этом давление в легких понижается и становится ниже атмосферного (на 3-4 мм рт.ст.). Поэтому воздух через дыхательные пути извне устремляется в легкие. Так происходит вдох. *Выдох* – расслабление дыхательных мышц, уменьшение объема грудной клетки, повышение давления в грудной клетке, сжатие легких и воздух покидает их.

Жизненная емкость легких. При спокойном дыхании взрослый человек вдыхает и выдыхает в среднем 500 см^3 воздуха – *дыхательный* объем. Объем воздуха ($140-160 \text{ см}^3$) находится в дыхательных путях (ротовая полость, носоглотка, гортань, трахея, бронхи) – *вредное* пространство, или *мертвое*. Следовательно, в легочные альвеолы поступает только $340-360 \text{ см}^3$ воздуха. Если после спокойного вдоха сделать дополнительный максимальный вдох, то

можно в среднем набрать в легкие еще 1500 см^3 воздуха. Этот объем называется *дополнительным*. Если после спокойного выдоха сделать дополнительный максимальный выдох, то он составит 1500 см^3 – *резервный* воздух. Все три объема: дыхательный, дополнительный и резервный составляют жизненную емкость легких (ЖЕЛ). У человека ЖЕЛ составляет 3-4 дм³. *Остаточный* объем воздуха (1200 см^3) удалить из легких практически невозможно. Дышавшее легкое всегда содержит воздух. Поэтому легочная ткань в воде не тонет.

Опыт Фредерика. Опыт Фредерика заключается в том, что под наркозом сонная артерия одной собаки соединяется с сонной артерией другой собаки таким образом, чтобы головной мозг каждой собаки получал кровь из тела другого животного. Если давать вдыхать одной из собак углекислый газ, то вентиляция легких увеличивается не у нее, а у другой собаки. Этот опыт доказывает, что изменение газового состава вдыхаемого воздуха приводит к увеличению частоты дыхания.

Рефлекторная регуляция дыхания. Рефлекторная регуляция дыхания осуществляется благодаря обширным связям нейронов дыхательного центра с многочисленными механорецепторами дыхательных путей и альвеол легких и рецепторов сосудистых рефлексогенных зон. В дыхательных путях человека находятся следующие типы механорецепторов: 1) ирритантные, или быстроадаптирующиеся, рецепторы слизистой оболочки дыхательных путей; 2) рецепторы растяжения гладких мышц дыхательных путей; 3) J-рецепторы.

Рефлексы со слизистой оболочки полости носа. Раздражение ирритантных рецепторов слизистой оболочки полости носа вызывает сужение бронхов, голосовой щели, Защитный рефлекс проявляется у новорожденных при погружении в воду: возникает остановка дыхания, препятствующая проникновению воды в верхние дыхательные пути.

Рефлексы с глотки. Механическое раздражение рецепторов слизистой оболочки задней части полости носа вызывает сильнейшее сокращение диафрагмы, межреберных мышц, а следовательно вдох, который открывает дыхательный путь через носовые ходы (аспирационный рефлекс). Рефлекс выражен у новорожденных.

Рефлексы с рецепторов бронхиол. Многочисленные миелинизированные рецепторы находятся в эпителии внутрилегочных бронхов и бронхиол. Их раздражение вызывает гиперпноэ, бронхоконстрикцию, сокращение гортани, гиперсекрецию слизи, но никогда не сопровождается кашлем.

Рефлекс Геринга-Брейера. Растяжение легких рефлекторно тормозит вдох и вызывает выдох. Перерезка блуждающих нервов устраняет рефлекс. Нервные окончания, расположенные в бронхиальных мышцах, играют роль рецепторов растяжения легких. Их относят к медленно адаптирующимся рецепторам растяжения легких. Рефлекс Геринга-Брейера контролирует глубину и частоту дыхания.

Хеморефлексы дыхания. Гипоксия и понижение рН крови (ацидоз) вызывают усиление вентиляции, а гипероксия и повышение рН крови (алкалоз) – понижение вентиляции или апноэ. Адекватным раздражителем для

периферических хеморецепторов является уменьшение содержания кислорода в артериальной крови, а для центральных хеморецепторов – увеличение концентрации водородных ионов. Периферические хеморецепторы находятся в каротидных и аортальных рефлексогенных зонах. Сигналы от артериальных хеморецепторов по синокаротидным и аортальным нервам поступают к нейронам ядра продолговатого мозга, а затем переключаются на нейроны дыхательного центра. Центральные хеморецепторы локализованы в различных ядрах дыхательного центра.

Дыхательный центр. Н.А.Миславский (1885) выяснил, что нейроны дыхательного центра находятся в дорсомедиальной и вентролатеральной областях продолговатого мозга. Дыхательные нейроны, активность которых вызывает инспирацию или экспирацию, называются соответственно инспираторными и экспираторными нейронами. Инспираторные и экспираторные нейроны иннервируют дыхательные мышцы (диафрагму и межреберные мышцы)

В опытах с перерезками мозга было установлено, что римическая активность задается нейронами моста (пневмотаксический центр) и продолговатого мозга.

Физиология выделения. Основные функции почек.

Строение нефрона. Механизм мочеобразования. Процессы фильтрации, реабсорбции и секреции. Нейро-гуморальная регуляция мочеобразования

Почки представляют пару бобовидных органов, лежащих в брюшной полости. У человека одна почка весит около 150 г. Структурно-функциональной единицей почек является нефрон. В каждой почке человека содержится около 1 млн. нефронов. Каждый нефрон начинается почечным, или мальпигиевым, тельцем – двустенной капсулой клубочка (капсула Шумлянского-Боумана), внутри которой находится клубочек капилляров. Капсула переходит в проксимальный извитый каналец. Следующий отдел нефрона – тонкая нисходящая часть петли Генле, которая переходит в толстую восходящую часть петли. Далее берет начало дистальный отдел извитого каналца. Конечный отдел нефрона – короткий связующий каналей, который впадает в собирательную трубку.

Основные функции почек:

- 1) поддержание постоянства концентрации осмотически активных веществ (осморегуляция);
- 2) регуляция ионного состава крови (ионная регуляция);
- 3) регуляция кислотно-щелочного равновесия (стабилизация рН крови);
- 4) волюморегуляция – обмен крови и внеклеточной жидкости (волюморегуляция);
- 5) экскреция продуктов азотистого обмена и чужеродных веществ, избытка аминокислот и глюкозы (экскреторная);

- б) участие в метаболизме белков, липидов, углеводов (метаболическая функция);
- 7) регуляция артериального давления, эритропоэза, модуляция гормональных эффектов, благодаря секреции биологически активных веществ (инкреторная функция).

Методы изучения функций почек:

- 1) наложение фистулы мочевого пузыря;
- 2) микропункция и микроперфузия;
- 3) микроэлектродная техника;
- 4) метод клиренса (сопоставление концентрации определенных веществ в крови и моче;
- 5) исследование метаболизма отдельных участков почечных канальцев, с помощью метода микродиссекции, использование тканевых культур;
- б) электронная цитохимия, биохимия, иммунохимия, молекулярная биология, электрофизиология.

Процесс мочеобразования. Образование конечной мочи является результатом трех последовательных процессов:

1. *Клубочковая, или гломерулярная, фильтрация* – ультрафильтрация безбелковой жидкости из плазмы крови в капсулу почечного клубочка, в результате чего образуется первичная моча. Фильтрация воды и растворенных веществ из плазмы крови происходит через клубочковый фильтр, который непроницаем для крупномолекулярных веществ. Процесс фильтрации обусловлен гидростатическим давлением крови, гидростатическим давлением в капсуле клубочка и онкотическим давлением белков плазмы крови. Общая поверхность капилляров клубочка больше общей поверхности тела человека и достигает $1,5 \text{ м}^2$ на 100 г массы почки. *Фильтрующая мембрана*, через которую проходит жидкость из просвета капилляра в полость капсулы клубочка, состоит из трех слоев: эндотелиальных клеток капилляров, базальной мембраны и эпителиальных клеток висцерального листка капсулы – подоцитов.

2. *Канальцевая реабсорбция* – процесс обратного всасывания профильтровавшихся вещества воды. В обычных условиях в почках человека за сутки образуется 180 л ультрафильтрата, а выделяется 1,0-1,5 л мочи, остальная жидкость всасывается в канальцах. Роль клеток различных сегментов нефрона в реабсорбции неодинакова. Обратное всасывание различных веществ обеспечивается активным и пассивным транспортом. Различают два вида активного транспорта – первично-активный и вторично-активный. Первично-активный транспорт перенос веществ против электрохимического градиента за счет энергии клеточного метаболизма и при участии $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-АТФазы}$ (транспорт ионов натрия). Вторично-активным называется перенос вещества против концентрационного градиента, но без затрат энергии (глюкоза, аминокислоты). Реабсорбция воды, хлора, мочевины осуществляется с помощью пассивного транспорта – по электрохимическому, концентрационному или осмотическому градиенту.

3. *Секреция* – клетки некоторых отделов канальца переносят из внеклеточной жидкости в просвет нефрона (секретируют) ряд органических

веществ либо выделяют в просвет канальца молекулы, синтезированные в клетке канальца против концентрационного и электрохимического градиентов (органические кислоты, калий, антибиотики).

Скорость гломерулярной фильтрации, реабсорбции и секреции регулируется в зависимости от состояния организма при участии гормонов, эфферентных нервов или локально образующихся биологически активных веществ.

Нейро-гуморальная регуляция мочеобразования. Почка служит исполнительным органом в цепи различных рефлексов, обеспечивающих постоянство состава и объема жидкостей внутренней среды. Почка может нормально функционировать во время сна после полного выключения коры больших полушарий и даже после полного выключения их связи с нервной системой.

Стимуляция почечных симпатических нервов снижает экскрецию натрия за счет понижения тока крови в почке и снижения скорости клубочковой фильтрации и усиления канальцевой реабсорбции натрия. Работа почки подчинена не только безусловно-рефлекторному контролю, но и регулируется корой больших полушарий, т. е. мочеобразование может контролироваться условно-рефлекторным путем. Анурия, наступающая при болевом раздражении, может быть воспроизведена условно-рефлекторным путем. Механизм болевой анурии основан на раздражении гипоталамических центров, стимулирующих секрецию вазопрессина нейрогипофизом. Наряду с этим усиливается активность симпатической части нервной системы и секреция катехоламинов надпочечниками, что и вызывает резкое уменьшение мочеотделения вследствие снижения клубочковой фильтрации и увеличения канальцевой реабсорбции воды. Импульсы, поступающие по эфферентным нервам почки, оказывают прямое влияние на реабсорбцию и секрецию неэлектролитов и электролитов в канальцах. Импульсы, поступающие по адренергическим волокнам, стимулируют транспорт натрия, а по холинергическим — активируют реабсорбцию глюкозы и секрецию органических кислот. Афферентные нервы почки играют существенную роль как информационное звено системы ионной регуляции.

Нейро-гуморальная регуляция функции почек осуществляется гормонами (альдостерон, антидиуретический гормон, тироксин и др.). Альдостерон усиливает реабсорбцию натрия и хлора и секрецию калия в канальцах почек. АДГ увеличивает реабсорбцию воды в канальцах, что вызывает уменьшение образования мочи. Рефлекторная регуляция выделения антидиуретического гормона в кровь имеет большое значение для регуляции диуреза. Повышение осмотического давления в тканях раздражает осморорецепторы и рефлекторно вызывает усиление секреции АДГ, а падение осмотического давления тормозит секрецию гормона, что вызывает увеличение диуреза. Тироксин — гормон щитовидной железы увеличивает мочеотделение, угнетая реабсорбцию воды.

Искусственная почка и пересадка почки. Для временного замещения некоторых функций почек во время острой и хронической недостаточности, а также постоянно у больных с удаленными почками используется аппарат

«искусственная почка». Он представляет собой диализатор, в котором через поры полупроницаемой мембраны кровь очищается от шлаков, в результате чего нормализуется ее состав. Сконструированы десятки различных типов аппаратов искусственной почки – спиральный, улиточный, пластинчатый. В этих аппаратах используются пленки, радиус пор в которых около 3 нм. Через эти поры проходят (к и в почечном клубочке) низкомолекулярные компоненты плазмы, но не проникают белки. По одну сторону пленки непрерывно протекает кровь пациента, поступающая из артерии и после прохождения через аппарат вливаемая в его вену, по другую сторону находится раствор для диализа. Он по ионному составу и осмотической концентрации подобен плазме крови. Больного подключают к аппарату искусственной почки 2-3 раза в неделю. С помощью этого метода удается поддерживать жизнь больному более 25 лет. Один сеанс гемодиализа длится несколько часов.

Пересаженная почка, лишенная связи с нервной системой, начинала работать автономно, как только в ней восстанавливали кровоток.

Железы внутренней секреции. Свойства гормонов. Секреция гормонов. Регуляция синтеза и секреции гормонов. Механизм рецепции гормонов. Роль аденилатциклазы. Кальмодулин и роль кальция в передаче сигнала с гормональной молекулы. Фосфоинозитольный и диацилглицероловый механизмы рецепции

К эндокринным железам относят гипоталамус, гипофиз, щитовидную железу, околощитовидные железы, надпочечники, поджелудочную железу (островковый аппарат), половые железы (яичники и семенники), тимус, эпифиз. Эндокринной активностью обладает плацента. Кроме того, эндокринные клетки присутствуют в некоторых органах и тканях, в частности в пищеварительном тракте, образуя энтеринную систему, почках (юктагломерулярные клетки), сердечной мышце, вегетативных ганглиях. Эти клетки образуют так называемую диффузную эндокринную систему. Общей функцией для всех желез внутренней секреции является синтез гормонов. Термин «гормон» впервые использовали Бейлис и Старлинг в 1905 г. при описании секретина – вещества, продуцируемого желудочно-кишечным трактом. Считается, что этот термин – производное от греческого слова (*hormao*), означающего «побуждение или возбуждение». Гормон – это химическое вещество, которому присущи следующие свойства:

1. *Высокая биологическая активность.* Гормоны оказывают физиологическое действие в малых концентрациях (мкг, нг, пг, фг/100 мл). Никакие другие химические вещества, кроме гормонов, не эффективны в столь малых дозах.

2. *Специфичность гормонов.* Каждый гормон характеризуется определенной, присущей только ему, химической структурой, местом синтеза и функцией. Дефицит какого-либо гормона не может быть восполнен другим гормоном или биологически активным веществом.

3. *Секретируемость железой.* Казалось бы это свойство не требует пояснений. Вместе с тем, следует отметить, что ряд специфических биологических веществ образуется в эндокринной железе в качестве промежуточных продуктов биосинтеза гормона или их метаболитов, но при этом не секретируются в кровь в обычных условиях. К таким соединениям относятся: например, 11-дезоксикортикостерон (ДОК) и, образующийся в коре надпочечников и обладающий биологической активностью, но не секретируемый в норме в кровь.

4. *Дистантность действия.* Гормоны, как правило, переносятся далеко от места их образования и оказывают действие на отдаленные ткани и органы. Этим они отличаются от медиаторов, действующих локально.

Секреция гормонов – совокупность процессов, обуславливающих освобождение биосинтезированных гормонов из эндокринных клеток в кровь и лимфу. Секреторные процессы протекают спонтанно, обеспечивая некий базальный уровень гормонов в циркулирующих жидкостях (крови, лимфе, спинномозговой жидкости). Секреция осуществляется эндокринными клетками в покое и в условиях стимуляции не непрерывно, а импульсно, отдельными дискретными порциями – пульсаторный тип.

Химическая структура гормонов различна:

1. Белково-пептидные гормоны – тропные гормоны гипофиза, либерины и статины, инсулин, глюкагон, кальцитонин, гастрин, секретин, холецистокинин, ангиотензин II, антидиуретический гормон, паратгормон и др.

2. Тиреоидные гормоны включают тироксин и трийодтиронин, синтез осуществляется в щитовидной железе.

3. Стероидные гормоны включают тестостерон, эстрадиол, эстрон, прогестерон, кортизол, альдостерон. Эти гормоны образуются из холестерина в корковом веществе надпочечников, а также в семенниках и яичниках.

В зависимости от путей биосинтеза гормонов секреция гормонов осуществляется следующими путями:

1. *Экзоцитоз* – секреция белково-пептидных гормонов и катехоламинов из клеточных секреторных гранул. Секреторные гранулы выполняют ряд функций:

- а) место активации пептидных прогормонов;
- б) последние этапы биосинтеза гормонов (катехоламины);
- в) место хранения гормона до момента воздействия;
- г) защита гормонов от действия цитоплазматических ферментов, способных инактивировать гормоны;
- д) транспорт гормона.

2. *Эндоцитоз* – освобождение гормонов из белково-связанной формы (тиреоидные гормоны). Секреция тиреоидных гормонов (T_3 , T_4) сопряжена с ферментативным отщеплением T_3 и T_4 от тиреоглобулина. Содержащийся в коллоиде фолликулов щитовидной железы иодированный тиреоглобулин является внеклеточной формой хранения синтезированных в железе тиреоидных гормонов. Выход гормонов из фолликулярной полости в кровь требует первоначального захвата коллоидальных капель эпителиальными

клетками фолликулов, что осуществляется с помощью эндоцитоза. Эндоцитированные капли коллоида захватываются в клетках лизосомами, где происходит протеолиз тиреоглобулина с освобождением T_3 , T_4 . Свободные тиреоидины легко диффундируют через мембрану лизосом в цитоплазму, а оттуда через цитоплазматическую мембрану – в кровь.

3. *Диффузия гормонов через клеточные мембраны (стероидные гормоны)*. Стероидные гормоны не накапливаются в эндокринных клетках, содержатся в составе липидных капель в свободном виде в цитоплазме и, обладая высоким сродством к белковым растворам и липофильностью, легко диффундируют через плазматические мембраны в кровь.

Транспорт гормонов. Поступив в кровь, гормоны связываются с транспортными белками, что защищает их от разрушения и экскреции. В связанной форме гормон с током крови переносится от места секреции к клеткам-мишеням. В свободном виде в крови циркулирует лишь 5-10 % молекул гормона, и только свободный гормон может связаться с рецептором.

Рецепторы различают мембранные, цитозольные, ядерные.

Тиреоидные и стероидные гормоны имеют цитозольные и ядерные рецепторы, а белково-пептидные гормоны и катехоламины – мембранные.

Рецепторы различных гормонов – кислые крупномолекулярные олигомерные белки, молекула которых состоит из трех субъединиц:

1. Участок, принимающий сигнал (гормонсвязывающее место).
2. Эффекторный участок (место, обеспечивающее взаимодействие с реагирующими субклеточными структурами).
3. Сопрягающий участок (структурный компонент, вызывающий конформационные изменения молекулы рецептора и активирующий эффекторный участок).

Свойства рецепторов: высокое сродство к связываемому гормону, избирательность, ограниченная связывающая емкость, специфичность тканевой локализации.

Основные функции рецептора:

1. Узнавание гормонального сигнала;
2. Инициация специфического гормонального эффекта;
3. Трансдукция принятого гормонального сигнала в новый внутриклеточный.

Количество разных рецепторов в клетках одного организма, по-видимому, больше, чем количество специфических регуляторов, которые образуются в этом организме, т.к. многие гормоны действуют через несколько типов рецепторов. Так, например, адреналин действует через альфа- и бета-адренорецепторы.

По особенностям механизмов взаимодействия клеток с гормонами, последние могут быть разделены на два основных типа:

1. Стероидные и тиреоидные гормоны.
2. Пептидные гормоны и катехоламины.

Согласно принятой в настоящее время общей модели взаимодействия различных стероидных гормонов с клеткой, рецепторный цикл стероидных гормонов складывается из следующих этапов:

1. Свободная молекула стероида легко проникает в клетку и образует гормон-рецепторный комплекс;

2. Образовавшийся комплекс HR под действием ряда факторов (повышение температуры, изменение ионной силы, разведения, гельфилтрации и т. д.) подвергается дополнительной активации, которая проявляется в резком повышении сродства комплекса к ядерному хроматину;

3. Активированный HR-комплекс перемещается из цитоплазмы в ядро и аккумулируется в хроматине;

4. В хроматине комплекс связывается с акцепторными местами и инициирует множественные специфические эффекты;

5. Цикл рецепции завершается распадом HR-комплекса.

Рецепция тиреоидных гормонов осуществляется так же, как и стероидных, но рецепторы локализованы, в основном, в ядерном хроматине. Ядерные T_3 -рецепторы образуют в хроматине прочные комплексы с гистонами. Если рецептор освободить от гистона, то сродство рецептора к T_3 снижается, а к T_4 возрастает.

Гормоны, действующие через мембранные рецепторы и системы вторичных посредников, стимулируют химическую модификацию белков. Основными внутриклеточными посредниками являются цАМФ, кальмодулин, инозитолтрифосфат, диацилглицерол и др.

Аденилатциклазный механизм. Аденилатциклаза – олигомерный мембранный белок, обуславливающий образование при – участии ионов магния, марганца и АТФ важнейшего внутриклеточного посредника – цАМФ. К гормонам, действующим через цАМФ относятся: либерины, статины, гормоны передней доли гипофиза, катехоламины и др. Образование HR – комплекса – важное условие для активации аденилатциклазы.

Кальциевый механизм. Это путь трансмембранного проведения гормонального сигнала включает активацию неэлектрогенных кальциевых каналов плазматических мембран, ионы кальция усиленно входят в клетку. При увеличении концентрации ионов кальция в клетке происходит активация кальмодулина. Активный кальмодулин влияет на фосфорилирование, активность киназ, а также ферментов синтеза и распада циклических нуклеотидов.

Инозитолфосфатная система. Внутриклеточная система посредника – инозитолфосфата – открыта недавно. Имеет сходство с системой цАМФ. Мембранный фосфатидинозитол превращается в фосфоинозитол-дифосфат, который расщепляется активированной фосфодиэстеразой на инозитолтрифосфат и липид диацилглицерол. Инозитолтрифосфат диффундирует в цитозоль и активирует фермент Ca^{2+} -зависимую фосфокиназу, тем самым запуская фосфорилирование белков.

Экологические факторы и их классификация. Комплексное действие экологических факторов. Жизненные формы организмов и их классификация

Экологические факторы – это элементы окружающей среды, оказывающие положительное или отрицательное влияние на живые организмы на протяжении хотя бы одной из фаз их индивидуального развития.

По происхождению различают три основные группы экологических факторов: абиотические, биотические и антропогенные. Абиотические факторы – это свойства неживой природы, прямо или косвенно влияющие на живые организмы. В наземных экосистемах важнейшими среди них оказываются климатические, эдафические (почвенно-грунтовые), топографические (или орографические) факторы. В водных экосистемах на организмы влияют, прежде всего, гидрофизические и гидрохимические факторы. Биотические факторы – это все формы воздействия живых организмов друг на друга. Они делятся на фитогенные (обусловленные влиянием растений-сообитателей), зоогенные (проявляющиеся при воздействии животных), микробогенные и микогенные (связанные с влиянием микроорганизмов и грибов). К антропогенным факторам относятся все формы человеческой деятельности. Они проявляются не как биотические (регулирующие), а как специфические (модифицирующие) факторы. Результатом антропогенных воздействий, как правило, является изменение среды обитания организмов, которое приводит к нарушению отношений между компонентами экосистем. Наибольшее воздействие на природу оказывает промышленное и сельскохозяйственное производство.

Характер действия экологического фактора на организм связан с периодичностью изменения его количества, в соответствии с этим они делятся на периодические и непериодические. К периодическим факторам относятся такие факторы, количественное значение которых изменяются периодически в течение суток, сезона, года или по годам. Периоды с малым значением фактора чередуются с периодами с большим значением фактора. Периодические факторы делятся на первичные и вторичные. Первичные факторы (температура, освещенность, приливы, отливы) связаны с вращением Земли вокруг Солнца. Организмы со времени своего появления испытывают на себе их действие, поэтому адаптации к этим факторам наиболее совершенные. Вторичные факторы являются следствием изменения первичных; к ним относятся влажность воздуха (зависит от температуры), растительная пища (зависит от фенологического развития растений), биотические внутривидовые влияния (зависят от годовых циклов). Вторичные факторы возникли позднее первичных, поэтому адаптации к ним менее выражены, но более разнообразны (например, адаптация к пище). Непериодические факторы в нормальных для организма условиях местообитания не существуют, а проявляются внезапно

(наводнения, пожары, извержение вулканов), поэтому в большинстве случаев адаптаций к действию этих факторов у организмов нет.

Все экологические факторы, необходимые для нормальной жизнедеятельности организма, действуют совместно. Если в среде один жизненно необходимый фактор находится в оптимуме, а другого нет, то организм в таких условиях существовать не может. При оптимуме одного из факторов и недостатке другого организм находится в угнетенном состоянии, что подтверждается многочисленными лабораторными экспериментами. В природе организм одновременно испытывает воздействие не одного, а многих экологических факторов. А поскольку организмы в своем распространении связаны с определенными местообитаниями на них в течение многих поколений воздействует один и тот же комплекс факторов. В результате у разнородных в систематическом отношении организмов путем естественного отбора возникает совокупность сходных групп морфолого-физиологических адаптаций, на основе которых можно выделить группы организмов, характеризующихся определенным габитусом, морфологическими и биологическими особенностями, отражающими приспособленность организма к той или иной среде. Эти группы организмов получили название жизненных форм или биоморф, их первые классификации были предложены ботаниками, позднее присоединились к разработке этой проблемы зоологи.

Жизненная форма – это внешний облик растения, в котором отражается его приспособленность к экологическим условиям. Истоки физиогномики лежат в работах Теофраста, А.Гумбольта и Е.Варминга, но «отцом» современной систематики жизненных форм считается датский ботаник К. Раункиер. Его система жизненных форм построена на учете одного критерия – положения и способа защиты почек возобновления в течение неблагоприятного периода (холодного или сухого). Этот признак имеет глубокий биологический смысл (защита меристем, предназначенных для продолжения роста, обеспечивает непрерывное существование особи) и широкое экологическое содержание, поскольку речь идет о приспособлении не к одному фактору, а ко всему комплексу факторов среды. К.Раункиер различал пять основных типов жизненных форм. В разных зонах и основных типах растительности существуют разнообразное соотношение жизненных форм (см. таблицу).

Фанерофиты – растения, у которых зимующие почки расположены высоко над землей. Эта жизненная форма разделена на подтипы по консистенции стебля, высоте растения, ритму развития листовой, защищенности почек. Выделяют травянистые фанерофиты (это высокие травы умеренного пояса, их побеги живут несколько лет, не деревенея, например, многие виды сем. крапивных); вечнозеленые макро-, мезо-, микрофанерофиты с незащищенными почками, эпифитные фанерофиты (цветковые эпифиты тропических и субтропических лесов), стеблесуккулентные фанерофиты (кактусы, молочаи), макро-, мезо-, микро- нанофанерофиты с опадающей листвой и защищенными почками и другие.

Спектры жизненных форм (% участия видов) некоторых важных формаций и экологических рядов (по Зитте и др., 2007)

Область распространения	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Геофиты	Терофиты
Во всем мире	46	9	26	6	13
От теплого до холодного (гумидного) климата					
Тропические дождевые леса	96	2	–	2	–
Субтропические леса	66	17	2	5	10
Тепло-умеренные лиственные леса	54	9	24	9	4
Холодно-умеренные хвойные леса	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
От влажного до сухого (умеренного) климата					
Лиственные леса	34	8	33	23	2
Лесостепь	30	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	–	59	14	–	27
Пустыня	–	4	17	6	73

Хамефиты – почки возобновления расположены у поверхности земли (не выше 20–30 см). Выделяют полукустарничковые хамефиты, верхние побеги которых отмирают к концу вегетационного периода (виды семейств губоцветных, бобовых), пассивные и активные хамефиты, их вегетативные побеги лежат на поверхности земли и либо приподнимаются над землей (виды очитка, крупки), либо нет (вероника лекарственная), а также растения-подушки (высокогорные виды камленимок).

Гемикриптофиты – почки возобновления расположены на поверхности почвы или в ее самом верхнем органогенном горизонте. Различают протогемикриптофиты, которые имеют воздушные побеги, несущие листья и цветки, удаленные от основания (зверобой, малина), частично розеточные гемикриптофиты (розоцветные, лютиковые) и розеточные (одуванчик), у которых листья сосредоточены у основания побега.

Криптофиты – почки возобновления на подземных органах, скрыты в почве (геофиты) или под водой (гелофиты и гидрофиты). Среди геофитов различают корневищные геофиты (вороний глаз, виды купены), клубневые геофиты (цикламен, некоторые виды лютика), клубнелуковичные геофиты (шафран, шпажник), луковичные геофиты (птицемлечник, тюльпаны), корневые геофиты (вьюнок полевой, бодяк полевой). Гелофиты – виды, которые растут в почве, насыщенной водой, или в воде, над которой поднимаются их листоносные и цветоносные побеги (рогоз, камыш). Гидрофиты – растения, живущие в воде, имеют плавающие или погруженные листья и переносят неблагоприятный период при помощи почек на корневищах (кувшинка, кубышка) или почек, свободно лежащих на дне водоема (рдесты).

Терофиты – зимуют в стадии семян, это однолетние растения (маки, бурачки, крупки). Кроме обычных однолетников к этой группе относятся зимующие однолетники, которые начав развитие осенью, зимуют в вегетативном состоянии и весной заканчивают цикл развития, давая семена.

Другая система жизненных форм растений, разработанная И.Г.Серебряковым, основана на структуре и длительности жизни надземных скелетных осей растений. Она базируется на эволюционном принципе с выделением четырех основных отделов и дальнейшим их подразделением на дробные категории (отдел – тип – класс – подкласс – группа – подгруппа – секция – жизненная форма).

Соотношение отделов и типов жизненных форм цветковых растений в этой системе следующее:

Отдел А. Древесные растения

I тип. Деревья

II тип. Кустарники

III тип. Кустарнички

Отдел Б. Полудревесные растения

IV тип. Полукустарники и полукустарнички

Отдел В. Наземные травы

V тип. Поликарпические травы

VI тип. Монокарпические травы

Отдел Г. Водные травы

VII тип. Земноводные травы

VIII тип. Планктонные и водные травы.

Такая система удобна при изучении состава жизненных форм растительности отдельных регионов.

У животных жизненная форма – группа особей, имеющих сходные морфоэкологические приспособления для обитания в одинаковой среде. К одной жизненной форме могут относиться систематически далекие виды (например, такие «землерои» как крот и цокор). Для видов, развивающихся с метаморфозом характерна смена жизненных форм в онтогенезе (личинка, куколка, имаго у насекомых). Как самостоятельные жизненные формы могут рассматриваться резко различающиеся по морфологическим признакам касты муравьев, термитов, а также подвиды, расы (например, ручьевая и озерная форель). При экологическом анализе той или иной группы в основу классификации могут быть положены разные критерии (способы передвижения, добывания пищи и ее характер, степень активности, приуроченность к определенному ландшафту, различные стадии онтогенеза). Среди морских животных по способу добывания пищи и ее характеру выделяют жизненные формы – растительноядные, хищники, трупоеды, детритоядные (фильтраторы и грунтоеды), а по степени активности плавающие, ползающие, сидячие. Среди млекопитающих с учетом морфологических приспособлений к передвижению в различных средах выделяют плавающие (чисто водные, полуводные), роющие (абсолютные землерои и относительные землерои), наземные (не делающие нор, делающие норы, животные скал), древесные лазающие и воздушные формы.

Во внешнем облике птиц в наибольшей мере проявляется приуроченность их к определенным типам местообитаний и характер передвижения при добывании пищи. Выделяют птиц древесной растительности, открытых пространств суши, болот и отмелей, водных пространств. В каждой группе выделяют специфические формы добывающие пищу с помощью лазания, добывающие пищу в полете, кормящиеся при передвижении по земле, добывающие пищу с помощью плавания и ныряния.

Среди членистоногих по комплексу морфоэкологических признаков строятся иерархические системы жизненных форм. Например, жуличиц по типу питания разделяют на зоофагов и миксофитофагов, которые включают формы с разным ярусным подразделением. Жизненные формы мелких почвенных членистоногих выделяют на основе приуроченности их к определенным слоям почвенного профиля. Атмобионты – виды, населяющие верхние слои подстилки и способные подниматься на нижние части растений, имеют относительно крупные размеры, развитые глаза и хорошо выраженную пигментацию. Эдафические виды обитают в минеральных слоях почвы, характеризуются мелкими размерами, полным отсутствием глаз и пигмента. Гемиедафические формы имеют промежуточные черты. Среди саранчовых морфологически хорошо различаются тамнобионты (обитатели кустарников и деревьев), хортобионты (насекают травянистый ярус), герпетобионты (обитатели открытых участков грунта: эремобионты – на поверхности глинистых почв, псаммобионты – на песках, петробионты – на каменистых участках).

Изучение жизненных форм позволяет судить об особенностях среды обитания и путях приспособительных изменений организмов.

Определение понятия популяция. Регуляция численности популяций

Популяция – универсальное биологическое понятие, которое регулярно используется не только экологами, но и генетиками, специалистами по микроэволюции, а также исследователями самого широкого профиля. Как следствие различий в подходах и объектах в науке сложилось два понимания популяции – генетическое и экологическое.

Генетики называют популяцией более или менее изолированную устойчиво самовоспроизводящуюся группу особей, связанных между собой генетически. При этом под генетическими связями может подразумеваться обмен генами между особями (скрещивание) или общность некоторых генетически определенных черт, унаследованных от общего предка. В природе существуют два типа популяций: менделевские или скрещивающиеся, и клональные или нескрещивающиеся. Всем известное представление популяции как совокупности особей, в пределах которой осуществляется свободное скрещивание (панмиксия) применимо только к менделеевским популяциям, которые в природе встречаются нечасто. А в отношении агамных форм (среди

которых есть очень распространенные формы, например, одуванчик лекарственный, размножающийся без перекрестного опыления или элодея канадская, представленная в Европе только вегетативно размножающимися женскими растениями) условие свободного скрещивания неприменимо. Поскольку считается, что популяция является универсальной внутривидовой структурой организации живой материи, то чтобы распространить определение на как можно большее число видов современные генетики не подчеркивают обязательность панмиксии. Однако на практике в природных условиях крайне сложно выделить популяцию организмов, соответствующую всем положениям «генетического» определения, поэтому экологи используют несколько иное определение популяции.

Экологи называют популяцией любую способную к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированную в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида. При этом обычно при изучении сообществ и экосистем внутренняя структура популяции, неодинаковость её особей не рассматриваются. Так экологи, изучающие популяции растений, часто используют понятие локальной популяции – это совокупность особей одного вида в пределах однородного экотопа. Поскольку однородный экотоп занят одним фитоценозом, то границы локальной популяции совпадают с границами фитоценоза. Такие популяции растений называются ценопопуляциями. Экологи, специально изучающие популяции отдельных видов, уже не могут не учитывать наличие определенной внутренней структуры популяций, её гетерогенности, поскольку это оказывается важным при оценке колебания численности (установлено, что на пиках численности могут доминировать особи одного генотипа, а при минимумах – другого). Поэтому в зависимости от целей и масштабов исследования экологи шире или уже трактуют понятие популяции, учитывая, что при возрастании интереса к внутренней структуре популяций и к взаимосвязям разных популяций одного вида, ослабевает интерес к изучению межвидовых связей популяции, и оценке ее «места» и «роли» в экосистеме.

Главное отличие популяций растений от популяций животных заключается в том, что обладающие подвижностью животные могут более активно реагировать на складывающиеся условия внешней среды, избегая неблагоприятных стечений обстоятельств или рассредоточиваясь по территории для компенсации снижения запаса ресурса на единицу площади. Подвижность облегчает им защиту от хищников. Растения прикреплены к почве и потому должны реагировать на меняющиеся биотические и абиотические факторы за счет морфологических или физиолого-биохимических адаптивных реакций (см. таблицу).

Регуляция численности популяций. Причиной колебания численности является изменение величины экологических факторов. Запасы ресурсов в природе постоянно меняются, что приводит к изменению рождаемости и смертности, и как следствие, плотности популяций. Регуляция направлена на обеспечения нормального функционирования популяции, когда обеспечена

надежность контактов между особями и снижена внутривидовая конкуренция за материальные ресурсы.

**Сравнительная характеристика популяций растений и животных
(по Злобину, 1989 и Миркину и др., 2001)**

Признак	Растения	Животные
Границы особей	Не всегда четко определены, и в качестве структурных элементов популяций выступают как генеты (особи семенного происхождения), так и раметы (вегетативные побеги в большей или меньшей степени автономные от материнского растения)	Четко определены
Продолжительность периода роста	Как правило, не ограничена за счет меристем, сохраняющихся в течение всей жизни, что ведет к нарастанию биомассы популяции в течение жизни особей	Чаще всего ограничена. Рост завершается к фазе репродуктивной зрелости или раньше, что обеспечивает сравнительную стабильность биомассы популяций половозрелых особей
Модулярная структура	Выражена. Модулями являются побеги	Отсутствует
Вариации размеров особей одного возраста	Значительная	Незначительная
Факторы регулирования плотности	Рождаемость и смертность	Плотность популяции, кроме того, меняется во времени миграция особей
Отношение к стрессу (неблагоприятным условиям среды)	Повышение устойчивости за счет онтогенетических адаптаций	Адаптации дополняются способностью к миграциям
Резервные группы	Имеются почвенные банки диаспор	Как правило, отсутствуют

Существуют несколько основных гипотез регуляции численности популяций. Согласно одной из них ведущая роль в ограничении роста численности популяции принадлежит факторам внешней среды, например таким, как нехватка пищи или неблагоприятные погодные условия. При изучении регуляторных механизмов экологии последовательно рассматривают и классифицируют отдельные факторы, участвующие в регуляции численности популяций. Однако среди сторонников подобного подхода существуют разные взгляды на природу основных механизмов, удерживающих колеблющуюся численность популяции в определенных границах. Одни считают, что для каждой популяции в конкретном местообитании существует некоторая оптимальная равновесная плотность, отклонение от которой автоматически включает внутрипопуляционные и биоценотические механизмы, возвращающие плотность к исходному значению. При этом сторонники этой

теории изучают факторы (в основном, биотические), которые вызывают изменение достигнутой величины плотности. Другие исследователи обращают внимание, прежде всего, на факторы, определяющие абсолютную величину наблюдаемой численности. Они считают, что каждое конкретное значения плотности, достигаемое популяцией в определенном месте, есть совокупный результат действия множества факторов, при этом основное внимание уделяют случайно распределенным во времени и пространстве факторам (в основном, абиотическим). Выявлено, что численность естественной популяции лимитируется: 1) нехваткой ресурсов (пищи, подходящих мест для гнездования); 2) недоступностью ресурсов вследствие ограниченных возможностей расселения; 3) кратковременностью периода, в течение которого скорость роста популяции (r) сохраняет положительное значение.

Существуют также альтернативные теории. Так, согласно концепции саморегуляции популяции, в процессе роста плотности популяций изменяется не только и не столько качество среды, в которой существует популяция, сколько качество самих составляющих ее особей. Любая популяция в принципе сама способна регулировать свою численность так, чтобы не подрывались возобновляемые ресурсы местообитания, и не требовалось вмешательство каких-либо внешних факторов (хищников, паразитов, неблагоприятных погодных условий). Это изменение свойств особей, направленное на то, чтобы затормозить дальнейший рост популяции, выражается, в конечном счете, в снижении плодовитости, удлинении сроков полового созревания, возрастании смертности и миграционной активности. Саморегуляция осуществляется через механизм стресса. Происходят гормональные сдвиги под влиянием нервного возбуждения, которые тормозят деятельность половых желез, изменяются также другие физиолого-биохимические показатели. Меняются поведенческие реакции (защита территории при возрастании плотности популяций становится более затруднительной, и вытесненные особи вынуждены мигрировать в менее благоприятные места, где возрастает смертность). Выявлены генетические механизмы регуляции: на пиках численности доминирует генотип с меньшей плодовитостью, а в периоды депрессий – с большей.

В рамках данной концепции популяция рассматривается как саморегулирующаяся система. Изменения условий среды в неблагоприятную сторону могут привести к резкому снижению численности вследствие повышения смертности. В популяциях возникают сигналы, информирующие о катастрофическом сокращении численности. Это влияет на физиологию особей, что проявляется в снижении темпов старения, возрастании относительного числа самок. Информация об улучшении условий, поступающая к особям, ведет к улучшению их физиологического состояния, возникают процессы, способствующие увеличению числа особей (рис.11).

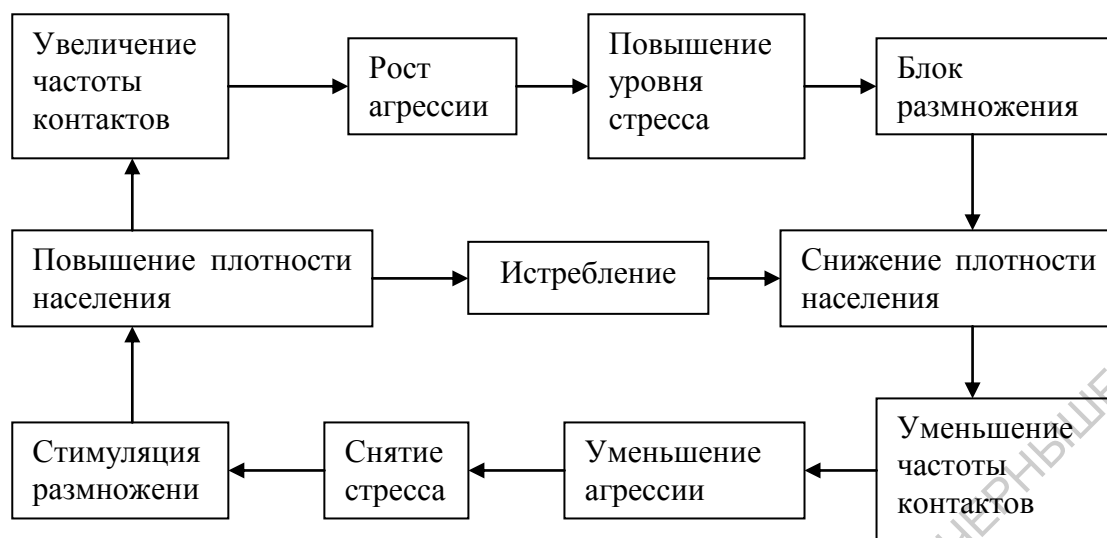


Рис.11. Схема популяционной авторегуляции плотности населения у грызунов (по Шиловой, Шилову, 1977)

При комплексном подходе анализ динамики любой природной популяции, показывает, что на нее всегда влияет ряд внутривидовых и средовых факторов, которые могут сменять друг друга на разных фазах многолетнего цикла численности. Существует также зависимость между способностью какого-то определенного фактора эффективно регулировать плотность популяции и самой величиной этой плотности. Поведенческие механизмы регуляции наиболее вероятны при достаточно высокой плотности, обеспечивающие частые контакты между особями. Также при высокой плотности могут значимо влиять на динамику популяций различные инфекционные заболевания. Вместе с тем известно, что при невысокой плотности популяций динамика их эффективно контролируется неспециализированными хищниками (незначительный рост плотности насекомых может сдерживаться насекомоядными птицами, использующими широкий спектр разных видов жертв). Если же плотность жертв превысила этот предел, то сдерживать ее могут только специализированные хищники, прошедшие длительную совместную эволюцию (коэволюцию) со своей основной жертвой. Таким образом, при возрастании плотности популяции одни регулирующие механизмы закономерно сменяются другими; их соотношение показано на рис.12.

Плотность
популяции

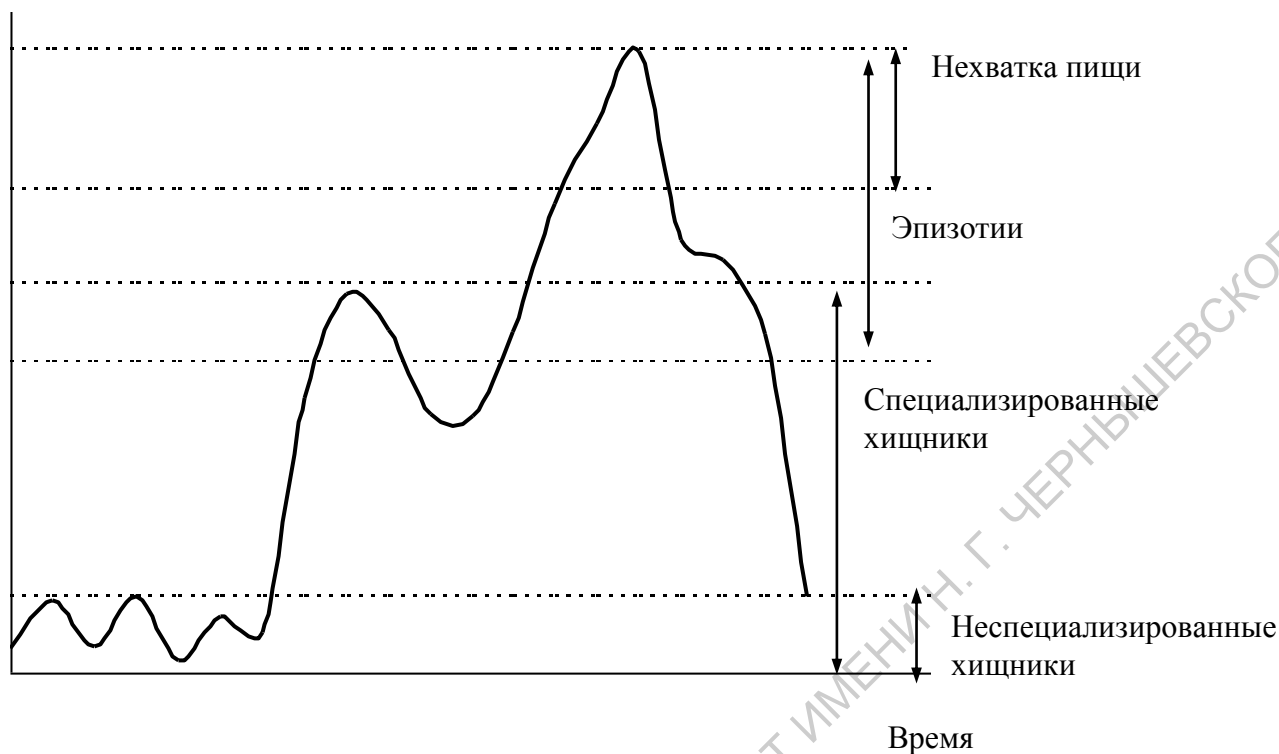


Рис.12. Соотношение диапазонов плотности, в пределах которых осуществляется регуляции разными факторами (по Викторову, 1967)

Продуценты как компонент экосистемы.

Продуктивность фитоценозов и запасы биомассы в них

Продуценты – автотрофные организмы, создающие с помощью фотосинтеза или хемосинтеза органические вещества из неорганических соединений. Суммарная масса продуцентов на Земле составляет более 95% массы всех живых организмов. Биосферной функцией продуцентов является вовлечение в глобальный биологический круговорот элементов неживой природы через вхождение их в ткани живых организмов. Продуценты – это в основном растительные организмы, которые в природных сообществах являются производителями органических веществ, они служат источником энергии для осуществления всех процессов жизнедеятельности.

Продуценты по характеру источника энергии для синтеза органических веществ подразделяются на фотоавтотрофов и хемоавтотрофов.

Фотосинтез осуществляется главным образом в зеленых (хлорофиллоносных) растениях, использующих солнечную энергию с длиной волны 380–710нм, к фотосинтезу также способны цианобактерии (синезеленые «водоросли») и многие бактерии; последние используют специфический пигмент – бактериохлорин и не выделяют при фотосинтезе кислород. Основные вещества, участвующие в процессе фотосинтеза, – это диоксид углерода и вода, а также азот, фосфор, калий и другие элементы минерального питания

растений. Фотоавтотрофы связывают солнечную энергию, затем «запасенная» в тканях растений энергия передается в виде пищи по трофическим цепям и служит основой потоков энергии, сопровождающих биогенный круговорот веществ.

У высших растений существуют различные пути фотосинтеза.

C_3 -фотосинтез – характерен для большинства наземных растений (95% высших растений, в том числе большинство культурных – пшеница, рожь, картофель). У них фиксация CO_2 идет по C_3 -пентозфосфатному пути, причем максимальная интенсивность фотосинтеза обычно наблюдается при умеренной освещенности и температуре.

C_4 -фотосинтез характерен для растений аридных областей субтропического и тропического поясов. К типичным представителям относятся культурные растения тропического происхождения (кукуруза, сахарный тростник, просо, сорго). У них фиксация диоксида углерода происходит по циклу C_4 -дикарбоновых кислот; они адаптированы к яркому свету, высокой температуре и более эффективному использованию воды.

САМ-метаболизм – выявлен этот тип фотосинтеза у пустынных растений (суккулентов) и заключается в том, что поглощенный растениями CO_2 накапливается в форме органических кислот и фиксируется в углеводах только на следующий день. Это способствует сохранению запасов воды в этих растениях.

Хемоавтотрофы в процессах синтеза органического вещества используют энергию химических связей. К этой группе продуцентов относятся только прокариоты: бактерии, археобактерии и отчасти сине-зеленые. Химическая энергия высвобождается в процессах окисления минеральных веществ. Экзотермические окислительные процессы используются нитрифицирующими бактериями (окисляют аммиак до нитритов и далее нитратов), железобактериями (окисление закисного железа до окисного), серобактериями (сероводород до сульфатов). Как субстрат для окисления используется метан, оксид углерода и некоторые другие вещества.

Продуктивность фитоценозов. Чистая первичная биологическая продукция (накопление фитомассы, измеряемое в весовых единицах на единицу площади за единицу времени) и запас фитомассы (масса растений, отнесенная к единице площади) – важнейшие функциональные характеристики растительного сообщества как автотрофного блока экосистемы. По величине годичной продукции надземной и подземной массы фитоценозы делятся на четыре группы:

- мегаэргические (более 250 ц/га): травяные тугай, влажные тропические и субтропические леса;
- макроэргические (50–250 ц/га): луговые и настоящие степи, широколиственные, мелколиственные и хвойные леса;
- мезоэргические (20–50 ц/га): опустыненные степи, сфагновые болота, кустарниковые тундры;
- микроэргические (менее 20 ц/га): арктические тундры, полынные и солончаковые пустыни.

Биологическая продукция сообществ зависит от условий среды – количества влаги, тепла, обеспеченности почвы элементами минерального питания. В табл. 3 приведена биологическая продукция и биомасса основных биомов (самых крупных единиц физиономической классификации растительных сообществ).

По запасам фитомассы фитоценозы тоже оказываются неоднородными. Общая тенденция состоит в том, что в большинстве случаев, чем выше продуктивность фитоценозов, тем больше запасы. Наибольшие запасы фитомассы характеризуются мегаэргические и макроэргические фитоценозы. Исключение составляют травянистые сообщества, в них запасы фитомассы незначительные, по сравнению с продукцией, которую они создают. Запас фитомассы может в десятки раз превышать биологическую продукцию в лесах или быть равной ей (в посевах сельскохозяйственных культур).

Важной экологической характеристикой фитомассы является соотношение ее надземной и подземной частей. В стволах древесных растений накапливается огромная фитомасса, выражающаяся сотнями и даже тысячами центнеров. В лесных фитоценозах надземная масса в 4–5 раз превышает подземную, а в травянистых фитоценозах наоборот подземная в 5–10 раз превышает надземную. В некоторых пустынных сообществах подземная фитомасса превышает надземную в 100 раз.

Биологическая продукция и биомасса основных биомов мира (по Уиттекер, 1980)*

Биом	Площадь, млн. км ²	Чистая первичная продукция, кг/м ² в год	Биомасса на единицу площади, кг/м ²	Биомасса на всем земном шаре, млрд. т
Тропический влажный лес	17	2,2	45	765
Широколиственный лес	7	1,2	30	210
Тайга	12	0,8	20	240
Саванна	15	0,9	4	60
Степь	9	0,6	1,6	14
Тундра	8	0,14	0,6	5
Пустыни	18	0,09	0,7	13
Агроценозы	14	0,65	1	14
Пресноводные экосистемы	2	0,25	0,02	0,05
Суммарно для суши	149	0,773	12,3	1837
Открытый океан	332	0,125	0,003	1
Континентальный шельф	26,6	0,36	0,01	0,27
Коралловые рифы	0,6	2,5	2	1,2
Эстуарии	1,4	1,5	1	1,4
Суммарно для морской среды	361	0,12	0,01	3,9
Суммарно для всего земного шара	510	0,333	3,6	1841

*Р.Х. Уиттекер различал фитоценозы очень высокой биологической продукции (более 2кг/м² в год), фитоценозы высокой биологической продукции (1-2кг/м² в год), фитоценозы умеренной биологической продукции (0,25-1кг/м² в год), фитоценозы низкой биологической продукции (менее 0,25кг/м² в год).

Глобальные последствия влияния человека на биосферу

Влияние деятельности человека на природные сообщества чрезвычайно разнообразно и прослеживается на всех уровнях биосферы. Кризисное состояние биосферы связано с такими формами антропогенного воздействия, как прямое истребление видов живых организмов, разрушение природных сообществ, деградация экосистем, загрязнение биосферы промышленными и бытовыми отходами, пестицидами и т. п., изменение ландшафтов. Масштабы подобных воздействий отражены в таблице. Все возрастающее влияние человека на окружающую среду привело к возникновению и обострению целого ряда экологических проблем, многие из которых имеют глобальный характер.

Масштабы воздействия человека на среду и биосферу (по Воронкову, 1999)

Вид ресурса или элемент среды	Воздействие, потребление
Извлечение из недр руд полезных ископаемых	120 млрд. т/год
Отходы от переработки сырья	97-99%
Бытовые отходы	6-8 млрд. т/год
Различные потери нефти и нефтепродуктов	70-90 млн. тонн/год
Поверхность мирового океана, покрытая нефтяной пленкой	15%
Перемещение почвы при с/х и других работах	4-5 трлн.м ³ /год
Забор воды из различных источников	3,5-3,7 трлн.м ³ /год
в том числе из рек	8-10% стока
Сильно и средне измененная поверхность суши	7 млрд.га (50% суши)
распахано	1,8 млрд.га (12% суши)
другие окультуренные земли (луга и пастбища)	3,7-4,0 млрд.га
Земли под застройкой	150-200 млн.га (1% суши)
Лесистость суши:	
– до появления человека	75%
– в настоящее время	25%
Утрачено плодородных земель за историю человечества	2 млрд.га
Скорость сжигания ископаемого топлива превышает его образование в геологическом прошлом	300-400 тыс.раз
Антропогенное поступление CO ₂ в атмосферу превышает природное	3-4 раз
Темпы исчезновения лесов	17 млн.га/год
Уничтожено тропических лесов	50%
Исчезновение видов:	
– беспозвоночные	1 вид в сутки
– млекопитающие	1 вид за 3-5лет
с 1600г. по настоящее время уничтожено:	
– позвоночных	200 видов
под угрозой исчезновения:	
– животные	30%
– растения	10%
Темпы исчезновения видов по сравнению с эпохой вымирания динозавров	в 1000 раз
Потребление первичных биологических ресурсов	40% от годового прироста

Эксплуатация биологических ресурсов. Катастрофические результаты влияния человека на природу впервые были восприняты через список истребленных человеком видов животных. Среди них такие уникальные формы, как моа, эпиорнис, дронг, бескрылая гагарка, Стеллерова корова. Масштабы истребления животных неуклонно возрастали. С 1600г. процесс истребления млекопитающих и птиц начинает документироваться. Главные причины уничтожения птиц и млекопитающих – неумеренная охота и борьба с вредителями, при этом происходило нарушение механизмов воспроизводства популяций из-за резкого снижения их численности. Также значительное число видов исчезло в результате коренного изменения местообитаний, в результате нарушения биоценотических связей, из-за появления новых хищников и возбудителей болезней.

Причины истребления видов млекопитающих и птиц (по Зедлагу, 1975)

Причины гибели	Число видов	
	Млекопитающие	Птицы
Промысловая охота	16	15
Спортивная охота	6	3
Сбор яиц, птенцов	–	1
Отлов для зоопарков	–	3
Суеверия	1	–
Уничтожение вредителей	15	6
Изменение биотопов:		
вырубка лесов	7	13
застройка, распашка	1	25
под влиянием овец, коз, кроликов	–	7
Истребление домашними животными (собаками, кошками, свиньями)	9	22
Истребление завезенными дикими животными (крысами, хорьками, мангустами, лисицами)	10	24
Занесение инфекций	–	3

Разрушение природных сообществ и деградация экосистем. Нерациональное использование человеком природных ресурсов часто приводит к необратимому нарушению структуры и функций экосистем. Разрушительной оказалась деятельность человека по отношению к лесной растительности. Во всех странах мира издавна шла вырубка лесов, сначала с развитием примитивного подсечного сельского хозяйства, а позднее ради получения древесины. В результате многие страны Европы практически лишились леса (например, Греция), а в других лесистость значительно снизилась (в России к XX в. лесопокрытая площадь сократилась с 51 до 33%). В настоящее время центр хищнического истребления лесов переместился в Южную Америку и Юго-Восточную Азию. Дождевые тропические леса – самые богатые экосистемы на планете: занимая всего 8% площади, они обеспечивают существование почти половине ныне живущих видов животных. Разрушение естественных лесных сообществ приводит к резкому снижению

биоразнообразие и как следствие этого к нарушению устойчивого функционирования биосферы. Это связано с тем, что биоразнообразие отражает пространственно-временную и функциональную структуру биосферы, обеспечивая непрерывность живого покрова планеты и развития жизни во времени, а также определяет эффективность биогенных процессов в экосистеме, поддержание динамического равновесия и восстановление сообществ. Переэксплуатация затронула и другие типы растительности, так на планете практически не осталось естественных степей. Антропогенное опустынивание один из наиболее наглядных примеров разрушения естественных травянистых сообществ и целых степных экосистем. В этом случае происходит необратимое изменение (в сторону аридизации) почвенного покрова, и как следствие уменьшается способность геосистемы обеспечивать растительность и другие организмы продуктивным запасом воды, в результате происходит снижение или разрушение биологического потенциала территории, что и приводит к условиям пустыни. Этот процесс быстро прогрессирует, что объясняется не только возросшим антропогенным воздействием, но и глобальным истощением надежности экологических систем.

Загрязнение биосферы и антропогенное изменение ландшафтов. Различного рода загрязнения атмосферы, почвы, гидросферы определяются выбросами промышленных, бытовых, сельскохозяйственных отходов, содержащие вещества, не имеющие природных разрушителей и обладающие токсическим действием на живые организмы. Такие формы влияния на биосферу определяются несовершенством технологических процессов и незнанием закономерностей круговорота веществ в природе.

Загрязнение бывает ингредиентное, параметрическое, биоценотическое и стационально-деструкционное. Ингредиентное загрязнение включает продукты сгорания ископаемого топлива, отходы химических производств, шахтные отвалы и терриконы, отходы металлургии, а также ядохимикаты и удобрения, продукты нефтедобычи и нефтепереработки, бытовые отходы, микробиологические препараты, отходы пищевой промышленности и животноводческих ферм. Параметрическое загрязнение разделяется на электромагнитное, шумовое, тепловое, световое, радиационное. Биоценотическое – связано с интродукцией и акклиматизацией видов, нарушением баланса популяций в результате перепромысла, а также включает комплексный фактор беспокойства. Стационально-деструкционное загрязнение происходит при вырубке лесных насаждений, зарегулировании водотоков, эрозии почв, при урбанизации и прочих формах разрушения и преобразования экосистем.

Промышленное влияние включает изменение естественного газового состава атмосферы – уменьшение содержания кислорода и увеличение двуокиси углерода. Прогнозируемый результат процесса возрастания содержания CO_2 в атмосфере – «парниковый эффект». Еще большую опасность представляют кислотные дожди. Под этим названием кроется комплекс воздействий техногенных загрязнений воздуха на природную среду, главные последствия которых, – усыхание лесов, безрыбные озера, потери урожайности

сельскохозяйственных растений, рост заболеваний у человека. Глобальное значение эта проблема приобрела в связи с возросшими выбросами окислов серы и азота, а также аммиака и летучих органических соединений. Все эти загрязнители определяют «поллютный климат», который существенно отличается от обычного. Попадая в водные источники, кислые осадки повышают кислотность и жесткость воды, что приводит к катастрофическому снижению продуктивности водоемов. Действие кислых осадков на почвы оказывает ощутимое отрицательное воздействие в северных и тропических районах. Попадая в почву, кислые осадки снижают активность редуцентов и азотофиксаторов. При pH равной 5 высвобождается алюминий, который в свободной форме ядовит, также повышается подвижность тяжелых металлов (кадмия, свинца, ртути). Чрезвычайно чувствительны к действию кислых осадков лесные экосистемы. Кислые осадки способствуют выщелачиванию из растений биогенов, сахаров, белков, аминокислот; повреждают защитные ткани, увеличивают вероятность проникновения патогенных бактерий. Конечный результат таких воздействий – снижение фитоценозами продуктивности и массовое усыхание деревьев. Наиболее сильно повреждаются хвойные леса.

Большую экологическую опасность представляет широкое применение ядохимикатов в сельском хозяйстве. Рассчитанные на борьбу с вредными насекомыми и сорняками, пестициды ядовиты для многих других организмов, а также для человека. Поэтому при использовании пестицидов нарушается структура биоценоза и свойственные ему регуляторные механизмы. В ряде случаев применение ядохимикатов приводило к повышению численности вредителей за счет уничтожения их естественных врагов и паразитов. Передаваясь по цепям питания, токсиканты способствуют гибели хищных зверей и птиц, а также вредят здоровью человека.

Одной из острейших проблем современности стало загрязнение пресных и морских вод. Многие из веществ, входящих в состав сточных вод, токсичны для человека и многих других организмов, в частности губительны для большинства гидробионтов отходы целлюлозно-бумажной промышленности. Среди промышленных выбросов особую опасность для населения водоемов представляют нефтепродукты, кислоты, поверхностно-активные вещества, соли и различного рода токсиканты. Все это ведет к обеднению видового состава водных биогеоценозов, снижению их продуктивности и устойчивости. Бытовые стоки, богатые органикой, приводят к эвтрофикации водоемов, которые вследствие этого теряют хозяйственное значение. Для морских экосистем опасность представляет загрязнение нефтепродуктами и пестицидами, вызывающее массовую гибель птиц и многих других животных, в том числе беспозвоночных и рыб. Чрезвычайно опасно загрязнение океана радиоактивными веществами.

Эти формы технологического воздействия человечества на природные системы представляют важнейшую проблему современного экологического кризиса. Но наряду с прямыми влияниями человечество вносит косвенные изменения в состав и условия существования природных сообществ. Развитие

транспорта, связи, гидростроительство и мелиорация, изменение ландшафтов в связи с созданием городов и введение индустриальных методов сельского хозяйства все это коренным образом трансформирует условия существования окружающих его экосистем и отдельных видов. В настоящее время антропогенное изменение ландшафтов представляет собой мощный и постоянный фактор, оказывающий влияние на видовой состав, структуру и экологические связи в экосистемах. В процессе антропогенного освоения природных комплексов происходит изменение целых сообществ. Антропогенные нарушения часто ведут к обеднению видового состава и упрощению биоценологических связей в экосистеме; приводят к снижению устойчивости систем, как к внешним воздействиям, так и к нарушениям динамического равновесия внутрисистемных взаимосвязей. Одной из наиболее обычных форм антропогенного изменения ландшафтов является создание «ландшафтной монотонности», когда происходит разрушение сложных экосистем с заменой их более простыми. Особенно наглядно это видно на примере введения монокультур в сельском и лесном хозяйстве.

Основные направления эволюции по Ч. Дарвину

Главный эволюционный труд Ч. Дарвина, содержащий результаты его более чем двадцатилетней работы, был опубликован в 1859 г. под названием «Происхождение видов, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Многие последующие работы ученого представляли собой дальнейшее развитие теории. Из них особого внимания заслуживают: «Изменение домашних животных и культурных растений», «Происхождение человека и половой отбор», которые вместе с «Происхождением видов» составляют единую трилогию, посвященную вопросам эволюции.

Эволюционная теория Ч. Дарвина включает две основные части: *учение об эволюции культурных растений и домашних животных* и *учение об эволюции видов*. Завершающим звеном в цепи дарвиновских идей по вопросу эволюции является его *учение о животном происхождении человека*.

Обоснование своей теории Ч. Дарвин начал с анализа причин изменчивости организмов в одомашненном состоянии, т. к. полагал, что преобразование растений и животных в ходе искусственного отбора служит лучшей моделью для изучения эволюции видов в естественном состоянии.

Рассуждения автора сводятся к следующему.

Изменчивость – врожденное свойство организмов, широко распространенное среди домашних животных и культурных растений, и проявляется у них чаще, чем в естественном состоянии. Она затрагивает любые признаки организма, возникает на всех стадиях развития особи. Чтобы вызвать изменчивость, достаточно почти любой перемены в условиях жизни, важно только, чтобы в новых условиях организмы находились в течение нескольких поколений. Условия влияют на организм двояко: косвенно – через воспроизводительную систему и непосредственно – на весь организм животного или растения, или на его часть.

При *непосредственном, прямом* влиянии характер изменений определяется: природой самого организма и природой условий. Ведущую роль играет природа организма. Непосредственное влияние среды вызывает определенную и неопределенную изменчивость. *Определенная* изменчивость носит массовый характер, возникает под действием определенных факторов и проявляется у родственных организмов в виде конкретных сходных изменений. *Неопределенная* изменчивость проявляется в виде разнообразных слабых различий у особей одного вида. Она непредсказуема, носит единичный, индивидуальный характер и возникает, "от неизвестных причин".

Имеет место также *коррелятивная, или соотносительная* изменчивость, при которой изменение в одной части организма ведет к изменению в другой.

По Дарвину, источником изменчивости, кроме того, служат: *гибридизация* (появляются новые сочетания родительских признаков), *упражнение и неупражнение* органов (изменения, вызываемые

акклиматизацией, изменением привычек, остановкой развития) и компенсация роста (усиленное развитие одного какого-то органа влечет за собой недоразвитие другого). Для селекции наиболее важна неопределенная изменчивость. Однако изменчивость еще не приспособленность, а лишь материал для отбора, с помощью которого человек накапливает изменения и преобразует организмы в нужном для себя направлении, создавая новые сорта и породы. Преобразование может быть очень существенным, так как изменение одного признака может повлечь за собой изменение другого в силу закона корреляций.

Дарвин выделяет в этом случае три формы отбора: бессознательный, методический и естественный и дает определение каждому. Две первые формы отбора, осуществляет сам человек. Дарвин относит их искусственному отбору.

Методический отбор – проводится с определенной целью изменить породу или сорт, согласно поставленной заранее определенной цели

Бессознательный отбор – это отбор, который проводит человек, сохраняя и размножая более ценные экземпляры животных или растений, уничтожая менее ценные, без намерения изменить породу.

Естественный отбор, или отбор наиболее приспособленных, осуществляет сама природа, при этом особи, «лучше приспособленные к сложным, изменяющимся с течением времени условиям, в которых они находятся, выживают и становятся прародителями своего рода». Естественный отбор сопутствует искусственному отбору. Если человек не противостоит естественному отбору или не создаёт условий близких к тем, в которых порода или сорт создавались, то порода или сорт вырождаются. Могут появиться реверсии к первоначальной форме.

Для эволюции культурных форм необходимо наличие всех трех факторов, таких, как изменчивость, наследственность и отбор, производимый человеком. Искусственный отбор является движущей и творческой силой этой эволюции.

Дарвин полагал, что эволюция видов в природе обусловлена аналогичными факторами: изменчивостью и естественным отбором, предпосылкой которого является её один фактор – борьба за существование.

Изменчивость. Широко распространена в природе, хотя не так часто, как в условиях культуры. Здесь имеются все формы изменчивости (определенная, неопределенная, соотносительная). Из них наиболее важна наследственная неопределённая изменчивость, которая является материалом для естественного отбора. Изменчивость порождает большое количество сомнительных форм или видов. Среди них трудно определить, какую из форм признать за вид, а какую за разновидность. Существование индивидуальной изменчивости и сомнительных видов очень важный факт в пользу изменяемости видов. Индивидуальные различия, являются первыми шагами к появлению разновидностей, а разновидности, в свою очередь, являются ступенями к подвидам и видам. Таким образом, термины «разновидность» и «вид», в

некоторой степени сходны, различаются только величиной различий между собой, а также по отношению к исходному виду.

Борьба за существование. Этот термин Ч.Дарвин, по его выражению, применял «в широком и метафорическом смысле», включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех её в оставлении после себя потомства. Борьба за существования может иметь несколько форм: борьба с силами неорганической природы (борьба с неблагоприятными условиями), борьба за существование между особями одного вида, борьба за существование между видами одного рода. Наиболее острой является борьба между организмами со сходными потребностями. Причинами борьбы за существование, являются перенаселение, или стремление организмов к неограниченному размножению (когда количество особей оказывается больше, чем средств для их существования) и относительный характер приспособленности (когда в новых условиях смысл прежних приспособлений исчезает, и организм вновь вынужден осваивать свое право на жизнь).

Следствием повсеместно происходящей борьбы за существования по Дарвину, является естественный отбор.

Естественный отбор, или «переживание наиболее приспособленных». Его осуществляет сама природа в интересах самих организмов. Для естественного отбора характерно сохранение благоприятных индивидуальных различий и уничтожение вредных. Его действие не распространяется на бесполезные и безвредные изменения. Особи, обладающие полезными изменениями, получают больше шансов на выживание и передачу признаков потомству. Накопительное действие естественного отбора в конечном итоге ведет к выработке приспособлений и дивергенции (расхождению признаков)

Дивергенция. В условиях дикой природы дивергенция выгодна для самих организмов. Разнообразие в строении и привычках дает организмам больше шансов занять новые свободные территории, новые места обитания и увеличить свою численность. В новых местах организмы вновь будут подвергаться борьбе за существование и естественному отбору, и вновь будут формироваться новые приспособления. И благодаря дальнейшей дивергенции группа особей сначала достигнет ранга разновидности, затем подвида и вида.

С позиций Дарвина *органическая целесообразность* – не предустановленная Творцом абсолютная гармония, а всего лишь относительная приспособленность организмов к условиям существования, которая возникла в результате длительного накопительного действия естественного отбора.

Следовательно, эволюционный процесс, это процесс, основанный на эволюции приспособлений. Совершенствование приспособлений может сопровождаться и не сопровождаться повышением уровня организации. Высший уровень организации означает высокую степень дифференциации и специализации органов взрослого организма. Каждая среда диктует свой уровень организации, поэтому на Земле одновременно существуют и низшие и высшие формы.

Проблема вымирания видов. Борьба за существование ведет к естественному отбору, который заключается в избирательном выживании наиболее приспособленных особей и гибели менее приспособленных. Вымирание одних форм всегда является следствием появления других форм, более приспособленных. Таким образом, вымирание, это необходимая и притом прогрессивная сторона процесса эволюции, так как через вымирание менее удачных происходит совершенствование органических форм

Направления эволюции

Впервые вопрос об основных направлениях эволюционного процесса пытался разрешить Ж.-Б.Ламарк. Он выделил два направления эволюционного процесса: *повышение уровня организации, градация* (осуществляется через внутреннее стремление к самосовершенствованию) и *возникновение разнообразия* на каждом уровне (появляется под действием среды).

Ч.Дарвин считал, что в основе эволюции лежит процесс приспособленности, поэтому как высокий, так и низкий уровни организации – результат приспособленности к соответствующим условиям среды. В частности, высокий уровень, для которого характерна высокая степень дифференциации органов и систем, был приобретен в более сложных условиях среды.

После Ч.Дарвина проблема направлений эволюции разрабатывалась за рубежом – Б.Реншем и Дж.Хаксли, у нас в стране – А.Н.Северцовым и И.И.Шмальгаузенем.

Б.Ренш считал, что эволюция может идти по горизонтали и по вертикали. Адаптивную радиацию (возникновение разнообразия на данном уровне организации) он назвал *кладогенезом*, а выход на новый уровень адаптивной радиации – *анагенезом*. Дж. Хаксли обратил внимание еще на одно направление эволюции – *стасигенез*, явление эволюционной стабилизации. По Хаксли, эволюция – это прогрессивный процесс, но в основном ограниченный. Каждая группа организмов, переходя от одной ступени к другой (от грады к граде), развивается прогрессивно, но, в конце концов, приходит к стасигенезу или вымиранию. Лишь одно направление эволюции, которое привело к возникновению человека, оказалось неограниченно прогрессивным, т.к. был достигнут совершенно новый уровень эволюции – *социальный*. Человек практически перестал приспособляться к среде и начал приспособлять среду под себя.

А.Н.Северцов и Дж. Хаксли, поддержали дарвиновское положение о том, что повышение уровня организации – не обязательный результат эволюции. Оно возникает под действием тех же факторов, что и любое другое приспособление. В связи с этим, А.Н.Северцов выделил два основных направления в эволюции: биологический прогресс и биологический регресс. *Биологический прогресс* означает возрастание приспособленности потомков по

сравнению с предками, в то время как *биологический регресс* приводит таксоны к вымиранию.

Критериями биологического прогресса являются: а) стойкое увеличение численности прогрессирующей группы по сравнению с предковой; б) расширение ареала, в) увеличение таксономического разнообразия. При этом биологический прогресс может быть достигнут несколькими путями, среди них: *ароморфоз*, или морфофизиологический прогресс (повышение уровня организации), *идиоадаптация* (выработка более или менее частных приспособлений), *общая дегенерация*, или морфофизиологический регресс (вторичное упрощение организации), *ценогенез* (выработка приспособлений на эмбриональных или личиночных стадиях, например, провизорные, временные органы зародышей и личинок).

В ходе биологического прогресса организация может, соответственно, усложняться, оставаться на том же уровне или вторично упрощаться.

Критерии биологического регресса диаметрально противоположны, то есть отмечается утрата приспособленности, спад численности, уменьшается таксономическое разнообразие. Таким образом, интерпретация основных направлений эволюционного процесса по А.Н.Северцову, чисто морфологическая.

Подход И.И.Шмальгаузена к вопросу об основных направлениях эволюционного процесса эколого-морфологический. По Шмальгаузену, ценогенез не следует выделять в самостоятельное направление, т.к. одни провизорные структуры, например, вторичные яйцевые оболочки амниот, плацента у млекопитающих имеют значение ароморфозов, а другие органы, например, наружные жабры головастика, яйцевой зуб у детенышей крокодилов и птенцов птиц – алломорфозы (идиоадаптации), то есть являются частными приспособлениями - самостоятельными направлениями эволюции. В связи с этим, И.И.Шмальгаузен выделяет в качестве основных следующие направления: биологический прогресс, биологический регресс, эволюционную стабилизацию. При этом биологический прогресс достигается через ароморфоз, алломорфоз или специализацию.

Ароморфоз – адаптивные преобразования, которые сопровождаются повышением уровня организации, появлением приспособлений широкого значения. Таким образом, появляется возможность существования в более сложных условиях среды, происходит расширение среды обитания или расширение адаптивной зоны.

Алломорфоз – смена одних частных приспособлений другими, при этом организм не испытывает ни значительного усложнения организации, ни её упрощения. Наблюдается при переходе к донному образу жизни, при замене водной среды на воздушную, при переходе от хождения по земле к лазанию по деревьям или от лазания к летанию.

Эволюционная специализация – алломорфная эволюция, при которой интенсивности движущего и стабилизирующего отборов выравнены. Специализация может быть выражена в виде: теломорфоза, гиперморфоза, гипоморфоза или катаморфоза, смысл которых заключается в следующем.

Теломорфоз – это направление эволюции в сторону узкой конечной специализации (обычно по способу добывания пищи и местообитаниям). *Примеры:* роющие млекопитающие кроты, миноги, присасывающиеся к рыбам.

Гиперморфоз – это развитие организма или его отдельных частей за пределы целесообразного. *Примеры:* гигантские медведи, саблезубые кошки, моржи.

Гипоморфоз – это явление недоразвития (сохраняются отношения организма со средой, свойственные личиночным стадиям или молодым особям), при этом может наблюдаться: *неотения* (размножение организма на личиночной стадии, встречается у некоторых раков, пауков, насекомых, амфибий), *фетализация* (замедленный темп онтогенеза отдельных органов и систем; у взрослых особей сохраняются признаки эмбрионов, например, форма ушной раковины, пропорции черепа человека напоминают признаки детенышей человекообразных обезьян), *педоморфоз* (детское размножение, форма партеногенеза, при которой в теле личинки развиваются неоплодотворенные яйцеклетки, дающие начало новому поколению, которое питается тканями родительской личинки и, достигнув стадии взрослых самок и самцов, после оплодотворения рождает педогенетических личинок, встречается, у некоторых мух, морских рачков).

Катаморфоз – тип специализации, связанный с попаданием организмов в простую среду обитания (переход к сидячему и паразитическому образу жизни), при этом утрачивается часть органов и вторично упрощается организация. Например, взрослые асцидии ведут прикрепленный образ жизни, у них утрачена хорда.

Основные положения синтетической теории эволюции

Начало формирования синтетической теории эволюции (СТЭ) приходится на 20-30-е гг. XX в., хотя сам термин «синтетическая теория эволюции» появился позже от названия книги Дж.Хаксли «Эволюция: современный синтез». Теория возникла на основе синтеза классического дарвинизма, популяционной генетики, цитологии, экологии, систематики, биогеографии, морфологии и других наук. В становление СТЭ внесли свой вклад ученые разных стран, среди которых: С.С.Четвериков, Н.В.Тимофеев-Ресовский, Н.П.Дубинин, Д.Д.Ромашов, Г.Ф.Гаузе, И.И.Шмальгаузен, Ф.Г.Добржанский, Дж.Хаксли, Б.Эфрусси, Р.Фишер, Дж.Холдейн, С.Райт и др.

Не простым был путь к синтезу генетики и теории эволюции. Эволюционная теория Ч.Дарвина для своей убедительности требовала генетического обоснования. Многие её положения оказались несостоятельными, в частности, гипотеза «пангенезиса», предложенная Ч.Дарвиным и сходная в общих чертах с взглядами Гиппократа. Негативную роль в признании роли естественного отбора сыграли выводы В.Иогансена о неэффективности отбора в «чистых линиях». Противоречила теории отбора

созданная С.И.Коржинским и Г. де Фризом мутационная теория, согласно которой фактором эволюции являются мутации, скачкообразно приводящие к появлению новых разновидностей, а затем и видов. Отбор в этом случае играет не творческую роль, а лишь роль браковщика. Не избежали ошибок и генетики, полагавшие, что причиной мутаций является выпадение генов, которых с поколениями становится меньше. Этим исчерпываются резервы изменчивости, и эволюционный процесс становится небесконечным. Таким образом, генетическая неразработанность теории Ч.Дарвина делала её объектом жесткой критики и отрицания. Важный вклад в развитие нового отношения к учению Ч. Дарвина внесли английский математик Харди и немецкий врач Вайнберг, сформулировавшие правило (ныне закон) равновесия генов в популяции, согласно которому без давления каких-либо внешних факторов частоты генов в бесконечно большой панмиктической популяции стабилизируются уже после одной смены поколений. Расчеты авторов касались идеальной популяции, в которой отсутствуют мутационный процесс, отбор и нет обмена генами с другими популяциями, и которая, следовательно, не эволюционирует.

Решающим этапом в развитии современного эволюционизма стала работа С.С.Четверикова, показавшая, что в природе подобных популяций не существует, так как любая природная популяция, находясь под давлением внешних факторов, становится генетически гетерогенной. Одним из таких факторов, является мутационный процесс, благодаря которому популяция "как губка" насыщена различными мутациями, прежде всего, рецессивными. Большинство мутаций – вредные, но являясь рецессивными и находясь в гетерозиготе, внешне не проявляются. Однако именно рецессивные мутации служат резервом наследственной изменчивости. При изменении условий, они могут оказаться эволюционно значимыми. Распространившись в популяции, перейдя в гомозиготное состояние и проявившись в фенотипе, они могут быть подхвачены отбором и есть вероятность, что выйдут на эволюционную арену. Положение о насыщенности популяций мутациями было подтверждено в экспериментах на природных популяциях дрозофилы.

Большую роль в дальнейшем развитии синтеза эволюционного учения с генетикой сыграли работы Н.И.Вавилова (закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, учение о центрах происхождения культурных растений), Р.А.Фишера («Генетическая теория естественного отбора»), а также труды Г.С.Дженнигса, Дж.Б.С.Холдейна, С.Райта, содержавшие результаты математического обоснования действия эволюционных факторов. После накопления экспериментального материала и создания математических моделей эволюционных процессов, происходящих на уровне популяций, появилась возможность дать определение следующим положениям учения о микроэволюции: элементарная эволюционная единица (популяция), элементарное эволюционное явление (длительное векторизованное изменение генотипической структуры популяции), элементарный эволюционный материал (мутации), элементарные эволюционные факторы (мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, естественный отбор). Учение о

микроэволюции – основной раздел синтетической теории эволюции. Изучение механизмов микроэволюции, полагают, способствует разработке проблем более крупного эволюционного уровня – макроэволюционного.

В конце 1970-х гг. Н.Н.Воронцовым были предприняты попытки сформулировать основные постулаты СТЭ. Некоторые из этих постулатов следуют из работ самого Ч.Дарвина, другие – возникли в ходе развития эволюционизма в первой половине XX в. Основные из них следующие:

- материалом для эволюции служат мелкие дискретные изменения наследственности – мутации;

- единственный движущий фактор эволюции – естественный отбор;

- наименьшая эволюционирующая единица – популяция;

- эволюция носит дивергентный характер, т. е. каждый вид имеет единственный предковый тип, т. е. монофилетическое происхождение;

- эволюция носит постепенный и длительный характер;

- вид состоит из соподчиненных и генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц – подвидов и популяций, т. е. он – политипичен;

- «поток генов» возможен лишь внутри вида; вид генетически целостная и замкнутая система, целостность обеспечивается возможностью скрещивания и потоком генов между популяциями вида, а замкнутость – изолирующими межвидовыми механизмами, которые обеспечивают панмиксию внутри вида;

- критерий репродуктивной обособленности не приемлем к формам без полового процесса (агамные, партеногенетические формы);

- эволюция на уровне вида идет путем микроэволюции, и не существует закономерностей макроэволюции, отличных от микроэволюционных;

- эволюция непредсказуема, имеет ненаправленный характер, у неё нет конечной цели.

Рекомендуемая литература

Ботаника

Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений / Т.И.Серебрякова, Н.С.Воронин, А.Г.Еленевский и др. – М.: КМЦ "Академкнига", 2006.

Зоология

Рупперт и др. Зоология беспозвоночных. Функциональные и эволюционные аспекты М.: Издательский центр «Академия», 2008. в 4-х т.

Константинов В.М., Наумов С.П., Шаталова С.П. Зоология позвоночных: Изд. 3-е, перераб., М.: Академия, 2004.

Биохимия

Березов Т.Т., Коровкин Б.Ф. Биологическая химия: Учебник. 3-е изд. перераб. и доп. – М.: Медицина, 2007.

Цитология и генетика

Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: – М.: ИКЦ «Академкнига», 2004.

Генетика: учеб. для вузов/ В.И.Иванов и др.; под ред. В.И.Иванова – М.: ИКЦ «Академкнига», 2006.

Микробиология и вирусология

Воробьев А.А., Быков А.С., Пашков Е.П. и др. Основы микробиологии, вирусологии и иммунологии. М.: Академия, 2009.

Физиология

Физиология человека. Под редакцией В.М.Покровского, Г.Ф.Коротько. М.: Медицина, 2007.

Экология

Горелов А.А. Экология. 3-е изд. – М.: Академия, 2009.

Теория эволюция

Эволюционное учение: Учеб. для биол. спец, вузов / А.В, Яблоков, А.Г. Юсуфов. – 6 изд., испр. – М.: Высш. шк., 2006.

Содержание

БОТАНИКА	3
(Архипова Е.В., Буланый Ю.И., Костецкий О.В., Степанов М.В., Степанов С.А)	
Общая характеристика и классификация растительных тканей	3
Особенности анатомического строения листьев двудольных, злаковых и хвойных растений. Заложение и рост листьев.....	4
Строение стебля травянистых однодольных и древесных двудольных растений	7
Первичная структура корня. Переход от первичного строения корня к вторичному у двудольных растений	11
Метаморфозы вегетативных органов растений и их значение	13
Цветок, строение и классификация. Мегаспорогенез и микроспорогенез. Строение мужского и женского гаметофитов. Опыление, типы опыления. Двойное оплодотворение. Образование семени, строение семени, типы прорастания	14
Соцветие, биологическое значение, классификация соцветий. Плоды, строение плода, биологическое значение, классификация плодов	17
Водоросли. Общая характеристика (определение, строение, питание, размножение). Основные отделы (сине-зеленые, зеленые, бурые, диатомовые, красные), их характеристика, эволюция, значение	18
Грибы. Общая характеристика. Признаки, сближающие грибы с растениями и животными. Основные классы низших (Хитридиомикеты, Оомицеты, Зигомицеты) и высших грибов (Аскомицеты, Базидиомицеты) их характеристика и эволюция	20
Лишайники. Общая характеристика. Особенности морфологического и анатомического строения. Компоненты лишайника и характер их взаимоотношений. Способы размножения и местообитание	22
Общая характеристика высших растений. Современные представления о происхождении этой группы. Основные направления эволюции гаметофита и спорофита	24
Отдел Моховидные: общая характеристика и классификация. Строение и размножение маршанции, кукушкина льна и сфагнума	24
Отдел Плауновидные: общая характеристика и классификация. Строение и размножение плауна и селягинеллы	26
Отдел Хвощевидные: классификация и общая характеристика. Строение и размножение хвоща полевого	27
Отдел Папоротниковидные: общая характеристика и классификация. Строение и размножение щитовника и сальвинии	28

Отдел Голосеменные (Pinophyta): общая характеристика и систематика. Географическое распространение и жизненные формы. Женский и мужской гаметофит. Цикл воспроизведения на примере сосны. Важнейшие представители хвойных, их значение в природе и народном хозяйстве	29
Общая характеристика цветковых растений. Теории происхождения цветка. Принципы классификации. Общая характеристика, отличительные особенности классов Двудольные и Однодольные	32
ЗООЛОГИЯ	36
(Аникин В.В., Беляченко А.В., Воронин М.Ю., Ермохин В.В., Мосолова Е.Ю., Филипьевичев А.О.)	
Характеристика царства Протиста	36
Теории происхождения Многоклеточных животных	38
Общая характеристика типов низших многоклеточных и радиально симметричных беспозвоночных животных	40
Общая характеристика червеобразных животных	41
Общая характеристика Мягкотелых	43
Общая характеристика типа Членистоногие – Arthropoda	45
Общая характеристика типов вторичноротых беспозвоночных животных	46
Характеристика типа Хордовых. Черты организации хордовых, унаследованные от беспозвоночных. Морфобиологические особенности хордовых	47
Особенности надкласса рыб и их приспособления к обитанию в водоёмах с разной солёностью	50
Общая характеристика класса Пресмыкающихся. Приспособления рептилий к различным средам обитания	53
Общая характеристика класса Птиц: приспособления к полету, особенности внутренней организации	56
Морфобиологические ароморфозы млекопитающих. Современная систематика класса	60
БИОХИМИЯ	64
(Галицкая А.А., Плешакова Е.В.)	
Структурная организация белков. Связь структуры и функции. Ферменты как биокатализаторы	64
Структура и функции нуклеиновых кислот. ДНК, её роль в хранении, передаче и	

реализации генетической информации	67
Углеводы: основные механизмы биосинтеза и катаболизма	70
Основные принципы регуляции обмена веществ в живых организмах	74
Понятие о биологическом окислении. Аккумуляция энергии в клетке. Пути образования и использования АТФ в организме	77
ЦИТОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА	81
(Алаторцева Т.А., Юдакова О.И.)	
Биологические мембраны: строение, свойства, функции	81
Структурно-функциональная организация клеточного ядра	83
Структурно-функциональная взаимосвязь органоидов в клетке	84
Основные типы деления эукариотических клеток	85
Механизмы дифференциации клеток и причины старения.....	87
Регуляция процессов клеточной пролиферации	88
Основные типы наследования признаков	90
Основные типы мутаций, причины их возникновения и генетические последствия	93
МИКРОБИОЛОГИЯ И ВИРУСОЛОГИЯ	96
(Глинская Е.В., Петерсон А.М.)	
Особенности прокариотического типа организации клетки. Основные структурные компоненты бактериальной клетки и их функции	96
Типы метаболизма бактериальных клеток. Классификация бактерий по способам получения энергии, донорам электронов, источникам углерода	98
Роль микроорганизмов в превращении веществ в природе. Участие в круговороте углерода, азота, фосфора, серы	100
Взаимоотношения бактерий с другими группами живых организмов	102
Общая организация вирусов. Структура и химический состав вирусов	105
Жизненный цикл вирусов.....	106
Бактериофагия. Формы и строение фагов. Лизогения и лизогенная конверсия. Практическое использование фагов	107

Биотехнологические схемы получения первичных и вторичных метаболитов. Использование биологических объектов в биотехнологии: подбор и селекция	109
ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ	111
(Степанов С.А.)	
Значение зеленых растений для биосферы Земли. Общее уравнение фотосинтеза. Световая и темновая фазы фотосинтеза	111
Уравнение дыхания растений. Значение дыхания в энергетическом и пластическом обменах	113
Азотное питание растений	114
Водный баланс растений	115
Первичные и вторичные растительные вещества. Значение веществ, синтезируемых в растениях	116
Этапы онтогенеза высших растений	118
Гормональная система регуляции роста и развития растений. Детерминация пола у растений	119
Влияние факторов внешней среды на морфогенез растений <i>in vivo</i> и <i>in vitro</i> . Фотопериодизм и термопериодизм развития растений	121
ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ	125
(Сметанина М.Д., Шорина Л.Н.)	
Организм как целостная саморегулирующаяся система. Понятие о нейро-гуморальной регуляции. Рефлекс. Классификация рефлексов. Рефлекторная дуга	125
Физиология нервной деятельности. Функции спинного и головного мозга. Вегетативная нервная система	127
Физиология мышечной ткани. Механизм мышечного сокращения. Регуляция работы мышц	131
Физиология пищеварения. Пищеварительные ферменты. Процессы всасывания в кишечнике (фильтрация, осмос, диффузия). Нейрогуморальная регуляция функции пищеварительных желез	134
Внутренняя среда организма: кровь, тканевая жидкость, лимфа. Состав и функции крови. Группы крови. Резус-фактор	138
Кровообращение. Круги кровообращения. Артерии, вены, капилляры. Воротная система печени. Свойства сердечной мышцы	140

Нейро-гуморальная регуляция работы сердца и кровяного давления. Рефлексогенные зоны. Роль гормонов в регуляции сердечно-сосудистой деятельности ...	142
Физиология дыхания. Механизм вдоха и выдоха. Опыт Фредерика. Рефлекс Геринга-Брейера. Нейро-гуморальная регуляция дыхания	143
Физиология выделения. Основные функции почек. Строение нефрона. Механизм мочеобразования. Процессы фильтрации, реабсорбции и секреции. Нейро-гуморальная регуляция мочеобразования	145
Железы внутренней секреции. Свойства гормонов. Секреция гормонов. Регуляция синтеза и секреции гормонов. Механизм рецепции гормонов. Роль аденилатциклазы. Кальмодулин и роль кальция в передаче сигнала с гормональной молекулы. Фосфоинозитольный и диацилглицероловый механизмы рецепции	148
ЭКОЛОГИЯ	152
(Пискунов В.В.)	
Экологические факторы и их классификация. Комплексное действие экологических факторов. Жизненные формы организмов и их классификация	152
Определение понятия популяция. Регуляция численности популяций	156
Продуценты как компонент экосистемы. Продуктивность фитоценозов и запасы биомассы в них	161
Глобальные последствия влияния человека на биосферу	164
ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ	169
(Алаторцева Т.А.)	
Основные положения учения Ч. Дарвина	169
Направления эволюции	172
Основные положения синтетической теории эволюции	174
<i>Рекомендуемая литература</i>	177

Учебное издание

**СПРАВОЧНЫЕ МАТЕРИАЛЫ
ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К ИТОГОВОЙ АТТЕСТАЦИИ
ПО БИОЛОГИИ**

Учебное пособие

Подписано к печати
Формат. Объем 11,4 п.л.
Тираж экз.
Заказ N. Печать офсетная.
