

Министерство образования и науки Российской Федерации
Амурский государственный университет

Г.Г. Охотникова, Т.А. Родина, С.А. Лескова

КОНЦЕПЦИИ СОВРЕМЕННОГО ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ

Часть V

Концепции биологии

Учебное пособие
(Издание второе)

Благовещенск
Издательство АмГУ
2011

ББК 20 я 73

О 92

*Рекомендовано
учебно-методическим советом университета*

Рецензенты:

В.В. Щекина, доцент кафедры ботаники БГПУ, канд. биол. наук;

*В.А. Митрофанова, доцент кафедры химии и естествознания АмГУ,
канд. хим. наук*

Охотникова, Г.Г., Родина, Т.А., Лескова, С.А.

О 92 Концепции современного естествознания. Часть V. Концепции биологии: учебное пособие. – 2-е изд., исправл. – Благовещенск: Амурский гос. ун-т, 2011. – 200 с.

Пособие включает ряд тем курса "Концепции современного естествознания", посвященных развитию биологических представлений о мире. Рассматривается история развития общей биологии, уровни организации, свойства и гипотезы происхождения живой материи, теория клеточного строения, эволюция живых систем, основные вопросы генетики, экосистемный и биосферный уровни организации живой материи.

Пособие написано в соответствии с требованиями Государственного образовательного стандарта и Национального аккредитационного агентства в сфере образования и предназначено для студентов всех специальностей и направлений подготовки, изучающих дисциплину "Концепции современного естествознания".

ББК 20 я 73

В авторской редакции

©Амурский государственный университет, 2011

© Охотникова, Г.Г., Родина, Т.А., Лескова, С.А., 2011

ВВЕДЕНИЕ

Биология – увлекательнейшая и интереснейшая часть естествознания. Ее развитие связано со стремлением человека познать самого себя и окружающую живую природу, частью которой он является. Предложенный в начале XIX в. Г. Тревиранусом и Ж.-Б. Ламарком термин дословно переводится как "учение о жизни". Но своими корнями эта наука уходит в глубокую древность. Большой вклад в формирование первых представлений о живой природе внесли ученые Древнего мира: египетские и шумерские жрецы, мыслители Древней Индии и Китая, древнегреческие философы. Пережив тяжелый для всей научной мысли период Средневековья, биология, как феникс из пепла, возрождается и к XVIII в. формируется уже как отдельная отрасль науки. Большой объем фактического материала, накопленного к этому времени, стимулирует ее быстрое развитие. Создание инструментальных методов исследований приводит к дифференциации биологических знаний и появлению таких новых отраслей как цитология, эмбриология, генетика.

Современная биология тесно связана с другими естественными науками. Результатом такой связи является интеграция наук и появление новых направлений исследований: биохимии, молекулярной биологии, биофизики, космической биологии и др. В настоящее время биологию условно разделяют на две большие части: общую биологию и биологию организмов.

Предлагаемое вашему вниманию учебное пособие рассматривает основные концепции общей биологии. Практика показывает, что этот материал является не самым сложным для усвоения, но объем его, в соответствии с требованиями Государственного образовательного стандарта, весьма и весьма обширен.

Пособие соответствует требованиям Государственного образовательного стандарта для специальностей, изучающих дисциплину "Концепции современного естествознания" и требованиям, предъявляемым к данной области естествознания Национальным аккредитационным агентством в сфере образования, в

том числе, объему Федерального экзамена в сфере высшего профессионального образования (ФЭПО).

Изложенный в пособии материал предназначен для подготовки к практическим занятиям по указанному разделу дисциплины "Концепции современного естествознания", экзамену и зачету, для реализации самостоятельной работы студентов экономических, юридических, гуманитарных и других специальностей. Пособие также может использоваться студентами заочной формы обучения в качестве как основной, так и вспомогательной литературы. Кроме того, авторы надеются, что подробное изложение материала сможет в какой-то мере компенсировать недостаток аудиторного времени, отводимого на изучение указанной дисциплины.

1. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОГО УРОВНЯ ОРГАНИЗАЦИИ МАТЕРИИ

Сущность живого, его основные признаки

Библейское сказание о сотворении богом живого мира (включая человека) занимает в "священной книге" всего несколько десятков строк. Согласно библии для появления живого на Земле достаточно было божественной воли и слова.

Но шло время, человечество поднималось по ступеням познания все выше и выше, и в процессе этого познания стало ясно, что в природе все обстоит гораздо сложнее, чем об этом повествует Библия. И одной из самых трудных для науки задач оказалось проникновение в тайны живого. Вопрос этот до сих пор не имеет однозначного ответа. Так как же понимает современная биология сущность жизни?

На многих этапах развития естествознания предпринимались попытки дать определение понятию "жизнь". Аристотель считал, что жизнь – это "питание, рост и одряхление". Выдающийся немецкий естествоиспытатель Г. Тревиранус понимал под жизнью "стойкое единообразие процессов при различии внешних влияний". Французский физиолог и врач М. Биша определил это понятие как "совокупность функций (отправлений), сопротивляющихся смерти". Как "химическую функцию" и "сложный химический процесс" рассматривали жизнь французский исследователь А. Лавуазье и известнейший русский физиолог, Нобелевский лауреат И.П. Павлов. Одно из самых известных определений сформулировано Ф. Энгельсом: "жизнь есть способ существования белковых тел, основным атрибутом которого является обмен веществ".

Но можно ли выбрать такое определение жизни, которое в наибольшей степени отражает сущность этого явления? Увы! Точного ответа на этот вопрос до сих пор не существует потому, что нет четкой границы между живым и неживым и примеров этому множество. Вполне очевидно, что собака с отрезанной головой мертва. Но если через ее сердце искусственно пропускать кровь,

оно будет биться. А современная наука позволяет пересадить это сердце другой собаке, и та будет жить. Таким образом, организм может умереть, но его составляющие останутся живыми. Это пример из макромира. Если же мы зададимся целью исследовать микромир, то результаты будут подобны. Одноклеточный организм, живущий в условиях кислородного дыхания, при отсутствии одного не погибает, а начинает получать необходимую энергию за счет процессов брожения (ферментативного расщепления органических веществ, в ходе которого высвобождается необходимая для жизнедеятельности микроорганизмов энергия). Жив ли этот микроорганизм, если по существу он перестал дышать? Ответ очевиден: жив, хотя функции живого осуществляются в нем другим способом. Даже если мы разрушим такую клетку, выжав под высоким давлением из нее "клеточный сок", сок этот будет сбраживать органические вещества точно так же, как делала это живая клетка. Является ли полученный "клеточный сок" живым? На первый взгляд – нет. Но не установлено, в какой момент он перестал быть таковым. Таким образом, на всех уровнях биологической организации материи мы неизменно сталкиваемся с невозможностью однозначного разделения живого и неживого.

Для решения этого вопроса необходимо более определенно выявить различия между живым и неживым.

Познание сущности жизни – одна из основных задач биологии. **Жизнь** – это качественно особая форма материи, высшая по сравнению с физической и химической формами ее существования, представляет собой биологическую форму движения материи. В чем же состоит это более высокое качественное отличие? Органические соединения по многообразию входящих в их состав компонентов и сложности строения превосходят соединения неорганические. Процессы превращений в живых системах во много раз быстрее и многообразнее, чем в неживых. Но самое главное отличие заключается в тенденции живых систем к упорядоченности, наиважнейшему качеству ЖИВОГО. Ведь именно для живого характерна способность создавать порядок из хаоса (теплового движения молекул), противодействуя второму началу термодинамики (принци-

пу возрастания энтропии). Следовательно, живые объекты должны представлять собой открытые системы, то есть быть способны к взаимодействию с окружающей средой, обмениваться с ней энергией. Уменьшение энтропии в изолированном живом объекте сопровождается ее возрастанием в системе "живой объект – среда", что позволяет сделать вывод о сохранении принципов термодинамики.

Современная биология при описании живого идет по пути перечисления основных свойств живых организмов. При этом подчеркивается, что только совокупность данных свойств может дать представление о специфике жизни.

В состав живых организмов входят те же химические элементы, что и в объекты неживой природы. Однако соотношение элементов в живом и неживом неодинаково. В живых организмах 98 % химического состава приходятся на четыре элемента: углерод, кислород, азот и водород. Шесть химических элементов – углерод, кислород, водород, азот, сера и фосфор – получили название "органогены", так как именно эти элементы служат основой для построения живых систем. Живые организмы отличаются от неживой природы так называемым *субстратом жизни*, под которым в свете современных представлений понимают комплекс белков и нуклеиновых кислот.

Характерной чертой субстрата жизни является его структурная организация. Химические процессы в живых системах строго упорядочены во времени и в пространстве. Согласованное протекание большого количества реакций в малом объеме достигается путем закономерного распределения отдельных звеньев в протоплазме – *структурированности* – что является обязательным свойством живых систем. Живые организмы характеризуются сложной, упорядоченной структурой. Уровень их организации значительно выше, чем в неживых системах.

Живой организм, сохраняя структурированность на протяжении жизни, противостоит общей тенденции возрастания энтропии. Активно организуя поступление энергии из внешней среды, живой организм понижает энтропию внутри себя и повышает энтропию в окружающей среде.

Дискретность (лат. discretus – прерывистый, состоящий из отдельных частей) – всеобщее свойство материи. Любая биологическая система (например, организм, вид, биогеоценоз) состоит из отдельных, но, тем не менее, взаимодействующих частей, образующих структурно-функциональное единство.

Важный признак живых систем – использование внешних источников энергии в виде пищи, света и др. Через живые системы проходят потоки веществ и энергии, вот почему они **открытые**. Поступление энергии в организм происходит за счет **обмена веществ**. Обмен веществ обеспечивает относительное постоянство химического состава всех частей организма. Основу обмена веществ составляют взаимосвязанные и сбалансированные процессы ассимиляции, т.е. процессы синтеза веществ в организме, и диссимиляции, в результате которых сложные вещества и соединения распадаются на простые, и выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Эти процессы направлены на обновление структур организма, на обеспечение его жизнедеятельности. Самообновление происходит благодаря использованию **биологической информации**. Наследственная информация реализуется в процессе **индивидуального развития**.

Способность к **росту и развитию** – свойство, присущее любому живому организму. Растить – значит увеличиваться в размерах и массе с сохранением общих черт строения. Рост сопровождается развитием. В результате развития возникает новое качественное состояние объекта. Развитие живой формы материи представлено индивидуальным и историческим развитием. На протяжении индивидуального развития постепенно и последовательно проявляются все свойства организмов. Историческое развитие сопровождается образованием новых видов и прогрессивным усложнением жизни. В результате исторического развития возникло все многообразие живых организмов на Земле.

Живые организмы активно реагируют на окружающую среду, т.е. обладают **раздражимостью**. Раздражимость – неотъемлемая черта, присущая всему живому; она является выражением одного из общих свойств всех тел природы – свойства отражения. Оно связано с передачей информации из внешней среды

любой биологической системе (организму, органу, клетке). Это свойство выражается реакциями живых организмов на внешнее воздействие. Благодаря свойству раздражимости организмы избирательно реагируют на условия окружающей среды.

Еще одним важным свойством живых форм является размножение или **репродукция**. В связи с тем, что жизнь существует в виде дискретных биологических систем и существование каждой отдельно взятой биологической системы ограничено во времени, поддержание жизни на любом уровне связано с репродукцией. Любой вид состоит из особей, каждая из которых рано или поздно перестанет существовать, но благодаря самовоспроизведению жизнь вида не прекращается. В основе самовоспроизведения лежит образование новых молекул и структур, которое обусловлено информацией, заложенной в нуклеиновой кислоте ДНК. Самовоспроизведение тесно связано с явлением наследственности: любое живое существо рождает себе подобных.

Наследственность заключается в способности организмов передавать свои признаки, свойства и особенности развития из поколения в поколение. Она обусловлена относительной стабильностью, т.е. постоянством строения молекул ДНК.

Живые организмы способны передавать потомкам заложенную в них информацию, содержащуюся в генах, – **единицах наследственности**. Эта информация в процессе передачи может видоизменяться и искажаться. Это предопределяет **изменчивость** живого. Благодаря чему живые организмы способны приспосабливаться к среде обитания и своему образу жизни. Изменчивость создает разнообразный материал для отбора наиболее приспособленных к конкретным условиям существования, что, в свою очередь, приводит к появлению новых форм жизни, новых видов живых организмов.

Саморегуляция функций – основной механизм поддержания жизнедеятельности организма на относительно постоянном уровне. Саморегуляция, возникнув в процессе эволюции как результат приспособления к воздействию окружающей среды, присуща всем формам жизнедеятельности. Эти общие регу-

ляторные механизмы направлены на достижение и поддержание относительно постоянного внутреннего среды. По своей природе физиологическая саморегуляция является автоматическим процессом.

На основании свойств можно выявить закономерности, совокупность которых характеризует жизнь:

- самообновление, связанное с потоком вещества и энергии;
- самовоспроизведение, связанное с потоком информации;
- саморегуляция, базирующаяся на потоке вещества, энергии и информации.

Единение этих закономерностей составляет динамическую основу жизни. Нуклеиновые кислоты играют ведущую роль в осуществлении потока информации, белки – в потоках вещества и энергии. Существование этих трех потоков является обязательным условием для получения ответа на вопрос: является ли рассматриваемая система живой?

Из совокупности указанных признаков вытекает следующее обобщенное определение сущности живого, сформулированное отечественным биофизиком М.В. Волькенштейном: "живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров – белков и нуклеиновых кислот". Проф. В.Н. Ярыгин сформулировал определение живой системы следующим образом: "макромолекулярная открытая система, которой свойственны иерархическая организация, способность к самовоспроизведению, обмен веществ, тонко регулируемый поток энергии".

Уровни организации живой материи

Структурный или системный анализ обнаруживает, что мир живого чрезвычайно многообразен и имеет сложную структуру. На основе критерия масштабности можно выделить следующие уровни организации живого вещества:

1. Молекулярный уровень. Любая живая система, как бы сложно она ни была организована, состоит из *биологических макромолекул*: нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, а также других важных органических веществ. С

этого уровня начинаются разнообразные процессы жизнедеятельности организма: обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др.

2. Клеточный уровень. **Клетка** – структурная и функциональная единица, а также единица развития всех живых организмов, обитающих на Земле. На клеточном уровне сопрягаются передача информации и превращение веществ и энергии.

3. Органно-тканевый уровень. Клетки многоклеточных организмов образуют **ткани** – системы сходных по строению и функциям клеток и связанных с ними межклеточных веществ. Ткани интегрируются в более крупные функциональные единицы, называемые **органами**. Внутренние органы характерны для животных; здесь они входят в состав систем органов.

4. Организменный уровень. Элементарной единицей организменного уровня служит особь, которая рассматривается в развитии – от момента зарождения до прекращения существования – как живая система. Этот уровень представлен одноклеточными и многоклеточными организмами. У многоклеточных организмов возникают системы органов, специализированных для выполнения различных функций. Индивидуальное развитие особи называется **онтогенезом**.

5. Популяционно-видовой уровень. Совокупность организмов одного и того же вида, совместно обитающих в определенных ареалах, составляют **популяцию**. В этой системе осуществляются элементарные эволюционные преобразования. Под **видом** понимают совокупность особей, сходных по строению, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство. Сейчас на Земле насчитывают около 500 тыс. видов растений и около 1,5 млн. видов животных.

6. Биogeоценотический уровень. **Биogeоценоз** – совокупность организмов разных видов и различной сложности организации с факторами среды их обитания. В процессе совместного исторического развития организмов разных систематических групп образуются динамичные, устойчивые сообщества.

7. Биосферный. Включает всю совокупность живых организмов Земли вместе с окружающей их природной средой. **Биосфера** – совокупность всех биогеоценозов, система, охватывающая все явления жизни на нашей планете. На этом уровне происходит круговорот веществ и превращение энергии, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов.

Вопросы для самоконтроля:

1. Почему проблема определения сущности живого до сих пор однозначно не решена?
2. Проанализируйте определения жизни, которые появлялись на разных этапах развития естествознания. В чем, на ваш взгляд, причина появления столь разных формулировок?
3. Перечислите основные свойства живой материи и дайте им краткую характеристику. Приведите примеры проявления этих свойств у живых организмов.
4. Из приведенных свойств выберите самые важные с вашей точки зрения. Поясните свой выбор.
5. Какие уровни организации живой материи различают? На чем основаны различия?
6. Укажите основные структурные единицы уровней организации живой материи и приведите примеры процессов, происходящих на каждом уровне.
7. Составьте план характеристики уровня организации живой материи. Какой из приведенных уровней вы можете охарактеризовать наиболее подробно? Почему?
8. Биология находится в постоянном развитии. Приведет ли этот процесс к изменению подходов в выделении уровней организации биологической материи? Как изменятся взгляды на свойства живых систем?

2. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ЖИЗНИ

Белки

Основными органическими веществами, формирующими живую материю, являются белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, жиры. В составе этой четверки белки по своему значению и биологическим функциям занимают особое место.

Белки – высокомолекулярные азотсодержащие органические вещества – являются главной составной частью каждого живого организма. "Во всех растениях и животных присутствует некое вещество, которое без сомнения является наиболее важным из всех известных веществ живой природы и без которого жизнь была бы на нашей планете невозможна. Это вещество я наименовал – протеин". Так писал еще в 1838 г. голландский биохимик Ж. Мюльдер, который впервые открыл существование в природе белковых тел и сформулировал свою теорию протеина. Слово "протеин" (белок) происходит от греческого слова "протейос", что означает "занимающий первое место". И в самом деле, все живое на земле содержит белки. Они составляют около 50% сухого веса тела всех организмов. У вирусов содержание белков колеблется в пределах от 45 до 95%.

Все белки, за исключением искусственно полученных, созданы в ходе жизнедеятельности организмов. Но не все белки продолжают участвовать в этих процессах жизнедеятельности. К таким белкам относятся белки шерсти, рогов, шелка, паутины.

Многочисленные ферменты – энзимы животных и растительных организмов – пепсин, трипсин, химотрипсин; ферменты пищеварения – также являются белками.

Ряд гормонов – это тоже белки, причем строго индивидуальные, то есть отличные друг от друга в различных организмах даже в том случае, когда они выполняют одинаковые функции, например, инсулин человека, свиньи, коровы: их функции сходны, строение – различно.

Даже вирусы – простейшие организмоподобные образования – состоят из белковой оболочки и нуклеиновых кислот.

Таким образом, белки – вещества, абсолютно разные по своим физическим и химическим свойствам. Их первичная классификация и была основана на этом различии. Белки разделялись на группы по их отношению к растворителям.

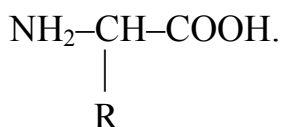
- **Склеропротеины** – нерастворимые в воде белки: кератин волос, шерсти, пера; коллаген кожи, сухожилий; фиброин шелка.
- **Альбумины** – растворимые в воде белки крови, молока, яичный белок.
- **Глобулины** – белки, растворимые в разбавленных растворах солей, кислот, щелочей: гамма-глобулин крови, ферменты, гормоны.
- **Глутелины** – белки, растворимые в кислотах и щелочах, но не в солях: белки злаков.

Белки делятся на простые и сложные. Простые белки называются **протеины** и состоят только из аминокислот. Сложные белки называются **протеиды** и содержат, кроме аминокислот, небелковую часть. Эта часть называется простетической группой и может быть отделена от белка гидролизом. Название протеида определяется названием простетической группы. Примерами простых белков являются альбумин куриного яйца, фибрин, кератин волос, коллаген сухожилий. К сложным белкам относят фосфопротеиды (казеин молока, вителлин яичного желтка), гликопротеиды (плазма крови, муцин), нуклеопротеиды (хромосомы и рибосомы), хромопротеиды (гемоглобин, цитохром), липопротеиды клеточных мембран.

Вполне резонно возникает вопрос: что общего между столь различными по составу и свойствам веществами? Но уже в начале XIX в. было установлено значительное сходство в качественном и количественном составе белков. На сегодняшний день известно, что в состав белка входят: углерод (50-55%), кислород (21-23%), азот (15-17%), водород (6-7%), сера (0,3-2,5%). В составе отдельных белков обнаружены также фосфор, йод, железо, медь и некоторые другие макро- и микроэлементы, в различных, часто очень малых количествах. Со-

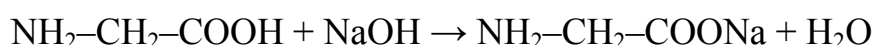
держание основных химических элементов в белках может различаться, за исключением азота, концентрация которого характеризуется наибольшим постоянством и в среднем составляет 16%.

Молекулы белков – полимерные молекулы. Роль мономеров в белках играют ***α-аминокислоты***. У каждой α-аминокислоты имеются –COOH и –NH₂ группы, присоединенные к одному атому углерода:



В 1820 г. А. Браконно выделил первую аминокислоту – глицин. Но аминокислотный состав белков (табл. 1) был расшифрован только в 30-е гг. XX в. Большую роль для развития представлений о белке и его составляющих сыграли работы отечественного ученого Н.Н. Любавина. После открытия Э. Фишером в XIX в. ***пептидной связи*** между аминокислотами в молекулах белков, долгое время оставалось неясным разнообразие их физических и биохимических свойств при достаточно однообразном строении. Только в 20-е гг. XX в. были развиты представления о высокомолекулярных соединениях и разработаны методы определения их молекулярного веса. Оказалось, что молекулярные веса различных белков располагаются в интервале от 10 тыс. и ниже (6,5 тыс. у инсулина) до 320 млн. (белок вируса гриппа) единиц. Несложные расчеты показывают, что число аминокислот в молекулах белков колеблется от нескольких десятков до нескольких миллионов. Это и является одной из причин их разнообразия. Ведь если учесть, что белки живых организмов образованы только двадцатью аминокислотами, возможно получить $2,43 \cdot 10^{18}$ изомеров!

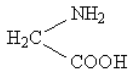
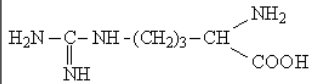
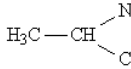
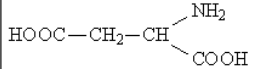
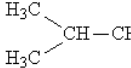
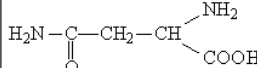
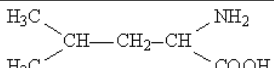
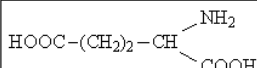
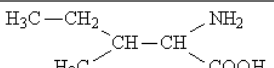
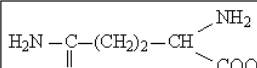
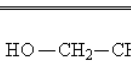
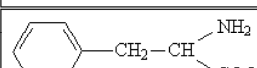
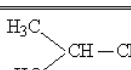
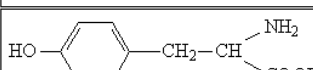
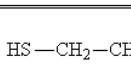
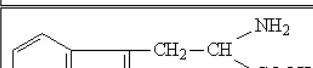
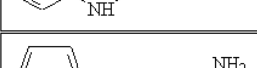
Но прежде чем продолжить разговор о белках, вспомним об их составляющих – аминокислотах. Это важнейшие азотсодержащие органические соединения, в составе которых одновременно присутствуют аминогруппа и карбоксильная группа. Наличием этих двух групп обусловлены весьма любопытные химические свойства аминокислот. Они как кислоты реагируют с основаниями (спиртами) образуя соли (эфиры):



щую более 20 остатков, называют *полипептидом*. Таким образом белки – это природные полипептиды.

Таблица 1

Аминокислотный состав белков живых организмов

АМИНОКИСЛОТЫ, УЧАСТВУЮЩИЕ В СОЗДАНИИ БЕЛКОВ					
Название	Структура	Обозначение	Название	Структура	Обозначение
ГЛИЦИН		ГЛИ	АРГИНИН		АРГ
АЛАНИН		АЛА	АСПАРАГИНОВАЯ КИСЛОТА		АСП
ВАЛИН		ВАЛ	АСПАРАГИН		АСН
ЛЕЙЦИН		ЛЕЙ	ГЛУТАМИНОВАЯ КИСЛОТА		ГЛУ
ИЗОЛЕЙЦИН		ИЛЕ	ГЛУТАМИН		ГЛН
СЕРИН		СЕР	ФЕНИЛАЛАНИН		ФЕН
ТРЕОНИН		ТРЕ	ТИРОЗИН		ТИР
ЦИСТЕИН		ЦИС	ТРИПТОФАН		ТРИ
МЕТИОНИН		МЕТ	ГИСТИДИН		ГИС
ЛИЗИН		ЛИЗ	ПРОЛИН		ПРО
В международной практике принято сокращенное обозначение аминокислот с помощью латинских трехбуквенных или однобуквенных сокращений, например, глицин - Gly или G, аланин - Ala или A.					

Функционирование белков лежит в основе жизнедеятельности организма. Белки участвуют в каждом биохимическом процессе в клетке. Они входят в состав клеточных структур, участвуют в обмене веществ и в энергетических превращениях. Функции белков очень разнообразны, но их классификация по этому признаку достаточно условна, потому что один и тот же белок может выполнять несколько функций.

Строительная (структурная) функция. Структурные белки придают форму жидкому внутреннему содержимому клетки. Они же формируют остов клеточных органелл (митохондрий, мембран и др.). Например, коллаген и эластин, – основные компоненты соединительной ткани (хряща), а из структурного белка кератина состоят волосы, ногти, перья птиц.

Каталитическая (ферментативная) функция. Белки осуществляют в клетках катализ различных химических реакций. Такие белки называются ферментами. Обмен веществ (пищеварение, дыхание и др.), мышечное сокращение, нервная проводимость и жизнь клетки в целом неразрывно связаны с активностью ферментов. Каждый фермент является специфичным, то есть катализирует одну или несколько сходных реакций. Известно несколько тысяч ферментов. Ускорение реакции в результате ферментативного катализа иногда огромно: например, реакция, катализируемая ферментом карбоксилазой, протекает в 10^{17} раз быстрее, чем без катализатора (78 миллионов лет без фермента, 18 миллисекунд с участием фермента). Следует упомянуть и о существовании белковых веществ, тормозящих действие ферментов. В этом случае говорят об ***ингибиторной*** функции белков. При взаимодействии с этими белками фермент образует комплекс и теряет свою активность полностью или частично.

Защитная функция. Защитные системы высших организмов формируются защитными белками, которые участвуют в защитном ответе организма как на повреждение, так и на атаку патогенов. К ним относятся: иммуноглобулины (ответственны за иммунитет); белки, ответственные за лизис (греч. lisis – растворение) чужеродных клеток и активацию иммунологической функции; белки системы свертывания крови (например, тромбин, фибриноген) и противовирусный белок интерферон.

Транспортная функция. Наиболее известным транспортным белком является гемоглобин эритроцитов, ответственный за перенос кислорода и диоксида углерода между легкими и тканями. В плазме крови содержатся множество других белков, выполняющих транспортные функции. Мембранные белки осуществляют транспорт ионов и метаболитов через биологические мембраны.

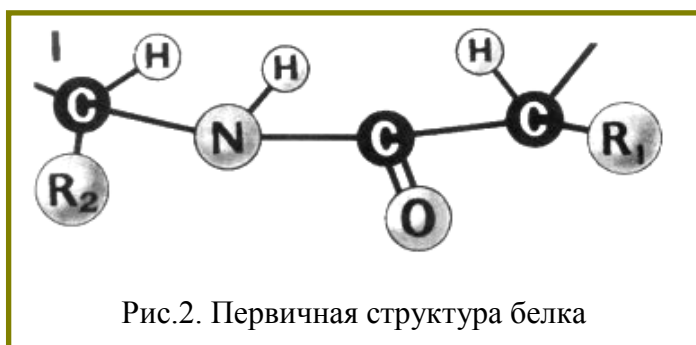
Двигательная функция. Расхождение хромосом при делении клетки, движение жгутиков, работа мышц животных и человека осуществляются по единому механизму при посредстве белков сократительной системы. Взаимодействие актина с миозином ответственно за мышечное сокращение и другие формы биологической подвижности.

Регуляторная функция. Белки осуществляют функции сигнальных веществ (гормонов) и гормональных рецепторов. Они контролируют биосинтез белков и нуклеиновых кислот. С помощью специальных рецепторных белков, располагающихся на наружной поверхности плазматической мембраны, клеткой воспринимается информация о состоянии внешней среды. Эти белки играют важную роль в передаче нервного возбуждения и в ориентированном движении клетки (хемотаксисе).

Запасная функция. В растениях содержатся запасные белки, являющиеся ценными пищевыми веществами. В организмах животных мышечные белки служат резервными питательными веществами, которые мобилизуются при крайней необходимости.

Новые исследования позволяют выделять новые группы белков с новыми функциями. Поэтому приведенную выше классификацию функций белков нельзя считать завершенной. Среди вновь открытых белков – уникальные вещества – нейропептиды (ответственные за важнейшие жизненные процессы: сна, памяти, боли, чувства страха, тревоги).

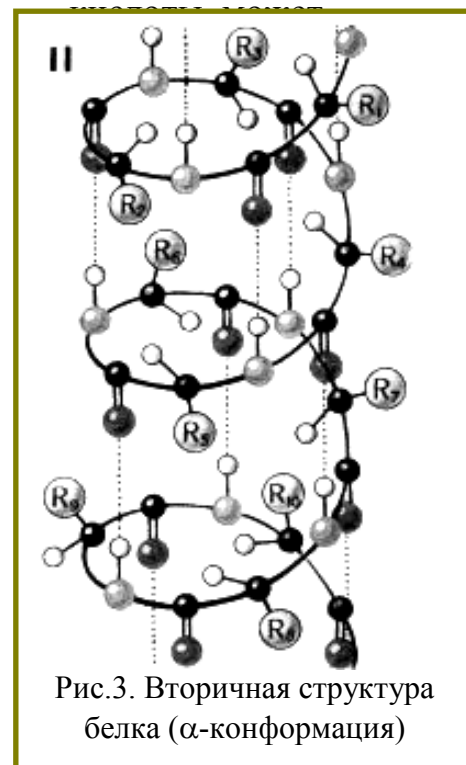
Белковая молекула имеет четыре уровня структурной организации.



Первичная структура – это число и последовательность аминокислот, соединенных пептидными связями в полипептидной цепи (рис.2). Первичная структура инсулина была

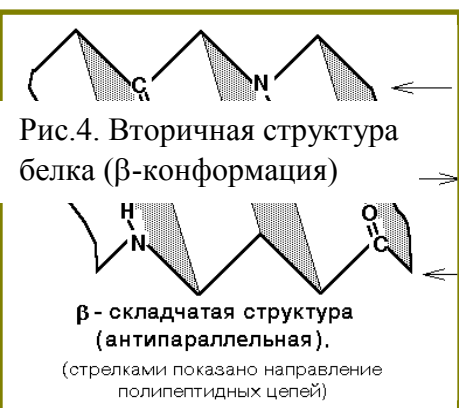
открыта Ф. Сэнгером в 1944 – 54 гг. К настоящему времени установлены последовательности аминокислот для нескольких тысяч различных белков. За-

пись структуры белков в виде развернутых структурных формул громоздка и не наглядна. Поэтому используется сокращенная форма записи – трехбуквенная или однобуквенная. Последовательность аминокислот определяет биологическую функцию белка, его специфичность, и замена одной единственной аминокислоты



Вторичная структура. Белковая молекула может быть свернута в спираль – α -спираль (рис.3), или сложена складками – β -слой (рис.4). Обе структуры являются конформационными разновидностями вторичной структуры белков, открытыми Л. Полингом. Более распространенной и устойчивой является α -спираль.

Пептидная цепь изгибается винтообразно, на каждый виток приходится 3,6 аминокислотного остатка, шаг спирали составляет 0,54 нм. В складчатой структуре



плоскости пептидных связей расположены в пространстве подобно равномерным складкам листа бумаги. Вторичная структура стабилизируется множеством водородных связей и обеспечивает компактность молекулы.

Третичная структура. Белковая молекула, обладающая третичной структурой (рис.5), как правило,



Рис. 5. Третичная структура белка

принимает определенную конфигурацию, которую формируют полярные (электростатические) взаимодействия и водородные связи. В результате молекула приобретает форму компактного клубка – глобулярные белки (лат. globules – шарик), либо нитевидную – фибриллярные белки (лат. fibra – волокно). Пример глобулярной структуры – белок альбумин, к классу

альбуминов относят белок куриного яйца. Пример фибриллярной структуры – белок фиброин. Фиброин – основной компонент натурального шелка и паутины.

Третичная структура поддерживается водородными, дисульфидными связями, а также гидрофобными взаимодействиями. Эти взаимодействия специфичны и определяются последовательностью аминокислот. После того как аминокислоты соединяются в определенной последовательности, цепь автоматически закручивается и свертывается. Третичная структура обеспечивает нативные свойства белка. Под нативностью понимают уникальный комплекс физических, физико-химических, химических и биологических свойств белковой молекулы, который принадлежит ей, когда молекула белка находится в естественном, природном (нативном) состоянии.

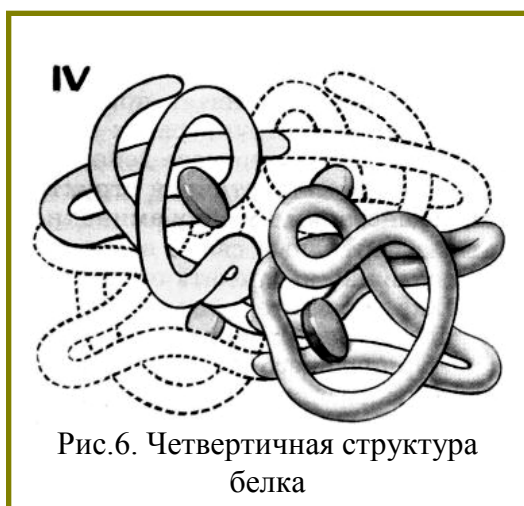


Рис.6. Четвертичная структура белка

Четвертичная структура.

Для некоторых белков характерно сложное строение, когда первичных полипептидных цепей несколько, и они различаются по структуре. В этом случае, при объединении таких цепей в сложную конфигурацию говорят о четвертичной структуре (рис.6) или пространственном способе организации

нескольких полипептидных цепей. Эти полипептидные цепи удерживаются

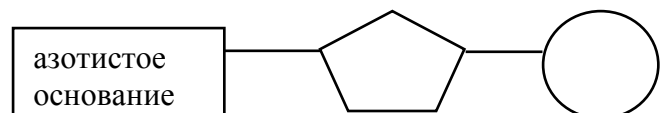
вместе за счет водородных, ионных связей и гидрофобных взаимодействий. Основными силами, стабилизирующими четвертичную структуру, являются нековалентные связи между контактными площадками протомеров (отдельных полипептидных цепей), которые взаимодействуют друг с другом по принципу комплементарности – универсальному принципу, свойственному живой природе. Четвертичная структура обеспечивает активность белка.

Имея столь различное строение, белки обладают и различными свойствами. О некоторых из них мы уже говорили ранее (амфотерность, растворимость). Одним из важных свойств белка является гидролиз, который проводят при действии ферментов или температуры с раствором кислоты или щелочи. Под влиянием ряда факторов (температура, радиация, механическое воздействие) четвертичная, третичная, а иногда и вторичная структура белка может быть нарушена. Этот процесс, состоящий в разрушении водородных связей и различного рода "мостиков", называется *денатурацией* (лат. denaturatus – лишенный природных свойств). Молекула белка при денатурации теряет свою пространственную форму, а с ней и специфическое биологическое действие – свою биологическую активность. Примером денатурации может быть варка яиц, изменение свойств белков в процессе приготовления пищи. Денатурация белков происходит в желудке, где имеется сильноокислая среда, и это способствует расщеплению белков протеолитическими ферментами. Денатурация может быть полной или частичной, обратимой или необратимой. При обратимой денатурации белок может восстанавливать свою структуру, но только в том случае, если не произошло разрушение пептидных связей первичной структуры белка. Разрушение последней называется деградацией. Полная денатурация белка долгое время считалась необратимой, но в 1956 г. было доказано, что денатурированные белки при определенных условиях могут самопроизвольно возвращаться в исходное состояние. Восстановление нормальных условий существования позволяет белковой молекуле полностью воссоздать свою структуру и активность – происходит *ренатурация*.

Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты представляют собой генетический материал всех живых организмов. *Дезоксирибонуклеиновая кислота* (ДНК) и *рибонуклеиновая кислота* (РНК) с белками образуют сложные белки – *нуклеопротеиды*. Дезоксирибонуклеопротеид составляет основу хромосом; рибонуклеопротеид – основу рибосом. Нуклеиновые кислоты состоят из азотистых оснований, углевода и остатка фосфорной кислоты. В обоих типах нуклеиновых кислот содержатся основания четырех разных видов – два относятся к классу пуринов, два – к классу пиримидинов. Пуриновые основания – аденин (А) и гуанин (Г). Пиримидиновые основания – цитозин (Ц), тимин (Т), урацил (У). В состав ДНК входят

аденин, гуанин, цитозин и тимин. В РНК вместо тимина входит урацил. Углеввод, входящий в состав нуклеиновой кислоты, содержит пять углеродных атомов. РНК содержит рибозу, ДНК – дезоксирибозу. Азотистое основание, углевод и остаток фосфорной кислоты образуют *моноклеотид*:



Моноклеотиды, соединяясь, образуют полинуклеотидную цепь.

Молекула ДНК является очень крупной молекулой, ее длина достигает 3,7 см, а молекулярная масса около 15 млн. Если проложить все ДНК в линию, то их общая длина превысит 2 м. Понятно, что уместить такой длины ДНК в ядре возможно только путем ее определенной упаковки. Первичная структура ДНК представляет собой последовательность

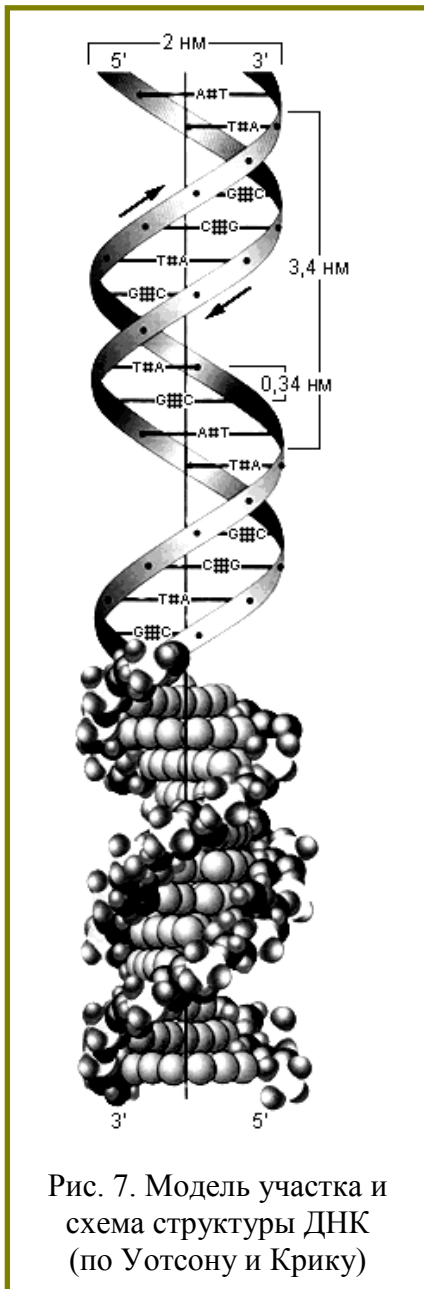
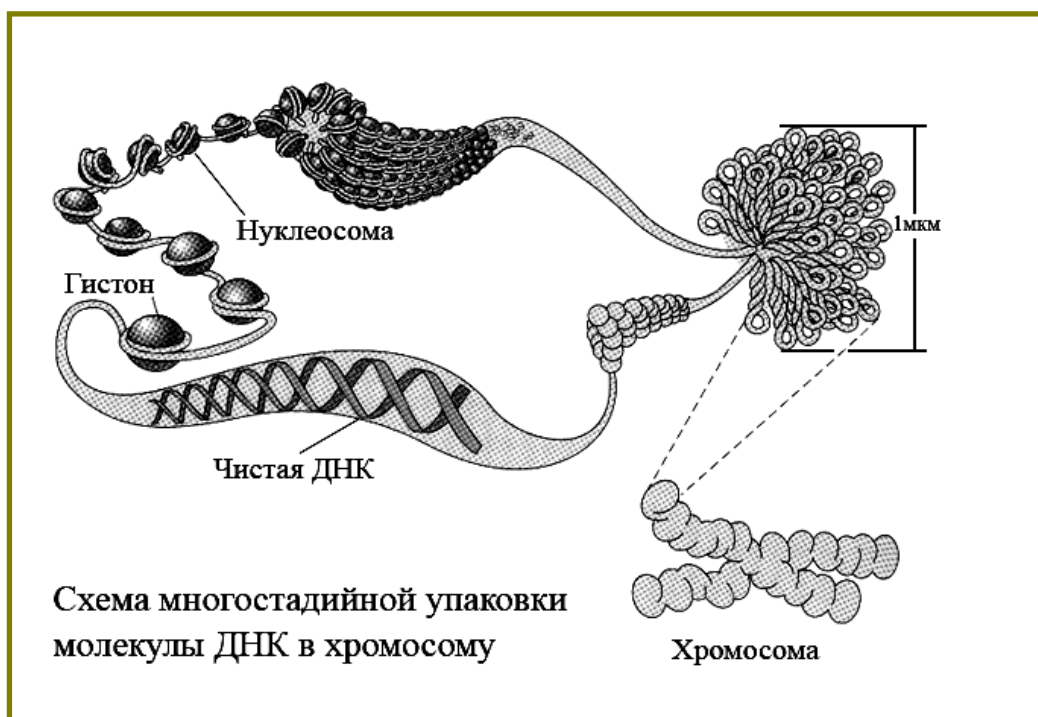


Рис. 7. Модель участка и схема структуры ДНК (по Уотсону и Крику)

моноклеотидов или последовательность азотистых оснований. Вторичная структура (рис.7) образована двумя полинуклеотидными цепями, закрученными друг на друга и вокруг общей оси. Обе цепи дополняют друг друга, т.е. являются комплементарными.

Последовательность азотистых оснований в одной цепи определяет последовательность азотистых оснований в другой цепи. Аденину всегда соответствует тимин, а гуанину – цитозин. Комплементарные пары азотистых оснований связаны водородными связями. Между аденином и тимином образуется две, а между гуанином и цитозином – три водородные связи. В соответствие с правилом Э. Чаргаффа сумма пуриновых оснований в молекуле ДНК всегда равна сумме пиримидиновых оснований. Модель ДНК впервые была предложена в 1953 г. Дж. Уотсоном и Ф. Криком, удостоенным за эту работу Нобелевской премии. Третичная структура ДНК (рис.8) возникает при образовании комплекса ДНК с белками – гистонами. Гистоны участвуют в процессах репликации и транскрипции, в структурной организации хроматина. Этот комплекс является сложно упакованным и составляет основу хромосом. Молекулы гистонов оборачиваются спирализованной молекулой ДНК с образованием нуклеосомы, которая напоминает нанизанные на нитку бусины. Следующий этап – сворачивание в спираль очень длинной последовательности "бус". Эта спираль, в свою очередь, претерпевает сворачивание в петли, из которых образуются гроздья, являющиеся небольшой частью хромосомы. При образовании третич-



ной структуры ДНК человека происходит в среднем уменьшение ее размеров в 100 тысяч раз.

Рис.8. Схема многостадийной упаковки молекулы ДНК в хромосому

Рибонуклеиновая кислота (англ. ribose – простой сахар) была открыта в 60-е гг. XX в. Дж. Уотсоном. Молекула РНК является одноцепочечной. Молекулярная масса не превышает 2 млн. Первичная структура РНК, как и у ДНК, представлена последовательностью мононуклеотидов. Полинуклеотидная цепь спирализована сама на себя. Между комплементарными парами оснований (аденином и урацилом, цитозином и гуанином) возникают водородные связи. Известно несколько видов РНК: **информационная** или матричная РНК (и-РНК или м-РНК), **рибосомная** РНК (р-РНК), **транспортная** РНК (т-РНК) и **ядрышковая** РНК (я-РНК). Третичная структура РНК еще не установлена. Но все формы обладают сложной структурой и участвуют в синтезе белка.

Кодирование генетической информации.

Свойства генетического кода

Ген (греч. génos – род, происхождение) – элементарная единица наследственности, представляющая отрезок молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты, ДНК (у некоторых вирусов – рибонуклеиновой кислоты, РНК). Каждый ген определяет строение одного из белков живой клетки и тем самым участвует

в формировании признака или свойства организма. Совокупность генов – *геном* – несёт генетическую информацию обо всех видовых и индивидуальных особенностях организма. Наследственность у всех организмов на Земле (включая бактерии и вирусы) закодирована в последовательностях нуклеотидов генов. У высших (эукариотических) организмов ген входит в состав особых нуклеопротеидных образований – *хромосом*. Главная функция генов – программирование синтеза белков, осуществляющегося при участии клеточных РНК (информационных, рибосомных и транспортных), – определяется химическим строением гена: последовательностью дезоксирибонуклеотидов – элементарных звеньев ДНК. При изменении структуры гена нарушаются определённые биохимические процессы в клетках, что ведёт к усилению, ослаблению или выпадению ранее существовавших реакций или признаков.

Первое доказательство существования гена было получено основоположником генетики Г. Менделем в 1865 г. при изучении гибридов растений, исходные формы которых различались по одному, двум или трём признакам. Мендель пришёл к заключению, что каждый признак организмов должен определяться наследственными факторами, передающимися от родителей потомкам с половыми клетками, и что эти факторы при скрещиваниях не дробятся, а передаются как нечто целое и независимо друг от друга. В результате скрещивания могут появиться новые сочетания наследственных факторов и определяемых ими признаков. Термин "ген" введён датским биологом В. Иогансеном в 1909 г. Но на протяжении длительного времени не существовало четкого определения гена.

В последней четверти XIX в. было высказано предположение, что важную роль в передаче наследственных факторов играют хромосомы, а в 1902-1903 гг. американский цитолог У. Сёттон и немецкий учёный Т. Бовери представили цитологические доказательства того, что передача и расщепление признаков происходит в результате комбинирования материнских и отцовских хромосом при скрещивании.

Американский генетик Т. Х. Морган в 1911 г. начал разрабатывать хромосомную теорию наследственности. Было доказано, что гены расположены в хромосомах и что сосредоточенные в одной хромосоме гены передаются от родителей потомкам совместно. Морган доказал, что гены располагаются в хромосоме линейно, и каждый ген занимает строго определённое место в соответствующей хромосоме.

В первой четверти XX в. ген описывали как элементарную, неделимую единицу наследственности, управляющую развитием одного признака, передающуюся целиком и способную к изменению. К 50-м гг. XX в. были накоплены доказательства того, что материальной основой гена в хромосомах является ДНК. Английский учёный Ф. Крик и американский Дж. Уотсон (1953 г.) выяснили структуру ДНК и высказали гипотезу о механизме действия гена. Современная концепция гена появилась в 1955 г. Было установлено, что последовательность аминокислот в белке определяется последовательностью азотистых оснований в ДНК. Первое объяснение этого механизма предложил Г. Гамов, выдвинувший предположение о том, что для кодирования одной аминокислоты требуется комбинация из трех оснований ДНК нуклеотидов. В 60-е гг. XX в. гипотеза Гамова была подтверждена экспериментально.

В среднем в состав гена входит от 1000 до 1500 нуклеотидов. Обеспечить включение в белковые молекулы всех 20 аминокислот может только код, состоящий из троек оснований – триплетов. В такой код входит 64 разных триплета (кодона).

Главные черты генетического кода:

- Код является триплетным – кодирование одной аминокислоты происходит за счет использования трех нуклеотидов.
- Код универсален – одни и те же триплеты кодируют одни и те же аминокислоты у всех организмов.
- Код не перекрывается – один нуклеотид не может входить одновременно в два и более триплетов.

- Код является вырожденным: данная аминокислота может кодироваться более чем одним триплетом. Из 64 кодонов только три не кодируют аминокислоты – УАА, УАГ, УГА. Они действуют как стоп-сигналы, означая начало и конец считывания информации. Эти кодоны часто называют "стоп-кодонами" или "кодонами-терминаторы".
- Код однозначен – каждый триплет кодирует только одну аминокислоту.

Ген может изменяться в результате мутаций, которые можно определить как нарушение существующей последовательности нуклеотидов в ДНК. Это изменение может быть обусловлено заменой одной пары нуклеотидов другой парой, выпадением нуклеотидов, удвоением или перемещением участка. В результате возникают новые признаки. Спонтанное мутирование генов определяет генетическую, или наследственную, изменчивость организмов и служит материалом для эволюции. Мутации могут быть вызваны различными химическими веществами, радиационным излучением. Искусственный мутагенез находит широкое применение в генетике и селекции.

Реализация генетической информации в клетке. Синтез белка

Установление структуры ДНК открыло возможности для экспериментального исследования биосинтеза молекул ДНК – их *репликации*. Этот процесс лежит в основе передачи генетической информации от клетки к клетке и от поколения к поколению, т. е. определяет относительное постоянство генов. Изучение репликации ДНК привело к важному выводу о матричном характере биосинтеза ДНК: для его осуществления необходимо наличие готовой молекулы ДНК, на которой, как на шаблоне (матрице), синтезируются новые молекулы ДНК. При этом двойная спираль ДНК раскручивается, и на каждой её нити синтезируется новая, комплементарная ей нить, так что дочерние молекулы ДНК состоят из одной старой и одной новой нити. В клетке имеются механизмы и специфические ферменты, регулирующие синтез ДНК. Пути такой регуляции ещё во многом неясны, но очевидно, что она в большой степени определяется генетическими факторами.

Реализация заключённой в ДНК генетической информации осуществляется в процессе биосинтеза белка, который состоит из двух этапов: транскрипции и трансляции.

Транскрипция – это механизм переписывания последовательности оснований в одном из генов цепи ДНК в комплементарную последовательность оснований м-РНК (и-РНК). В области гена двойная спираль ДНК раскручивается и одна из цепей избирается в качестве матрицы для построения комплементарной одиночной цепи м-РНК. Синтезированные молекулы м-РНК, несущие генетическую информацию, связываются с рибосомами, на которых и осуществляется синтез полипептидной цепи.

Трансляция – механизм, с помощью которого последовательность триплетов оснований в молекулах м-РНК переводится в специфическую последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Этот процесс происходит на рибосомах, основу которых составляет комплекс р-РНК с белками. В области рибосомы оказываются два кодона матричной РНК. С каждым кодоном связывается т-РНК, содержащая комплементарный антикодон, и несущая соответствующую аминокислоту. Между аминокислотами образуется пептидная связь. Рибосома перемещается по нити м-РНК к следующему кодону. Считывание информации продолжается до тех пор, пока процесс не доходит до терминального триплета.

Вопросы для самоконтроля:

1. Почему белки и нуклеиновые кислоты называют основами жизни? Какие функции выполняют белки и нуклеиновые кислоты в живых организмах?
2. Какими свойствами обладают белки?
3. На основании изложенного материала или пользуясь дополнительной литературой, приведите свой способ классификации белков. На чем он основан?
4. Охарактеризуйте аминокислоты, входящие в состав белков живых организмов. В чем их особенности?
5. Какими свойствами обладают аминокислоты?
6. Как образуется пептидная связь?
7. Какое строение имеет белковая молекула?

8. Какие уровни структурной организации белковой молекулы можно выделить? Дайте им краткую характеристику.
9. Перечислите и охарактеризуйте свойства белков.
10. Сходство и отличия в строении молекул ДНК и РНК.
11. Что такое ген?
12. Что такое генетический код? Какими свойствами он обладает?
13. Что называется транскрипцией?
14. Как происходит трансляция?
15. Перечислите основные этапы синтеза белка.
16. Используя таблицу 1 приложения, воспроизведите фрагмент белковой молекулы, если ген, ее кодирующий, характеризуется следующей последовательностью нуклеотидов:

ТАЦ ААЦ ТТА ГАЦ ЦГГ ААТ ТАГ АГЦ АЦТ

3. КЛЕТКА КАК ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ СТРУКТУРНЫЙ КОМПОНЕНТ ЖИВОЙ МАТЕРИИ

Развитие представлений о клетке. Клеточная теория

Открытие клетки и развитие клеточной теории стало возможно благодаря



Рис. 9. Сложный микроскоп Гука

созданию техники микроскопирования. Считается, что первый простой микроскоп был изобретен в 1590 г. в Голландии Х. Янсенем. Об устройстве этого прибора известно, что он состоял из трубы, прикрепленной к подставке и имеющей два увеличительных стекла. Соединение этих линз и обеспечивало увеличение. Первый, кто понял и оценил огромное значение микроскопа, был англичанин Роберт Гук – физик, метеоролог, биолог, инженер и архитектор. Он впервые применил микроскоп для исследования растительных и животных тканей (рис. 9).

Изучая срез, приготовленный из пробки и сердцевины бузины, Роберт Гук заметил, что в состав их входит множество очень мелких образований, похожих по форме на ячейки пчелиных сот (рис.10). Термин "клетка" утвердился в биологии, хотя Р. Гук видел не собственно клетки, а оболочки растительных клеток. Объектом исследований Р. Гука были, в основном, растительные клетки. Оптический прибор приобрел значение ценного научного инструмента благодаря усовершенствованиям голландского исследователя Антони ван Левенгука. Его микроскоп позволил увидеть живые клетки при увеличении в 270 раз. Левенгуку принадлежит и первое описание животной клетки.

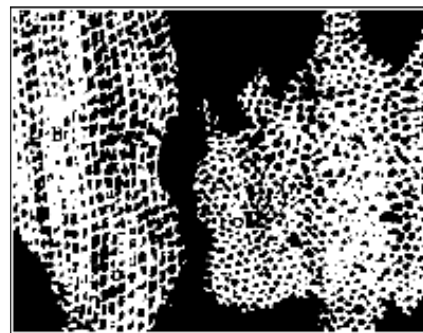


Рис.10. Срез пробки и сердцевины бузины

Увеличение четкости изображения, получающегося при помощи микроскопа, позволило сформулировать общую теорию, согласно которой все растения и животные состоят из одного или более элементов – клеток. Для растений такая теория была предложена в 1837 г. немецким ботаником Маттиасом Шлейденом, впоследствии распространенная на животный мир его другом, физиологом Теодором Шванном. Немного позже клеточную теорию дополнил патолог Рудольф Вирхов, который в 1858 г. провозгласил: "*Omnis cellula e cellula*" (каждая клетка от клетки). В середине XIX в. клеточная теория стала общепризнанной и послужила основой для науки о клетке – цитологии (греч. kytos – сосуд, клетка).

Клеточное строение организмов – свидетельство того, что все живое имеет единое происхождение. Идея морфологического единства всей органической природы, подтвержденная клеточной теорией, способствовала утверждению эволюционных взглядов.

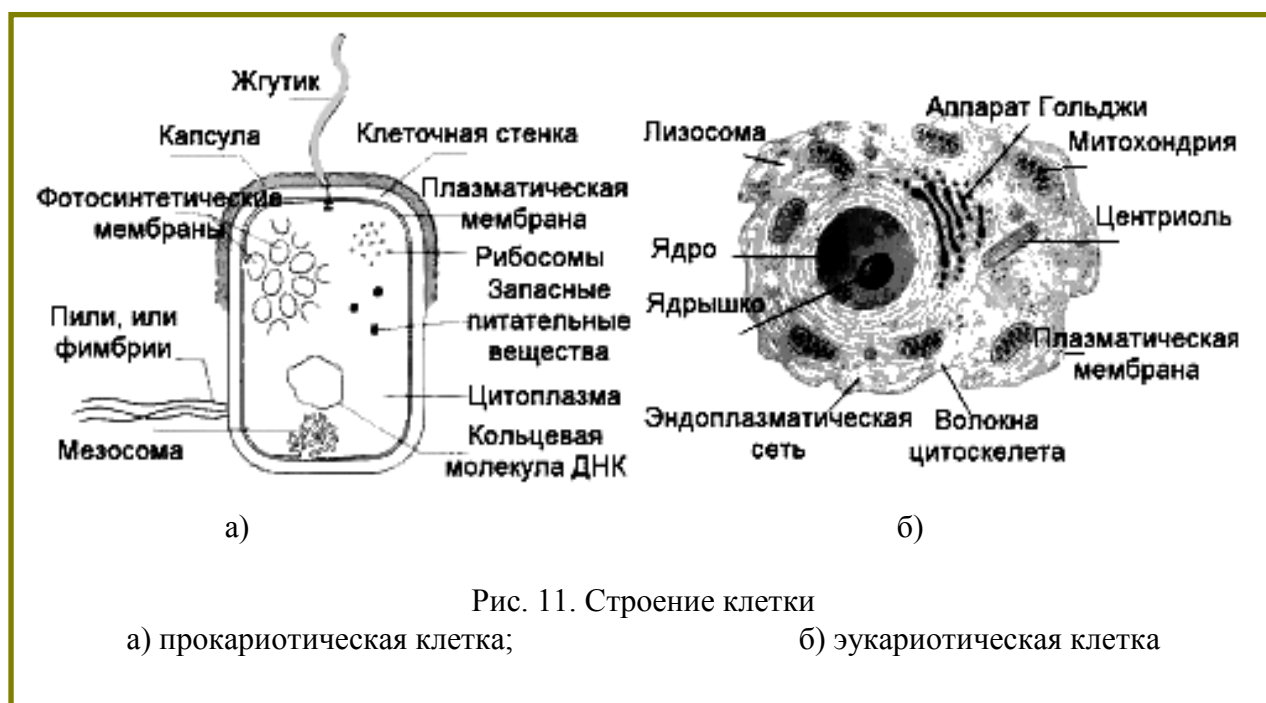
Основные положения клеточной теории

- Клетка – элементарная живая система, основа строения, жизнедеятельности, размножения и индивидуального развития прокариот и эукариот.
- Вне клетки жизни нет.
- Новые клетки возникают только путём деления ранее существовавших клеток.
- Клетки всех организмов сходны по строению и химическому составу.
- Рост и развитие многоклеточного организма – следствие роста и размножения одной или нескольких клеток.

Клетка – единица живого вещества

Живая клетка является фундаментальной частицей структуры живого вещества. Она является простейшей системой, обладающей всем комплексом свойств живого. Все клетки осуществляют обмен веществ, способны к саморегуляции и могут передавать наследственную информацию.

Существующие в настоящее время организмы подразделяются на две большие группы – прокариоты и эукариоты (рис. 11). **Прокариоты** не имеют оформленного ядра, к ним относятся бактерии и сине-зеленые водоросли, а к эукариотам – грибы, растения и животные. Прокариоты являются историческими предшественниками организмов с развитыми клетками. Нити нуклеиновых кислот у прокариотических клеток расположены не в ядре, а в цитоплазме. Клетки **эукариот** значительно крупнее клеток прокариот и характеризуются более сложным строением. Но наиболее важный отличительный признак эукариотических клеток – наличие ядра (греч. *karion* – орех, ядро ореха). Впервые ядро растительной клетки описал Р. Браун (1831 г.).



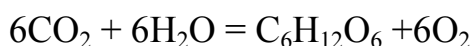
Жизненный цикл любой клетки завершается или делением и продолжением жизни в обновленном виде, или гибелью. Процесс деления клеток открыл немецкий ботаник Х. Моль.

Клетки весьма многообразны, они могут существовать как одноклеточные организмы или в составе многоклеточных организмов. Срок жизни клеток может не превышать нескольких дней, а может совпадать со сроком жизни организма. Размеры клеток сильно колеблются: от 0,001 до 10 см. Клетки имеют сложную структуру. Они обособляются от внешней среды оболочкой, которая,

будучи неплотной и рыхлой, обеспечивает взаимодействие клеткок с внешним миром, обмен с ним веществом, энергией и информацией. **Метаболизм** (греч. metabole – перемена) клеток служит основой для другого их важнейшего свойства – сохранения стабильности, устойчивости условий внутренней среды клетки. Это свойство клеток, присущее всей живой системе, называют гомеостазом. **Гомеостаз**, то есть постоянство состава клетки, поддерживается метаболизмом, то есть обменом веществ. **Обмен веществ** – сложный, многоступенчатый процесс, включающий доставку в клетку исходных веществ, получение из них энергии и белков, выведение из клетки в окружающую среду выработанных полезных продуктов, энергии и отходов.

Обмен веществ выполняет две функции. Первая – обеспечение клетки строительным материалом (реакции синтеза новых сложных веществ из более простых). Реакции синтеза особенно активно идут в молодых клетках, но и в зрелых клетках эти процессы также происходят – разрушившиеся в процессе жизнедеятельности молекулы заменяются новыми. Совокупность реакций, обеспечивающих построение клетки и обновление ее состава, называется **пластическим обменом**. Всё это – реакции биологического синтеза, называемые анаболическими (греч. anabole – подъем), а их совокупность в клетке называют – **анаболизмом**. Наиболее важными процессами пластического обмена в клетке являются процессы фотосинтеза и биосинтеза белка (см. главу 2).

Фотосинтез – это процесс синтеза органических веществ (глюкозы, а далее – крахмала) из неорганических соединений (CO_2 и H_2O). Этот процесс происходит при участии фотосинтезирующего пигмента хлорофилла с использованием энергии солнечного излучения и сопровождается выделением в атмосферу молекулярного кислорода. Фотосинтез протекает в хлоропластах и складывается из реакций световой и темновой фаз. Суммарное уравнение реакции фотосинтеза выглядит следующим образом:



Вторая функция, выполняемая обменом веществ, – обеспечение клетки энергией. Для энергообеспечения клетки используется энергия химических связей, высвобождающаяся при расщеплении различных веществ. Эта энергия преобразуется в другие виды энергии. Совокупность реакций расщепления сложных молекул на более простые носит название **катаболизма** или энергетического обмена. Примерами таких реакций является расщепление липидов, полисахаридов, белков и нуклеиновых кислот в лизосомах, а также простых углеводов и жирных кислот в митохондриях.

Пластический и энергетический обмен клетки связаны между собой. С одной стороны, для всех реакций синтеза необходима энергия, а с другой, для реакций энергетического обмена нужен постоянный синтез ферментов, т.к. они быстро разрушаются.

Процессы метаболизма происходят в соответствии с генетической программой клетки, реализуя ее наследственную информацию.

Химический состав клетки

Клетка имеет свой атомный и молекулярный состав. Методы химического анализа показывают, что в состав живых организмов входит более 80 химических элементов. Качественные и количественные характеристики элементного состава клетки приведены в таблицах 2 и 3. В зависимости от количества элементов, входящих в состав живых организмов, выделяют три группы: макро-, микро- и ультрамикроэлементы. Несмотря на различное количество, все группы элементов жизненно необходимы живым организмам, и их отсутствие может привести к нарушению обменных и других процессов. Макроэлементы формируют основную массу органических и неорганических соединений. В качестве микроэлементов выступают, в основном, ионы металлов, входящие в состав гормонов и ферментов. Ультрамикроэлементы – редкие элементы, роль которых в физиологических процессах полностью ещё не установлена.

Атомный и молекулярный состав клетки

Атомный состав клетки			Молекулярный состав клетки	
Макроэлементы (98%)	Микроэлементы (2-3%)	Ультрамикро-элементы (0,1%)	Неорганические молекулы	Органические молекулы
H (60%) O (25%) C (10%) N (3%)	Mg, Na, Ca, Fe, K, S, P, Cl	Zn, Cu, I, F, Mn, Co, Si и др.	Вода, неорганические кислоты и соли	Углеводы, липиды, белки, нуклеиновые кислоты

Таблица 3

Содержание в клетке химических соединений

Химические соединения	Содержание в % на сырую массу
Неорганические вещества	
Вода	75-85
Неорганические вещества	1- 1,5
Органические вещества	
Белки	10-20
Жиры	1-5
Углеводы	0,2-2
Нуклеиновые кислоты	1-2
Низкомолекулярные органические соединения	0,1- 0,5

Вода в составе клетки

Вода – одно из самых распространенных веществ на Земле и преобладающий компонент всех живых организмов. Среднее количество воды в клетках большинства живых организмов составляет порядка 70% (в клетках медузы – 95%). Вода в клетке находится в двух формах: свободной и связанной. Свободная вода составляет 95 % всей воды клетки; на долю связанной воды, входящей в состав фибриллярных структур и соединенной с некоторыми белками, приходится около 4-5%.

Вода обладает рядом свойств, имеющих важное значение для живых организмов. Исключительные свойства воды определяются структурой ее молекул. Молекула воды является диполем. Положительные заряды сосредоточены у атомов водорода, а отрицательный – у атома кислорода. Из-за высокой полярности молекул вода является лучшим из известных растворителей. Вещества, хорошо растворимые в воде называют гидрофильными. К ним относят мно-

гие кристаллические соли, ряд органических веществ: спирты, сахара, некоторые белки (например, альбумины, гистоны). Вещества, плохо или совсем нерастворимые в воде, называют гидрофобными. К ним относятся жиры, нуклеиновые кислоты, некоторые белки (глобулины, фибриллярные белки).

Высокая теплоемкость воды и значительная величина теплоты испарения делают ее идеальной жидкостью для поддержания теплового равновесия клетки и в целом организма: испаряя воду, организмы могут защищать себя от перегрева, примером является потоотделение. Высокая теплоемкость воды является причиной того, что все биохимические процессы в организмах протекают в достаточно небольшом интервале температур. Вода обладает высокой теплопроводностью, обеспечивая возможность равномерного распределения тепла между тканями организма.

Вода является дисперсионной средой, играющей важную роль в системе цитоплазмы, определяет структуру и функциональную активность многих макромолекул. Вода имеет высокое поверхностное натяжение. Она служит основной средой для протекания химических реакций и непосредственным участником реакций синтеза и расщепления органических веществ, обеспечивает транспортировку веществ в клетке и организме (диффузия, кровообращение, восходящий и нисходящий ток растворов по телу растения и др.). Вода практически не сжимается, создавая тургорное давление и определяя объем и упругость клеток и тканей.

Неорганические ионы, соли и кислоты

Неорганические ионы имеют немаловажное значение для обеспечения жизнедеятельности клетки. Это катионы (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , NH_4^+) и анионы (Cl^- , HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, HCO_3^- , NO_3^-) минеральных солей. Концентрация катионов и анионов в клетке и в окружающей её среде резко различна. Внутри клетки преобладают ионы K^+ и крупные органические ионы, в околочлеточных жидкостях всегда больше ионов Na^+ и Cl^- . Вследствие этого образуется разность зарядов внешней и внутренней поверхностей мембраны клетки, между ними воз-

никает разность потенциалов, обуславливающая такие важные процессы как передача возбуждения по нерву или мышце.

Соединения азота, фосфора, кальция и другие неорганические вещества служат источником строительного материала для синтеза органических молекул (аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и др.) и входят в состав ряда опорных структур клетки и организма. Некоторые неорганические ионы (например, ионы кальция и магния) являются активаторами и компонентами многих ферментов, гормонов и витаминов. При недостатке этих ионов нарушаются жизненно важные процессы в клетке.

Немаловажные функции в живых организмах выполняют неорганические кислоты и их соли. Остатки серной кислоты, присоединяясь к нерастворимым в воде чужеродным веществам, придают им растворимость, способствуя к выведению из организма. Минеральные соли обеспечивают постоянство химического состава внутриклеточной среды, участвуют в образовании жизненно важных веществ (гормонов и ферментов), обеспечивают рост и развитие клетки.

Углеводы

Углеводы – это органические вещества, образованные тремя элементами - углеродом, водородом и кислородом. Содержание углеводов в животных клетках составляет 1-5%. Биологическое значение углеводов состоит в том, что они являются мощным и богатым источником энергии, необходимой клетке для осуществления различных форм активности. Кроме того, углеводы (в основном, моносахариды) обеспечивают организм соединениями, используемыми для синтеза новых веществ.

Различают три основных класса углеводов, различающиеся числом мономерных звеньев: моносахариды, олигосахариды, полисахариды.

Моносахариды – белые (или бесцветные), твердые кристаллические вещества, легко растворимые в воде, но нерастворимые в неполярных растворителях, имеющие, как правило, сладковатый вкус. В зависимости от числа атомов различают триозы, тетрозы, пентозы, гексозы и гептозы. Наиболее распро-

распространены в природе гексозы (глюкоза, фруктоза) – основные источники энергии в клетках (при полном расщеплении 1 г глюкозы высвобождается 17,6 кДж энергии) и пентозы (рибоза, дезоксирибоза), входящие в состав нуклеиновых кислот.

Моносахариды являются мономерами углеводов.

Два или несколько (до 10) моносахаридов, ковалентно связанных друг с другом с помощью гликозидной связи, образуют дисахариды или олигосахариды. **Дисахариды** также широко распространены в природе: наиболее часто встречается сахароза и мальтоза. Сахароза (тростниковый или свекловичный сахар) – один из важнейших и самых распространенных дисахаридов – присутствует во всех фотосинтезирующих растениях. Сахароза состоит из молекулы фруктозы и молекулы глюкозы, ее формула $C_{12}H_{22}O_{11}$. Мальтоза, или солодовый сахар, состоит из двух молекул глюкозы, в большом количестве содержится в проросших зернах ячменя, ржи и др.

Полисахариды – удобная форма накопления энергоемких моносахаридов, а также незаменимый защитный и структурный компонент клеток и тканей животных, растений и микроорганизмов. Некоторые полисахариды входят в состав клеточных мембран и служат рецепторами, обеспечивая узнавание клеток друг другом и их взаимодействие.

Примерами полисахаридов являются хитин, крахмал, клетчатка. Хитин (греч. chiton — одежда, кожа, оболочка) является основным компонентом скелета многих беспозвоночных, выполняя защитную и опорную функции. Крахмал имеет совершенно особое значение в жизненных процессах. Это вещество – основной резервный углевод растений – образуется в клеточных органеллах (хлоропластах и амилопластах) и накапливается в семенах, луковицах и т.п. Крахмал составляет основную часть важнейших продуктов питания: муки, картофеля, риса. Целлюлоза (клетчатка) образует клеточные стенки высших растений, являясь, таким образом, строительным материалом для растительного мира. Целлюлоза широко используется в производстве бумаги, искусственных волокон, пластмасс, в военной промышленности.

К основным функциям углеводов относятся: энергетическая, строительная, запасная, структурная (входят в состав клеточных мембран) и защитная (входят в состав секретов, выделяемых различными железами).

Жиры и липиды

Жиры и липиды – гидрофобные соединения, выполняющие строительную, теплоизоляционную, энергетическую функции, играют роль запасных веществ. **Липиды** представляют собой органические вещества, не растворимые в воде, но растворимые в неполярных растворителях – эфире, хлороформе, бензоле. Они обнаруживаются во всех без исключения клетках и разделены на несколько классов, выполняющих специфические биологические функции.

Наиболее распространенными в составе живой природы являются нейтральные жиры, или триглицериды, воска, фосфолипиды, стероиды. Содержание липидов в разных клетках сильно варьирует: от 2-3 до 50-90 % в клетках семян растений и жировой ткани животных. Структурными компонентами большинства липидов являются **жирные кислоты**. Жирные кислоты являются ценным источником энергии. При окислении 1 г жирных кислот высвобождается 38 кДж энергии и синтезируется в два раза большее количество АТФ, чем при расщеплении такого же количества глюкозы.

Жиры – наиболее простые и широко распространенные липиды. Жиры являются основной формой запаса липидов в клетке. Жиры используются также в качестве источника воды (при сгорании 1 г жира образуется 1,1 г воды). У многих млекопитающих под кожей откладывается толстый слой подкожного жира, который защищает организм от переохлаждения.

Воска – это сложные эфиры, образуемые жирными кислотами и многоатомными спиртами. У позвоночных животных секретятся кожными железами. Покрывая кожу и её производные (волосы, мех, шерсть, перья), воска смягчают их и предохраняют от действия воды.

Фосфолипиды, в состав молекул которых входит остаток фосфорной кислоты, являются основой всех клеточных мембран.

Стероиды составляют группу липидов, не содержащих жирных кислот и имеющих особую структуру. К ним относится ряд гормонов, в частности кортизон, вырабатываемый корой надпочечников, различные половые гормоны, а также холестерин – важный компонент клеточных мембран у животных.

Строение клетки

Клетки различных организмов очень разнообразны по форме, составу, размерам и выполняемым функциям. Клетка любого организма, представляет собой целостную живую систему. Несмотря на выполнение различных функций и разные размеры, общий план строения клеток похож. Она состоит из двух неразрывно связанных между собой частей: оболочки и протопласта (цитоплазма с органеллами + ядро). В типичной животной клетке выделяют следующие структуры: мембрана, ядро, цитоплазма, эндоплазматическая сеть (ЭПС), комплекс Гольджи, лизосомы, митохондрии, рибосомы, клеточный центр, органоиды движения.

Клеточная мембрана

Клетка со всех сторон охвачена плотно прилегающей мембраной, которая приспособляется к любому изменению её формы и называется **плазматической мембраной**, или **плазмалеммой** (греч. plasma – форма; lemma – оболочка). Разные типы мембран различаются по своей толщине, но в большинстве случаев толщина мембран составляет 5-10 нм.

Мембраны – это липопротеиновые структуры (липид + белок). К некоторым липидным и белковым молекулам на внешних поверхностях присоединены углеводные компоненты. Обычно на долю углевода в мембране приходится от 2 до 10%. Липиды образуют бислой. Это объясняется тем, что их молекулы имеют полярные головы и неполярные хвосты. Мембранные белки выполняют различные функции: транспорт веществ, ферментативная активность, перенос электронов, преобразование энергии, рецепторная активность. На поверхностях гликопротеинов находятся разветвлённые олигосахаридные цепи, напоминаю-

щие антенны, которые участвуют в механизме распознавания. Две стороны мембраны могут отличаться одна от другой и по составу, и по свойствам.

Функции клеточных мембран: ограничение клеточного содержимого от окружающей среды, регуляция обменных процессов на границе "клетка – окружающая среда", передача гормональных и внешних сигналов, контролирующих рост и дифференцировку клеток.

Ядро клетки

Каждая клетка одноклеточных и многоклеточных животных, а также растений содержит ядро. Форма и размеры ядра зависят от формы и размера клеток. В большинстве клеток имеется одно ядро, и такие клетки называют **одноядерными**. Существуют также клетки с двумя, тремя, с несколькими десятками и даже сотнями ядер. Это – **многоядерные** клетки.

В ядре, размер которого колеблется от 5 до 30 микрон, можно различить следующие элементы:

- **ядерная оболочка**; она двойная и позволяет веществам проходить между ядром и цитоплазмой благодаря своей пористой структуре;
- **ядерная плазма** (ядерный сок) – светлая, вязкая жидкость, которая находится под ядерной оболочкой и в которую погружены остальные ядерные структуры; представляет собой внутреннюю среду ядра;
- **ядрышко** – сферическое тельце, изолированное или в группах, участвующее в образовании рибосом;
- **хроматин** (раскрученные хромосомы), состоящий из длинных нитей ДНК;
- **хромосомы** – плотные структуры, которые являются единицами морфологической организации генетического материала и обеспечивают его точное распределение при делении клетки.

Ядро осуществляет хранение и реализацию генетической информации, управление процессом биосинтеза белка, а через белки – всеми другими процессами жизнедеятельности. Ядро участвует в репликации и распределении на-

следственной информации между дочерними клетками, а, следовательно, и в регуляции клеточного деления и процессов развития организма.

Цитоплазма

Цитоплазма – (от греч. kytos – сосуд, клетка и plasma – образование) внутренняя среда живой клетки, ограниченная плазматической мембраной. Включает в себя **гиалоплазму** (греч. hyalos – стекло) – основное прозрачное вещество цитоплазмы, находящиеся в ней обязательные клеточные компоненты – **органеллы**, а также различные непостоянные структуры – **включения**.

В состав цитоплазмы входят все виды органических и неорганических веществ (в виде истинных и коллоидных растворов). В ней присутствуют также нерастворимые отходы обменных процессов и запасные питательные вещества. Основное вещество цитоплазмы – вода (90%).

В цитоплазме протекает гликолиз – ферментативный процесс последовательного расщепления глюкозы в клетках, сопровождающийся синтезом АТФ, синтез жирных кислот, нуклеотидов и других веществ. В ней протекают все процессы обмена веществ. Цитоплазма является динамической структурой. Органеллы движутся, а иногда заметен и **циклоз** – активное движение, в которое вовлекается вся протоплазма.

Цитоплазма способна к росту и воспроизведению и при частичном удалении может восстановиться. Однако нормально функционирует цитоплазма только в присутствии ядра. Без него долго существовать цитоплазма не может, так же как и ядро без цитоплазмы.

Важнейшая роль цитоплазмы заключается в объединении всех клеточных структур (компонентов) и обеспечении их химического взаимодействия.

Органоиды клетки

Органоиды клетки делят на органоиды мембранного и органоиды немембранного строения. К первым относят эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, пластиды, митохондрии.

Эндоплазматическая сеть. Вся внутренняя зона цитоплазмы заполнена многочисленными мелкими каналами и полостями, стенки которых представляют собой мембраны, сходные по своей структуре с плазматической мембраной. Эти каналы ветвятся, соединяются друг с другом и образуют сеть, получившую название **эндоплазматической сети**. Эндоплазматическая сеть неоднородна по своему строению. Известны два ее типа: гранулярная (шероховатая) и гладкая.

На мембранах каналов и полостей гранулярной сети располагается множество мелких округлых телец – **рибосом**, которые придают мембранам шероховатый вид. Мембраны гладкой эндоплазматической сети не несут рибосом на своей поверхности.

Эндоплазматическая сеть выполняет много разнообразных функций. Основная функция гранулярной эндоплазматической сети – участие в синтезе белка, который осуществляется в рибосомах. На мембранах гладкой эндоплазматической сети происходит синтез липидов и углеводов. Все эти продукты синтеза накапливаются в каналах и полостях, а затем транспортируются к различным органоидам клетки, где потребляются или накапливаются в цитоплазме в качестве клеточных включений. Эндоплазматическая сеть связывает между собой основные органоиды клетки.

Аппарат Гольджи был открыт в 1878 г. итальянцем К. Гольджи. Строение этого органоида сходно в клетках растительных и животных организмов, несмотря на разнообразие его формы. Во многих клетках животных он имеет форму сложной сети, расположенной вокруг ядра. В состав **аппарата Гольджи** входят: полости, ограниченные мембранами и расположенные группами (по 5-10); крупные и мелкие пузырьки, расположенные на концах полостей. Все эти элементы составляют единый комплекс.

Аппарат Гольджи выполняет много важных функций. По каналам эндоплазматической сети к нему транспортируются продукты синтетической деятельности клетки – белки, углеводы и жиры. Все эти вещества сначала накапливаются, а затем в виде крупных и мелких пузырьков поступают в цитоплазму

и либо используются в самой клетке в процессе ее жизнедеятельности, либо выводятся из нее и используются в организме. Еще одна важная функция этого органоида заключается в том, что на его мембранах происходит синтез жиров и углеводов (полисахаридов), которые используются в клетке и которые входят в состав мембран. Благодаря деятельности аппарата Гольджи происходят обновление и рост плазматической мембраны.

Лизосомы (греч. lisis – растворение + soma – тело) представляют собой небольшие округлые тельца внутри которых находятся ферменты, расщепляющие белки, жиры, углеводы, нуклеиновые кислоты. От цитоплазмы каждая лизосома отграничена мембраной.

К пищевой частице, поступившей в цитоплазму, подходят лизосомы, сливаются с ней, и образуется одна пищеварительная вакуоль, внутри которой находится пищевая частица, окруженная ферментами лизосом. Вещества, образовавшиеся в результате переваривания пищевой частицы, поступают в цитоплазму и используются клеткой.

Обладая способностью к активному перевариванию пищевых веществ, лизосомы участвуют в удалении отмирающих в процессе жизнедеятельности частей клеток, целых клеток и органов. Различают первичные лизосомы, участвующие во внутриклеточном пищеварении; вторичные лизосомы, переваривающие вещества, которые поступают в клетку извне; аутолизосомы, разрушающие отработанные органеллы клетки.

Образование новых лизосом происходит в клетке постоянно. Ферменты, содержащиеся в лизосомах, как и всякие другие белки, синтезируются на рибосомах цитоплазмы. Затем эти ферменты поступают по каналам эндоплазматической сети к аппарату Гольджи, в полостях которого формируются лизосомы. В таком виде лизосомы поступают в цитоплазму.

Митохондрии и пластиды. **Митохондрии** (от греч. mitos – нить + chondros – зернышко) – органоиды в виде гранул, палочек, нитей, видимых в световом микроскопе. Величина митохондрий сильно колеблется, максимально достигая в длину 7 мкм. Митохондрии встречаются во всех клетках растений и

животных. Число их в клетках, выполняющих различную функцию, неодинаково и колеблется от 50 до 5000.

Стенка митохондрии состоит из двух мембран: наружной и внутренней. Наружная мембрана гладкая, она не образует никаких складок и выростов. Внутренняя мембрана, напротив, образует многочисленные складки, которые направлены в полость митохондрии и делят ее на отсеки. Складки внутренней мембраны называют **кристами** (лат. *krysta* – гребень, вырост). Число крист неодинаково в митохондриях разных клеток. Их может быть от нескольких десятков до нескольких сотен.

Митохондрии называют "силовыми станциями" клеток, так как их основная функция – синтез **аденозинтрифосфорной кислоты** (АТФ). Эта кислота синтезируется в митохондриях клеток всех организмов и представляет собой универсальный источник энергии, необходимый для осуществления процессов жизнедеятельности клетки и целого организма. В таком состоянии энергия становится наиболее доступной для синтеза новых веществ.

Новые митохондрии образуются делением уже существующих в клетке митондрий. Они могут размножаться путем перешнуровки или почкования и при делении клетки митохондрии более или менее равномерно распределяются между дочерними клетками.

Для фотосинтезирующих организмов растений характерны **пластиды**, по строению похожи на митохондрии и также имеют внешнюю и внутреннюю мембраны. Пластиды содержат различные пигменты и подразделяются на зеленые хлоропласты, желто-красные хромопласты и бесцветные лейкопласты. **Хлоропласты** содержат пигмент хлорофилл и осуществляют процесс фотосинтеза. **Хромопласты** обеспечивают яркость окраски осенних листьев, многих плодов, так как содержат пигменты (преимущественно – каротиноиды). **Лейкопласты** – бесцветные пластиды – образуются в запасующих тканях, синтезируют и накапливают питательные вещества, в первую очередь – крахмал.

Рибосомы обнаружены в клетках всех организмов. Это микроскопические тельца округлой формы диаметром 15-20 нм. В одной клетке содержится

много тысяч рибосом, они располагаются либо на мембранах гранулярной эндоплазматической сети, либо свободно лежат в цитоплазме. Каждая **рибосома** состоит из двух неодинаковых по размерам частиц, малой и большой. В состав рибосом входят белки и РНК.

Функция рибосом – это синтез белка. Синтез белка – сложный процесс, который осуществляется не одной рибосомой, а целой группой, включающей до нескольких десятков объединенных рибосом. Такую группу рибосом называют **полисомой**. Синтезированные белки сначала накапливаются в каналах и полостях эндоплазматической сети, а затем транспортируются к органоидам и участкам клетки, где они потребляются. Эндоплазматическая сеть и рибосомы, расположенные на ее мембранах, представляют собой единый аппарат биосинтеза и транспортировки белков.

Специфические органеллы клетки

В клетках животных вблизи ядра находится органоид, который называют **клеточным центром**. Основную часть клеточного центра составляют два маленьких тельца – **центриоли**, расположенные в небольшом участке уплотненной цитоплазмы. Каждая центриоль имеет форму цилиндра длиной до 1 мкм. Центриоли играют важную роль при делении клетки; они участвуют в образовании веретена деления. Центриоли – характерная особенность животных клеток.

Вакуоль содержится в растительных клетках и представляет собой окруженную мембраной полость, заполненную клеточным соком и включениями, выполняет функции "склада", выделения, регуляции осмотического давления.

Всю цитоплазму пронизывают нитевидные микротрубочки и микрофиламенты, формируя **цитоскелет**.

Основные функции, выполняемые органоидами клетки, представлены в табл. 4.

Таблица 4

Основные функции органоидов клетки

Структура (органойд)	Функции
Клеточная мембрана	1. защитная; 2. ограничительная; 3. избирательный транспорт веществ в клетку и из клетки; 4. сохранение формы клетки; 5. межклеточное взаимодействие.
Цитоплазма	1. среда существования и транспорта биомолекул, органоидов; 2. среда, в которой осуществляются биохимические реакции.
Ядро	1. носитель наследственной информации (хромосомы); 2. регуляция клеточной активности (синтез белков); 3. образование рибосом (ядрышко).
Рибосомы	1. синтез белков
Эндоплазматическая сеть: (А) шероховатая; (Б) гладкая.	1. синтез белков (А); 2. синтез липидов и других органических веществ (Б); 3. транспорт веществ.
Лизосомы	1. переваривание питательных веществ; 2. разрушение клеточных компонентов.
Комплекс Гольджи	1. доработка и упаковка продуктов клеточного синтеза; 2. транспорт веществ; 3. секреция - выведение веществ из клетки; 4. образование лизосом; 5. образование мембраны;
Митохондрии	1. внутриклеточное дыхание – извлечение энергии из питательных веществ и запасание ее в молекулах АТФ.

Вопросы для самоконтроля:

1. Как повлияло создание техники микроскопирования на развитие биологии?
2. Сформулируйте основные положения клеточной теории.
3. Охарактеризуйте строение про- и эукариотических клеток.
4. Какие обменные процессы протекают в клетке?
5. Укажите химический состав клетки.
6. Какова роль воды в клетках живых организмов?
7. Перечислите функции, которые выполняют в клетках неорганические вещества.
8. Дайте характеристику жирам и углеводам, приведите их классификацию и укажите особенности.
9. Какие структуры выделяют в клетках живых организмов? Перечислите функции, выполняемые каждой их структур.
10. Охарактеризуйте органоиды мембранного строения. Почему появилась такая классификация?
11. Назовите органоиды клетки, характерные только для животных и только для растительных клеток. Укажите функции этих органоидов.
12. Проанализируйте таблицу 4, дополните ее на основании изложенного в главе материала. Приведите примеры, иллюстрирующие функции органоидов клетки.

4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ

Для Земли характерна белково-нуклеинокислотная форма жизни, суммарная биомасса которой достигает 2 – 3 триллионов тонн, или около 5 кг на каждый (!) квадратный метр поверхности Земли. Жизнь на планете представлена 35 типами наземных и водных животных и растений, которые распределяются следующим образом. Около 99 % биомассы Земли представлено животными и растениями суши, причем основная часть приходится на растительность лесов. Оставшиеся 34 млрд. тонн биомассы Земли приходится на океаны и моря: зоопланктон – около 2/3, донных животных – около 1/3; 1/20 – водоросли и 1/30 – рыбы и кальмары [34].

Биологическая классификация живого мира Земли основана на особенностях строения, индивидуального развития, происхождения и делит все организмы на растения и животных. Главное различие между ними заключается в том, что растения (кроме грибов и бактерий) сами производят для себя питательные вещества в процессе фотосинтеза, то есть, являются *автотрофами*. Животные же отличаются своей *гетеротрофностью* – способностью к питанию другими животными и растениями. Выделяют 12 отделов растений и 23 типа животных. Дальнейшая, более детальная классификация, производится следующим образом.

- Для растений:

Отделы → Классы → Порядки → Семейства → Роды → Виды

- Для животных:

Типы → Классы → Отряды → Семейства → Роды → Виды

Каким образом сложилась такая классификация? А самое главное, откуда взялись все эти животные и растения, которые сейчас так хорошо систематизированы? Мы попробуем разобраться с этим в ближайших двух главах.

В своем развитии биология прошла долгий и трудный путь, и он еще не завершен. Многие проблемы пока не нашли своего решения, а новые вопросы появляются при решении этих проблем все чаще и чаще. Одним из таких во-

просов является вопрос о происхождении жизни на планете Земля. Проблема происхождения жизни в биологии занимает одно из центральных мест и решается уже не первое тысячелетие. Гипотез, касающихся решения этого вопроса, множество, но среди главных выделяют пять:

1. Креационизм – сотворение жизни божественным существом.
2. Самопроизвольное зарождение – неоднократное возникновение жизни из неживого вещества.
3. Гипотеза стационарного состояния – жизнь существовала всегда.
4. Панспермия – теория внеземного происхождения жизни.
5. Биохимическая эволюция – зарождение жизни в результате процессов, подчиняющихся химическим и физическим законам.

Часть этих теорий отталкивается от различных моделей возникновения Земли и Вселенной в целом. Что же они собой представляют?

Креационизм

Этого направления придерживаются представители практически всех религиозных учений. Согласно данной концепции, жизнь возникла в результате сверхъестественного события в прошлом, но сам процесс сотворения мира у представителей различных направлений вызывает споры. Божественное сотворение мира – единовременный и недоступный для наблюдения акт, исключаящий научное исследование. Так как наука рассматривает только явления, доступные наблюдению, она никогда не сможет ни доказать, ни отвергнуть божественную концепцию.

Самозарождение

Наряду с религиозно-идеалистическим подходом к происхождению живого уже в античном периоде сформировался материалистический подход к этой проблеме. В его основе лежали представления о том, что живое может возникать из неживого, органическое – из неорганического. Необходимо только влияние различных естественных факторов. Результатом материалистических

взглядов стало развитие концепции самозарождения, получившей распространение в Древнем Китае, Вавилоне, Египте, Древней Греции. Среди первых ее приверженцев были древнегреческие ученые и философы Анаксимандр, Эмпедокл, Аристотель.

Анаксимандр первым из древнегреческих философов поставил вопрос о происхождении органической жизни. Он предполагал, что первые животные родились во влаги из теплой земли и были покрыты колючей чешуей. Достигнув определенного возраста, они стали выходить на сушу и там, когда чешуя начала лопаться, они изменили свой образ жизни. Человек тоже вначале был подобен другому организму – рыбе. Такими дошли до нас идеи Анаксимандра в изложении Аэция [32].

Наиболее полной и интересной является гипотеза Эмпедокла, которую современные исследователи считают правозвестником эволюционной идеи. В основе философии этого мыслителя лежат представления о двух главных движущих силах мироздания: вражде и дружбе (любви). Вражда разъединяет, а любовь соединяет, и их действием обусловлено бесконечное изменение и становление в природе. Процесс возникновения живых существ происходил в 4 этапа. Первым из них является период одночленных органов, когда из земли возникли отдельные части живых организмов [32]:

*"Так выросло множество голов без шеи,
Блуждали голые руки, лишенные плеч,
Двигались глаза, лишенные лбов"*

Случайное сочетание этих органов приводит ко второму периоду – периоду чудовищ:

*"Появилось много существ с двойными лицами и двойной грудью,
Рожденный быком с головой человека и наоборот,
Произошли рожденные людьми с бычачьими головами,
Которые попеременно происходили от мужчин,
Или же от женщин, имеющих нежные органы"*

Эти животные были не способны к продолжению жизни, поэтому разрушались силами вражды, и наступил третий период – цельноприродных существ:

*"Послушай теперь как из мужчин и женщин плаксивых
Произвел ночное племя выделившийся огонь.
Сначала неясные формы поднялись над землею,
Имея в себе двоякую необходимость: воды и земли;
Их низвергал огонь, желавший соединиться с себе подобными,
Но они еще не имели красивого соединения членов,
Они не имели ни голоса, ни ..."*

Для четвертого – и последнего – периода характерно возникновение животных и людей уже не за счет элементов, а друг от друга путем размножения.

Сторонников самозарождения был и Демокрит, считавший, что жизнь возникает из влажности и сырости ила: сначала – земноводные существа, а затем – животные обитающие только на суше. Но во взглядах Демокрита уже можно найти объяснение многообразию живого мира, и это объяснение очень напоминает процесс естественного отбора. Сначала рождались глухие и слепые, безрукие и безногие существа, но они вынуждены были уйти, чтобы уступить место тем, которые прочно утвердились в жизни. Постепенно, когда природа испробовала множество форм и путей животных организаций, появился и тот вид животных, которых называют людьми.

"Основатель биологии" – Аристотель – также придерживался теории спонтанного зарождения, считая, что не только насекомые, но и такие животные как рыбы, моллюски, черви могут возникать из ила и гниющего вещества. Части животных создаются как петли в сети, одна за другой, и если человек не может наблюдать их возникновение, то только потому, что их размеры крайне малы.

Теория самозарождения воспринимается и культурой Рима, находя свое отражение в трудах римских философов. Тит Лукреций Кар развивает гипотезу

Эмпедокла, утверждая, что все живое произошло от неживой материи, а более сложные виды – из простейших.

Несмотря на распространение христианства, концепция самозарождения пережила мрачное средневековье и просуществовала много столетий. Сторонниками этой идеи были многие выдающиеся мужи разных эпох: Филипп фон Гогенгейм (доктор Парацельс), У. Шекспир, Н. Коперник, Р. Декарт. В начале XVII в. знаменитый голландский естествоиспытатель Я. ван Гельмонт сообщал о самозарождении мышей, для которого понадобились грязная рубашка, темный шкаф и горсть пшеницы. В XVIII в. французский философ Ж. Ламетри заявляет о своем согласии с древнегреческими философами в том, что одушевленная природа произошла от неодушевленной, и море – это колыбель жизни.

Теория самозарождения была подвергнута сомнению только в конце XVII в. итальянским ученым Ф. Реди, который установил, что червячки, появляющиеся на гниющем мясе – это личинки мух, а не самопроизвольно зародившиеся существа. Это доказывало, что живое может появиться только от живого, но опыты Реди не были в тот момент приняты ни наукой, ни обществом. Теория самозарождения была полностью опровергнута только к концу XIX в. французским микробиологом Л. Пастером (1860 г.) на основании опытов итальянского ученого Л. Спалланцани.

Гипотеза самозарождения в процессе своего развития получила название гипотезы "абиогенеза" и интерес к ней снова проявился в XX в. Сначала с позиций этой гипотезы объясняли происхождение вирусов (опровергнуто), затем рассматривали возможность однократного абиогенеза, как случайного процесса взаимодействия простых веществ (Г. Меллер). Но в настоящее время считается, что вероятность такого события крайне и крайне мала.

Стационарное состояние

Концепция стационарного состояния говорит о том, что Земля существовала вечно, всегда была способна поддерживать жизнь и практически не изменялась. Считается, что эта гипотеза выдвинута немецким ученым В. Прейером

в 1880 г. В пользу данной гипотезы ее немногочисленные сторонники приводят существование так называемых реликтовых растений и животных.

Панспермия

Гипотеза *панспермии* (греч. panspermía – смесь всяких семян), то есть занесения жизни на Землю извне не предлагает механизма объяснения ее зарождения. Появление жизни объясняется занесением ее из других космических миров. Древнегреческий философ Анаксагор еще в V в. до н.э. предполагал, что растения и животные произошли от семян, рассеянных в воздухе и прибиваемых к земле дождем. Вот только откуда взялись эти семена?!

Идея панспермии выдвинута немецким химиком Ю. Либихом. Сам способ занесения может быть различен, поэтому существует несколько вариантов панспермии:

- кометная панспермия – занесение жизни с обломками метеоритов и кометным веществом). Данная гипотеза выдвинута в 1865 г. немецким ученым Г. Рихтером;
- радиационная панспермия – занесение жизни под действием солнечных лучей. Автором данной идеи является С. Аррениус (1907 г.). Суть ее заключается в следующем: зародыши жизни, вечно существующие во Вселенной, движутся в космическом пространстве под действием световых лучей и, попадая в область планетного притяжения, оседают на ее поверхности, закладывая основу живого на данной планете;
- направленная панспермия – сознательное занесение жизни на Землю цивилизациями более раннего и высокого уровня развития. Для обоснования этой гипотезы используются ныне необъясненные явления, такие как наскальные рисунки, похожие на изображение космонавтов в скафандрах, японские статуэтки "догу", взрыв Тунгусского метеорита, "появление" НЛО, другие факты, в настоящее время не поддающиеся объяснению. В последнее время появляются сообщения о нахождении в метеоритах объектов, напоминающих

простейшие жизненные формы, но убедительных доводов в пользу их биологической природы пока нет.

Гипотезы кометной и радиационной панспермии были опровергнуты опытным путем, так как "споры жизни" не выдерживают космических условий. Но интерес к данной гипотезе возродился в 60-е гг. XX в. благодаря исследованиям американских и английских астрономов. Эти исследования продолжаются, и, может быть, через несколько десятков лет человечество будет смотреть на проблему происхождения жизни по-новому.

Биохимическая эволюция

Гипотеза биохимической эволюции является наиболее обоснованной. Часто ее рассматривают как гипотезу биопозза. Этот термин был введен в 1947 г. Дж. Берналом для обозначения процесса перехода из неживого к живому. В рамках гипотезы биопозза процесс появления жизни на Земле рассматривается как результат трех эволюционных направлений, хронология которых разработана американским палеобиологом Дж. Шопфом (прил., табл. 2).

Первое из них – *геологическая эволюция*. Возраст Земли определяется в пределах 4,5 – 5,5 млрд. лет. Длительное и кропотливое изучение абсолютного и относительного возраста горных пород в разных регионах земного шара позволило наметить основные вехи геологической истории. Текущая оценка возраста Земли и Солнечной Системы, принятая большинством, составляет $4,54 \pm 0,02$ миллиарда лет. Эта цифра была получена на основании различных радиометрических методов и предположений о том, что степень радиоактивного распада всегда оставалась постоянной. Если последнее неверно, то оценка возраста Земли может в дальнейшем претерпеть существенные изменения. Геологическая эволюция представляет собой совокупность процессов, в результате которых сформировались земная кора, гидросфера и атмосфера Земли. Формирование Земли и ее оболочек мы уже рассматривали в части нашего пособия, поэтому подробнее остановимся только на особенностях формирования атмосферы.

В формировании воздушной оболочки Земли, в зависимости от ее состава, принято выделять несколько этапов. Предполагается, что атмосфера (и гидросфера) сформировались как результат дегазации лавы, выделенной их верхней мантии Земли и образовавшей земную кору. Результаты химического анализа древнейших отложений дают возможность предположить, что *первичная* атмосфера Земли содержала [34], главным образом, водяной пар и некоторое количество газов: углекислого (CO_2), угарного (CO), метана (CH_4), аммиака (NH_3), сероводорода (H_2S) и др. Свободного кислорода в первичной атмосфере практически не было, что доказывается составом горных пород периода катархея. Некоторое его количество могло образоваться только в результате фотолиза воды (процесс распада молекул воды на простые составляющие под действием жесткого УФ излучения). Таким образом, первичная атмосфера Земли имела восстановительный характер.

Важными для появления жизни условиями принято считать также активную геологическую деятельность, достаточно высокую температуру, жесткое ультра-фиолетовое излучение, падение метеоритов, разряды молний.

В ходе геологической эволюции протекает и другой процесс – эволюция *химическая*, которая приводит к образованию биологических полимеров, из которых в дальнейшем и образуются первые живые организмы. Необходимо отметить, что химическая эволюция – самый труднообъяснимый этап биохимической эволюции, который сейчас считается одной из "пяти нерешенных проблем науки" [33].



Александр Иванович
Опарин

Первые подробные представления о химической эволюции были изложены в начале XX в. в работах А.И. Опарина и Дж. Холдейна.

В 1922 г. советский биохимик А.И. Опарин выдвигает, а в 1924 г. публикует гипотезу *белково-коацерватного* происхождения жизни. Согласно этой гипотезе образование жизни происходило в три этапа:

- образование органических веществ;

- образование белковых молекул;
- образование белковых тел, способных к элементарному обмену веществ.

Опарин предполагал, что на первом этапе под действием перечисленных выше факторов из первичной атмосферы Земли могли образоваться сложные органические вещества, в том числе и молекулы аминокислот, которые, растворяясь в водах первичного океана, образовали так называемый "первичный бульон". Современные расчеты показывают, что масса таких молекул была достаточно большой (до 10^{16} кг). Высокая концентрация органических веществ способствовала их взаимодействию, одним из результатов которого стало образование белковых молекул.



Рис. 12. Коацерватные капли под микроскопом

Возможность образования белковых тел Опарин видел в процессе коацервации (лат. *coacervatio* — собирание, накапливание) — расслоения коллоидной системы с образованием капель или слоев — коацерватов (рис.12), концентрация вещества внутри которых выше, чем в окружающем растворе. Образование коацерватов объясняло самую сложную проблему химической эволюции — формирование клеточных мембран. В 30-е гг. XX в. коацерваты были получены экспериментально. Находясь в первичном океане, коацерватные капли могли взаимодействовать друг с другом и впоследствии образовать примитивные клетки.

Так как первичные структуры, предлагаемые гипотезой Опарина, подобны клеточной и способны к обмену веществ, данная гипотеза относится к группе **голобиоза**.

Другой группой гипотез является гипотеза **генобиоза**: первичной является не структура, способная к обмену веществ с окружающей средой, а макромолекулярная система, подобная гену и способная к саморепродукции. Примером такой



Джон Бэрдон
Сандерсон Холдейн

гипотезы является гипотеза английского генетика Дж. Холдейна, увидевшая свет в 1929 г. и получившая развитие в его дальнейших работах. Холдейн считал, что в отсутствии кислорода все образовавшиеся молекулы были более устойчивыми и процессы их взаимодействия происходили в "первичном бульоне". Но образование биополимеров привело к формированию не белковых коацерватов, а очень больших молекул, способных к размножению. Весь обмен веществ первичных организмоподобных структур, по мнению Холдейна (1963 г.) направлялся на синтез нуклеиновых кислот.

Возможность протекания процессов, результатом которых является синтез органических биомономеров и биополимеров, доказана в 50-е гг. XX в. химиками разных стран, хотя самое первое экспериментальное решение принадлежит французскому исследователю Ж. Лебу, в 1912 г. получившему глицин из смеси паров и воды при действии высоких температур и электрических разрядов. Постановка опытов по синтезу органических веществ осуществлялась путем воспроизведения условий первичной Земли – бескислородной атмосферы, наличия исходных химических соединений: метана, воды, аммиака, и источника (источников) энергии.

Первый синтез органических молекул, пригодных для развития жизни, из предполагаемых исходных компонентов ранней земной атмосферы был проведен В. Гротом и Х. Зюссом в 1938 г. В 1953 г. С. Миллером был поставлен опыт, позже названный классическим. Газовая смесь метана, аммиака, водяных паров и водорода (доступа свободного кислорода в колбу не было) подвергалась Миллером воздействию сильных электрических разрядов, при этом получались аминокислоты, сахара и ряд других органических соединений. Огромное значение опыта Миллера состояло в доказательстве возможности неорганического пути образования белковоподобных молекул в условиях первичной Земли. Опыт стимулировал новые исследования. А. Уилсон, добавляя серу к исходной смеси Миллера, получил крупные полимерные молекулы с 20 и более атомами углерода. С. Поннамперума, используя в качестве источника энергии ультрафиолетовое излучение, сумел не только получить аминокислоты и пури-

ны – мономеры белков и нуклеиновых кислот, но и синтезировал эти молекулы в полимеры. С. Фокс синтезировал почти все аминокислоты, без которых жизнь была бы невозможна. Фокс получил из аминокислот так называемые "протеноидные микросферы", близкие по составу к белкам. При этом протеноиды превратились в приготовленном Фоксом бульоне в тонкие капли, подобные коацерватам Опарина. Микросферы Фокса имели две мембраны и были способны к делению. Но это открытие уже относится к началу биологической эволюции.

Список экспериментальных исследований очень велик, а их основные результаты показывают, что химическая эволюция – закономерный естественный процесс, который закладывает основы жизни.

Свое развитие гипотеза биохимической эволюции получила в работах английского ученого Дж. Д. Бернала, так же, как и его предшественники считавшего, что жизнь зародилась в океане. По мнению Бернала, жизнь зародилась в неглубоких, хорошо прогретых солнцем лагунах, где тонкий слой находящегося на поверхности воды органического вещества, приносимый очередным приливом, постепенно увеличивался. Усложнение (эволюция) молекул происходила при участии частиц глины или ила в качестве катализаторов.

Но даже очень сложная отдельная молекула – еще не живой организм. Каким образом совершился этот качественный скачок от неживого к живому? Наиболее перспективными в объяснении этого вопроса считаются гипотезы, опирающиеся на принципы самоорганизации (труды И. Пригожина, М. Эйгена).

Предбиологический – химический – этап переходит в биологический, в этап самоорганизации, на котором возникают самовоспроизводящие сложные молекулярные комплексы. Эти макромолекулярные комплексы дают начало жизни. Граница между двумя этапами весьма условна и не фиксирована во времени.

Как известно нуклеиновые кислоты и белки выполняют три исключительно важные функции: самовоспроизведение, сохранение наследственной информации и передачу этой информации в процессе возникновения новых

клеток. При этом информация о белке записана в ДНК, с помощью белков ферментов эта информация переписывается (транскрипция) на РНК, с которой с помощью другой группы белков ферментов, на рибосомах происходит синтез белка исходя из записанной на РНК информации (процесс трансляции). Получается, что для образования белков нужна ДНК, а для образования РНК нужны белки. Следовательно, нуклеиновые кислоты и белки тесно взаимодействуют при воспроизводстве. Это явление является центральным положением молекулярной биологии: ДНК – РНК – белок. А что возникло раньше: нуклеиновая кислота или белок? Иными словами, какой из двух гипотез – "генобиоза" или "голобиоза" следует отдать предпочтение?

В рамках гипотезы голобиоза моделирование доклеточного предка было предложено английским биологом П. Деккером (1970-е гг.). Структурную основу такого предка составляли открытые микросистемы с мощным ферментативным аппаратом, катализирующим метаболизм биоида. Он был подвержен эволюции благодаря переходу из одной стадии в другую, более устойчивую. Протеноидные доклеточные предки содержали весь набор аминокислот, входящих в состав белков; белки обладали различными каталитическими функциями; они имели фотохимически активный хромофор – пигмент и были способны к протеканию фотохимических реакций; при контакте с водой образовывали микросферные структуры, представляющие модель протоклетки.

В 1980-е гг. доминирующей стала концепция генобиоза, с позиций которой первичной является молекула нуклеиновой кислоты. Некоторые исследователи считали, что "пра-ДНК, вероятно, и была первым организмом на Земле". Но ДНК беспомощна без белка, и в этом причина нежизненности гипотезы о пра-ДНК.

Начало прорыву в понимании закономерностей предбиологической эволюции было положено Т. Сечем и С. Альтманом, которые открыли новый класс природных молекул РНК – рибозимов. Эти редко встречающиеся в природе молекулы ведут себя как белковые ферменты и способны катализировать реакции. Таким образом, представление о ДНК как первичном носителе генетиче-

ской информации не соответствует действительности. Исследования, направленные на изучение ферментативной активности РНК позволили сформулировать концепцию РНК-Мира, исходящую из предположения, что именно РНК являлись предбиологическими самореплицирующимися информационными матрицами, на основе которых возникла жизнь.

Первостепенная роль РНК в зарождении жизни оказалась возможной благодаря ее уникальным свойствам:

- РНК наделена такой же "генетической памятью" как и ДНК;
- РНК вездесуща – нет организмов, в которых бы не было РНК, но есть множество вирусов, геном которых состоит из РНК, а не из ДНК;
- Оказывается возможным перенос генетической информации от РНК к ДНК;
- РНК способна к автокатализу, т.е. совмещает в себе две функции – информационную и каталитическую;
- РНК обладает способностью к саморепродукции в отсутствие белковых ферментов.

Таким образом, эволюция шла в направлении РНК – белок – ДНК, от генома, основанного на РНК к геному, основанному на ДНК.

Некоторые исследователи, с самого начала сознавая слабость гипотезы голобиоза, стали сторонниками промежуточного варианта. В наиболее типич-



Манфред Эйген

ном виде он представлен в гипотезе "гиперциклов" М. Эйгена (1970 – 1980-е гг.). Эйген считал, что такие "дарвиновские" факторы эволюции как конкуренция и естественный отбор имели место среди всех молекул в первичном бульоне, но в большей степени среди молекул, способных к самовоспроизводству, то есть, – молекул РНК. Эти молекулы выполняли роль матрицы для своего же

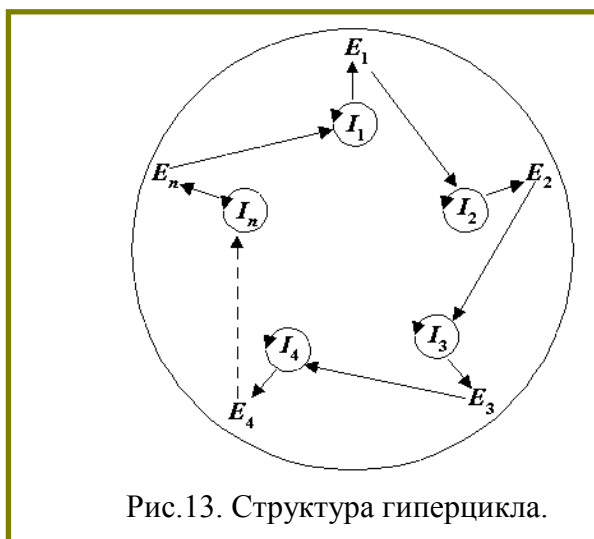
собственного синтеза. В процессе самокопирования не исключались мутации. При этом, если скорость к самовоспроизводству у мутантных РНК была ниже, чем у первичных, то они деградировали. Если скорость воспроизводства была

выше у мутантных РНК, то они становились доминирующими в первичном бульоне, а первичные РНК деградировали.

Молекулы РНК вступали в первичном бульоне в симбиоз с полипептидами, что сразу же давало им преимущества. В дальнейшем химическая эволюция протекала уже в условиях симбиотических систем: РНК – полипептид. На этой стадии мутации характерны как для полинуклеотидов, так и для полипептидов. Причем механизм естественного отбора отбирает системы с улучшенными РНК (по скорости воспроизводства) и с улучшенными полипептидами (по их биокаталитической активности). Совместную популяцию первичных полинуклеотидов и первичных полипептидов Эйген назвал *квасивидами*.

Между квазивидами в борьбе за существование имеет место не только конкуренция, но и кооперация. Такие системы, которые кооперировались, и информационное содержание которых значительно расширилось, Эйген назвал *гиперциклами*. Гиперциклы состоят из самовоспроизводящейся молекулы РНК и комплементарной ей цепи полипептида. Белки выполняют определенные каталитические функции и вместе с цепочками РНК формируют целостную систему кооперативно взаимодействующих макромолекул. Ферменты могли способствовать повышению точности копирования, в результате количество информации, которое такие примитивные «особи» могли передавать потомкам, возрастало.

Между гиперциклами существовало перекрестное каталитическое сопряжение,



которое одновременно обеспечивало выживание и усиливало кооперирование между квазивидами. Кооперация происходит следующим образом. Существует гиперцикл (рис.13), состоящий из РНК-матрицы I_1 , которая кодирует полипептид E_1 . Этот полипептид (E_1) благодаря своей каталитической активности способствует

воспроизведению РНК I_2 , входящей в другой гиперцикл. А РНК (I_2) кодирует следующий белок-фермент E_2 , который в свою очередь катализирует синтез РНК в следующем гиперцикле и т.д. Циклическая организация гиперцикла обеспечивает его структурную стабильность.

Гиперцикл основан на нелинейном автокатализе (автокатализе как минимум второго порядка) и представляет собой более высокий уровень в иерархии автокаталитических систем. Схема гиперцикла еще очень далека от схемы самовоспроизводящейся молекулярно-генетической системы живой клетки, тем не менее, гиперцикл – это определенный шаг к живой клетке по сравнению с квазивидами, включающий кооперацию между полинуклеотидами и белками.

Гиперциклы, одним из простейших примеров которых является размножение РНК-содержащего вируса в бактериальной клетке, обладают рядом уникальных свойств, порождающих дарвиновское поведение системы. Гиперцикл конкурирует (и даже более ожесточенно, чем дарвиновские виды) с любой самовоспроизводящейся единицей, не являющейся его членом. Он не может стабильно сосуществовать и с другими гиперциклами, если только не объединен с ними в автокаталитический цикл следующего, более высокого, порядка. Состоя из самостоятельных самовоспроизводящихся единиц (что гарантирует сохранение фиксированного количества информации, передающейся от «предков» к «потомкам»), он обладает и интегрирующими свойствами. Таким образом, гиперцикл объединяет эти единицы в систему, способную к согласованной эволюции, где преимущества одного индивида могут использоваться всеми ее членами, причем система как целое продолжает интенсивно конкурировать с любой единицей иного состава.

Эта концепция вполне удовлетворительно описывает возникновение на основе взаимного катализа системы «нуклеиновая кислота-белок» – решающее событие в процессе возникновения жизни на Земле. Вместе с тем, сам Эйген подчеркивает, что в ходе реальной эволюции гиперцикл вполне мог «вымереть» после того, как ферментные системы следующего поколения (с более высокой

точностью репродукции) сумели индивидуализировать интегральную систему в форме клетки.

Вопрос о том, где гиперциклы конкурировали и объединялись между собой с образованием автокаталитических структур более высокого порядка, пока ещё открыт. На этот счёт существует масса предположений. Процесс концентрации органических веществ может происходить при отливах, испарении воды в лагунах, а также при волнении. Научные данные все больше подтверждают, что жизнь возникла не в открытом океане, а в шельфовой зоне моря или в лагунах, где были наиболее благоприятные условия для концентрации органических молекул и образования сложных макромолекулярных систем.

Концепция РНК-Мира имеет альтернативу в виде "микросфер Фокса", о которых уже упоминалось ранее и гипотезе "глиняного мира", автором которой является английский химик А. Дж. Кэрнс-Смит (80-е гг. XX в.). Им выдвинуто предположение, что, попадая между слоями глинистых частиц, органические молекулы взаимодействовали с ними, перенимая способы хранения информации и роста.

К настоящему времени решение проблемы возникновения жизни происходит с приложением к ней теории самоорганизующихся систем. Самоорганизующейся называют такую систему, которая обладает способностью корректировать свое поведение на основе предшествующего опыта (сам термин был введен в 1947 г. одним из создателей кибернетики физиологом У. Эшби). При этом было строго показано, что рассмотрение процессов развития (в том числе биологических систем из добиологических) принципиально невозможно в рамках классической термодинамики. Создатель альтернативной, неравновесной, термодинамики И. Пригожин произвел научную революцию тех же примерно масштабов, что в свое время Ньютон или Эйнштейн, и революция эта еще отнюдь не завершена.

Последний этап биопозза – *биологическая эволюция* – подразумевает возникновение и усовершенствование пробионтов, появление эукариот, пере-

ход к многоклеточности и расширение ареала обитания, и, как высшее достижение – появление человека.

Под **пробионтами** (греч. protos – первый + bions – живущий) понимают живые существа, образовавшиеся в результате соединения и взаимодействия коацерватов с нуклеиновыми кислотами, способные к самовоспроизведению. В роли пробионтов могли выступить коацерватные капли или микросферы Фокса. Эволюция пробионтов привела к образованию прокариотических организмов, которые развивались в анаэробной среде (без кислорода) и использовали для питания готовые органические соединения (были гетеротрофами). Дальнейшая эволюция приводит к появлению других способов обмена. Но это уже материал главы 5.

Вопросы для самоконтроля:

1. Почему объяснение процесса зарождения жизни на Земле является таким трудным?
2. Почему гипотеза креационизма не является научной? Используя дополнительную литературу, составьте рассказ о происхождении жизни в соответствии с этой гипотезой.
3. Как развивалась концепция самопроизвольного зарождения жизни? Почему она просуществовала так долго?
4. В чем сущность гипотезы стационарного состояния? Приведите аргументы в поддержку этой гипотезы, и аргументы, ее опровергающие.
5. Почему гипотеза панспермии, не объясняющая собственно происхождение жизни, до сих пор привлекает внимание исследователей?
6. Какой процесс называется биопоэзом? Охарактеризуйте его основные этапы.
7. Почему химическую эволюцию так сложно объяснить?
8. Как на современном этапе решается проблема происхождения жизни?
9. Как начиналась биологическая эволюция?

5. РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Периодизация истории Земли

История Земли была создана трудами геологов, палеонтологов и специалистов по изотопному анализу минералов. Относительная геохронологическая шкала впервые была утверждена в 1881 г. на II Международном геологическом конгрессе в Болонье. На сегодняшний день существует достаточно большое количество геохронологических схем и шкал, их примеры приведены в приложении (табл. 3, табл.4).

Ученые разделяют историю Земли на длительные промежутки времени – *эры*. Эры подразделяют на *периоды*, периоды – на *эпохи*, эпохи – на *века*. Разделение на эры и периоды основано на сменах флоры и фауны, которые осуществлялись, как правило, благодаря существенным геологическим и климатическим преобразованиям – горообразовательным процессам, изменениям соотношения суши и океанов, глобальным потеплением или похолоданием.

Сопоставления окаменелостей различных пластов позволили установить необратимый характер развития органического мира и выделить в геологической истории Земли ряд этапов. Она разделяется на 5 приблизительно равных по продолжительности отрезков времени: катархей, архей, афебий, рифей и фанерозой. Афебий и рифей объединяют в протерозой. Обычно период истории Земли до фанерозоя называют *криптозоем* (включает архей и протерозой) или, чаще – докембрием, так как самый ранний период фанерозоя – кембрий. Таким образом в истории Земли выделяют два *эона* – докембрийский (криптозойский, или скрытый) и фанерозойский – явный. Оба эона выделены в 1930 г. американским геологом Дж. Чедвиком. Эоном называется отрезок времени геологической истории, в течение которого сформировалась *эонотема* – наибольший геологический период в истории Земли, объединяющий несколько геологических эр.

Названия эр греческого происхождения: **катархей** – ниже древнейшего, **архей** – древнейший, **протерозой** – первичная жизнь, **палеозой** – древняя жизнь, **мезозой** – средняя жизнь, **кайнозой** – новая жизнь.

Названия периодов происходят либо от того географического района, где впервые были изучены или встречаются отложения данного времени, либо отражают преобладание отложений определенного типа:

- **кембрий** – по древнему названию английской провинции Уэльс (А. Седжвик, 1835 г.);
- **ордовик** – по древнему кельскому племени ордовиков, населявшему Северный Уэльс (Р. Мурчисон, 1835 г.; Лэпворс, 1879 г.);
- **силур** – по древнему кельскому племени силуров (Р. Мурчисон, 1835 г.);
- **девон** – от графства Девоншир в Англии (А. Седжвик, Р. Мурчисон, 1839 г.)
- **карбон** (каменноугольный период) – характеризовался образованием каменного угля (У. Конибир, У. Филлипс, 1822 г.);
- **пермь** – от Пермской губернии в России (Р. Мурчисон, 1841 г.);
- **триас** – по составу: три слоя в континентальных отложениях Западной Европы (Ф. Альберти, 1834 г.);
- **юра** – от гор Юра во Франции (А. Броньяр, 1829 г.);
- **мел** – по массовым образованием слоев белого писчего мела (Ж. Омалиус д'Аллауа, 1822 г.).

Палеонтологическая летопись дает возможность проследить за возникновением и развитием многих групп организмов, живших и живущих на нашей планете. Но только в **фанерозое** ископаемые остатки удовлетворяют требованиям **биостратиграфии**, поэтому докембрийский период классифицирован менее подробно. Фанерозойский эон (от греч. *phaneros* – явный + *zoe* – жизнь) – крупнейший этап геологической истории, охватывающий палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую эры, продолжительность 570 млн. лет. Выделение в составе фанерозоя трех эр – палеозоя (господство морских беспозвоночных, рыб и земноводных), мезозоя (господство пресмыкающихся) и кайнозоя (господство млекопитающих) – заслуга Дж. Филлипса (1841 г.).

Развитие жизни на планете

О катархее – первом миллиарде лет существования Земли – прямые фактические данные отсутствуют, но предполагается, что для этого периода времени характерна активная вулканическая деятельность, результатом которой стало образование первичной атмосферы Земли, гидросферы и земной коры.

Жизнь возникла на границе катархея и архея. Первые организмы были *гетеротрофами* и в качестве пищи использовали органические соединения «первичного «бульона». Затем, при уменьшении питательных веществ в окружающей среде, появилась необходимость в самостоятельном продуцировании органических соединений, сформировались *автотрофы* (сначала хемотрофы, а потом фототрофы). В это время появляются первые *прокариотические* организмы – бактерии и сине-зеленые водоросли.

Протерозой – огромный по продолжительности этап исторического развития Земли, за время которого произошло появление эукариотических организмов. В растительном мире – это время водорослей, преимущественно одноклеточных. Появились все типы беспозвоночных (представители морской фауны), осуществились *три крупных ароморфоза*: возникновение полового процесса, процесса фотосинтеза, многоклеточных организмов.

Появление полового процесса резко повысило возможность приспособления к условиям среды, вследствие создания бесчисленных комбинаций в хромосомах.

Возникновение фотосинтеза привело к изменению состава атмосферы, снижению содержания метана, аммиака, водорода. Освобождение и накопление свободного кислорода сделало возможным существование аэробных организмов. В результате взаимодействия живых организмов с неорганическими соединениями верхнего слоя земной коры образуется почва.

Около 1350 млн. лет назад отмечены представители низших грибов. Первые многоклеточные животные возникли 900 – 1 000 млн. лет назад. Разделение функций клеток дало возможность для возникновения сложных органов и систем органов. Совершенствование взаимодействия между клетками обеспечило

существование многоклеточного организма как единого целого. Древние многоклеточные животные и растения жили в придонных слоях океана. Дальнейшие пути эволюционных преобразований первых многоклеточных были различны. Конец протерозоя можно назвать "веком медуз". Возникают кольчатые черви, от которых произошли моллюски и членистоногие.

В течение *архея* и *протерозоя* происходила длительная эволюция жизни. К началу *палеозоя* химический состав атмосферы Земли мало отличался от современного. Жизнь стала геологическим фактором. Живые организмы меняли форму и состав земной коры, формировали ее верхние слои – *биосферу*.

Палеозойская эра – крупный период в истории развития земли. Отложения палеозойской эры достигают в некоторых местностях 30 км мощности, т. е. почти в 10 раз превышают мощность мезозойских отложений, что указывает на весьма значительную продолжительность палеозойской эры.

В начале палеозойской эры, в *кембрийский* и *силурийский* периоды, большая часть земной поверхности представляла безбрежный океан и суша являлась только в виде островов, но к концу эры размеры суши значительно возрастают и выступают значительные материки из-под воды. Вулканическая деятельность проявлялась в палеозойскую эру весьма энергично, хотя и слабее, чем в предшествовавшую архейскую эру.

Фауна палеозойской эры характеризуется сильным развитием и преобладанием морских лилий, своеобразных, вымерших к концу этой эры кораллов, чрезвычайным обилием и разнообразием плеченогих, головоногих моллюсков, исключительно палеозойской эре свойственных ракообразных трилобитов, панцирных рыб. В середине палеозоя происходит быстрая эволюция рыб, включая акул и скатов, кистеперых и лучеперых рыб. Суша подверглась нашествию множества членистоногих, в том числе клещей, пауков и примитивных бескрылых насекомых. К концу эры появляются также амфибии и первые многочисленные пресмыкающиеся.

Растительный мир в начале эры характеризуется развитием различных видов морских водорослей. В дальнейшем происходит постепенное завоевание

растениями суши. Обширные районы поросли густыми первобытными лесами. Флора состоит почти исключительно из гигантских древовидных папоротников, плаунов и хвощей, к которым в небольшом количестве примешиваются первые хвойные и саговые деревья.

Мезозойская эра была переходным периодом в развитии земной коры и жизни. Мезозойская эра продолжалась примерно 160 млн. лет. Ее принято подразделять на три периода: триасовый, юрский и меловой. В биологическом плане мезозой был временем перехода от старых, примитивных, к новым, прогрессивным формам. Мезозойский мир был значительно разнообразнее палеозойского, фауна и флора выступали в нем в значительно обновленном составе.

Динозавры и прочие рептилии стали доминирующей группой наземных животных. Появились первые лягушки, а чуть позже сухопутные и морские черепахи и крокодилы. Возникли также первые млекопитающие, возросло разнообразие моллюсков. Образовались новые виды кораллов, креветок и омаров. В океанах утвердились морские рептилии, такие, как ихтиозавры, а птерозавры начали осваивать воздушную среду. Появилась и первая птица-археоптерикс. В конце эры очередное массовое вымирание привело к исчезновению аммонитов, ихтиозавров и многих других групп морских животных, а на суше вымерли все динозавры и птерозавры.

Возросло разнообразие голосеменных растений, образовавших обширные леса саговников, араукарий, гинкго и хвойных деревьев. Ниже расстился ковер из плаунов и хвощей. В лесах появились предшественники нынешних кипарисов, сосен и мамонтовых деревьев. К концу мезозоя появились первые цветковые растения, завязавшие тесное "сотрудничество" с насекомыми, переносившими их пыльцу. Они стали быстро распространяться по всей суше.

Кайнозойская эра – расцвет покрытосеменных растений, насекомых, птиц, млекопитающих и появление человека. Уже в середине кайнозоя имеются почти все основные группы представителей всех царств живой природы. У покрытосеменных растений образуются такие жизненные формы, как травы и кустарники. Появляются степи, луга. Сформировались все основные типы при-

родных биогеоценозов. С появлением человека и развитием его общества создаются культурные флора и фауна, образуются агроценозы, села и города. Природа стала активно использоваться человеком для удовлетворения его потребностей. Различное воздействие человека на природу произвело в ней существенные изменения. Произошли большие изменения в видовом составе органического мира, в окружающей среде и природе в целом.

Кайнозойская эра делится на три периода: ***антропогенный, неогеновый и палеогеновый***; два последних из них до 1960 г. объединялись в ***третичный период***.

В третичном периоде очертания морей и материков приобретают почти современный вид.

На границе мезозоя и кайнозоя исчезли многие группы беспозвоночных. Резко сократился родовой состав древних групп костных рыб. С поверхности земли исчезли динозавры и большинство мезозойских групп рептилий. Те из них, кому удалось пережить этот час испытаний (черепахи, крокодилы, змеи и ящерицы), стали нашими современниками.

В начале третичного периода появилось много новых родов беспозвоночных, живущих по сей день. Успешно развивались моллюски. Некоторые двустворчатые третичного периода, такие как устрицы и гребешки, широко распространены и в наши дни. В кайнозое до крайности размножились членистоногие, среди которых появилось множество новых родов. Моря кишели крабами и омарами. Большое распространение получили в третичном периоде и иглокожие. В первую очередь это относится к морским ежам.

Третичный период был временем стремительного развития костных рыб. Высшие костные рыбы заместили древних. На подъеме были также хвостатые и бесхвостые земноводные.

Быстро развивались птицы; они получили всесветное распространение, а их анатомия была более прогрессивной, чем в конце мезозоя. Эволюции птиц немало способствовало повсеместное расселение покрытосеменных растений и

насекомых. Кроме того, в те времена у птиц практически не было сколько-нибудь серьезных естественных врагов.

Третичный период был эпохой бурного развития млекопитающих. Примитивные группы млекопитающих почти целиком вымерли еще в мезозое. Они были вытеснены сумчатыми, сохранившимися ныне главным образом в Австралии и Южной Америке, и плацентарными, быстро занявшими господствующее положение и расселившимися по всей Земле. Расселению плацентарных способствовало исчезновение рептилий и освобождение многочисленных экологических ниш. Свободное жизненное пространство было быстро освоено млекопитающими, пока еще мало специализированными, но зато способными адаптироваться к резким климатическим изменениям, столь обычным на заре третичного периода. Пока климат оставался жарким, пышная растительность и насекомые давали плацентарным неисчерпаемые запасы пищи. В палеоцене насчитывалось уже более 400 видов плацентарных млекопитающих. Их эволюция шла вперед семимильными шагами, и еще до конца третичного периода на земле появились формы, ставшие непосредственными предшественниками человека.

В третичном периоде появились грызуны и насекомоядные, "планирующие" млекопитающие и ранние приматы. Были среди них и крупные животные, как хищные, так и травоядные. В это время появились и первые копытные. Среди непарнокопытных сформировались такие крупные травоядные формы, как носороги, тапиры и лошади. Парнокопытные были представлены свиньями, верблюдами и многочисленными жвачными – оленями, овцами, козами, быками, антилопами, жирафами.

Хоботные, включающие мастодонтов, мамонтов и слонов, были важной и многочисленной группой третичной фауны. В последней части третичного периода эта группа отличалась большим разнообразием форм.

В раннем кайнозое можно было встретить древнейших и еще весьма примитивных хищных, из которых впоследствии развились настоящие хищники. Они подразделялись на две главные группы: относительно мало специализиро-

ванных собачьих и резко специализированных кошачьих. Из числа последних в третичном периоде выделилась своеобразная ветвь саблезубых кошек, имевших длинные саблевидные клыки. Они исчезли в начале четвертичного периода.

Первые приматы известны с начала третичного периода; из плацентарных они обнаруживают наибольшее сходство с насекомоядными. Древние приматы дали начало эволюционной линии обезьян. Кульминационным моментом развития приматов, продолжавшегося 65 млн. лет, было появление в четвертичном периоде *Homo sapiens* – современного человека.

Растительный мир третичного периода во многих отношениях уже напоминал современный. На пике развития находились покрытосеменные, или цветковые. По-прежнему процветали хвойные, хотя число их родов и видов сократилось. Среди них были и такие виды, которые в настоящее время растут исключительно в жарких странах; это значит, что климат в то время был тропическим или субтропическим и достаточно влажным. В жарком и влажном климате, установившемся после очередного непродолжительного периода похолодания в начале палеоцена, субтропическая флора расселилась далеко на север. Жарко было даже за полярным кругом, так что в Гренландии и на Шпицбергене пышно цвели магнолии, лавры, каштаны и другие теплолюбивые растения.

В *олигоцене* в Центральной и Северной Европе прекрасно чувствовали себя аралии, коричневые лавры и камфарные деревья, фиговые деревья, платаны, пальмы и т.п. В болотистых районах возвышались к небу тисы и гигантские секвойи. В районах с более умеренным климатом уже в эоцене широко расселились хвойные, в частности сосны.

В конце третичного периода климат начинает меняться. В *миоцене* в Восточной и Центральной Европе можно было еще встретить пальмы, магнолии, коричневые лавры. Однако в *плиоцене* (по мере продолжавшегося похолодания) пальмы и другие теплолюбивые растения медленно отступали к югу. В Центральной Европе, в общем и целом, климат оставался теплым и влажным, как об этом свидетельствует значительное распространение здесь лиственных лесов. В них росли главным образом дубы, вязы, платаны, грабы, каштаны. В

северных районах в хвойных лесах доминировали сосны и тисы. Климат продолжал ухудшаться до самого конца третичного периода, поэтому некоторые теплолюбивые компоненты лиственных и хвойных лесов отступили из Центральной Европы далеко на юг или вообще вымерли.

Четвертичный, или антропогенный, период – самый короткий период в истории Земли – начался лишь около 2 млн. лет назад. Геологи подразделяют четвертичную систему на две эпохи: *плейстоцен* и *голоцен*, охватывающий последних 10 000 лет и поэтому нередко называемый современным временем.

От предыдущих геологических эпох антропоген отличается сильным похолоданием климата, наложившим свой отпечаток как на рельеф местности, так и на биологические формы. Процесс похолодания, начавшийся еще в конце третичного периода, продолжался в антропогене с повышенной интенсивностью. По мере понижения температуры на возвышенных местах образовывались снежники и ледники, не успевавшие растаять летом. Под собственной тяжестью они сползали с гор в долины, и со временем обширные зоны северного и южного полушария оказались подо льдом. В некоторые моменты ледяная кора покрывала свыше 45 млн. квадратных километров суши. В Европе оледенение доходило до Южной Англии, Голландии и Карпат, в Средней России до долин Дона и Днепра. В Северной Америке ледяные поля простирались до 40° северной широты, где ныне находятся города Сент-Луис и Филадельфия. Похолодание привело к образованию четко обособленных климатических зон, или поясов, проходящих через все континенты.

Хотя четвертичный период в целом и был более холодным, чем предшествующие геологические эпохи, тем не менее, и в нем периоды оледенения чередовались с межледниковыми периодами, когда льды отступали, и на земле временно воцарялся умеренный климат. В перерывах между оледенениями на большей части Европы устанавливался влажный и теплый климат, близкий к современному.

Климатические потрясения оказывали угнетающее влияние на флору и фауну северных континентов. Эти процессы продолжались десятки миллионов

лет, и при каждом отступании льдов леса возвращались на свои исходные территории. Соответственно колебаниям климата, фауна и флора мигрировали то на юг, то на север. В результате многие растения умеренного пояса, появившиеся в третичном периоде, были обречены на вымирание. Немало европейских и азиатских видов животных, прямо или косвенно зависящих от определенных типов растительности, были вынуждены разделить участь растений: эмигрировать в южные страны или погибнуть вместе с ними.

В эпоху оледенений к югу от наступающих льдов располагались три зоны растительности: тундра, степь и тайга. В тундре, прилегавшей к самому краю ледника, росли мхи и лишайники, а также полярная ива и карликовая береза. В тайге было много сосен, елей, с которыми сосуществовали березы, осины и другие лиственные породы. В степной зоне преобладали травы и низкие кустарники, реже встречались деревья (преимущественно ивы, березы и тополя). Эта зона была оттеснена наиболее глубоко на юг.

Флора межледниковых эпох носила в корне отличный характер. Неоднократные оледенения значительно опустошили европейскую флору, однако некоторым видам удалось выжить, отступив на юг, как это сделали лилии, розы, рододендроны. Растения, бывшие весьма распространенными в межледниковые времена, стали теперь крайне редкими в тех же местах и образуют одиночные реликтовые рощи. В наиболее теплые межледниковые эпохи большие территории покрывали широколиственные леса, в которых господствовали дуб, бук, липа, клен, ясень, граб, ольха, орех, боярышник.

Среди представителей фауны четвертичного периода наиболее распространенными были млекопитающие, среди которых выделялись своим положением хоботные. Самым распространенным из них был в конце плейстоцена холодолюбивый шерстистый мамонт. Он жил в тундре и был типичным представителем ледниковой фауны. Другими тяжеловесами плейстоцена были носороги. Шерстистые, или волосатые, носороги в периоды оледенения обитали в тундре по соседству с мамонтами.

Видное место среди млекопитающих четвертичного периода занимают лошади. Многочисленные подвиды дикой лошади населяли саванны. В относительно теплые межледниковые эпохи обосновывались даже гиппопотамы. Одним из самых замечательных жвачных парнокопытных начала четвертичного периода был огромный большерогий олень, рога которого имели размах до 3 метров. С конца плейстоцена существовал тур, вероятный предок современных домашних быков, вымерший только лишь в XVIII веке. В европейских прериях паслись первобытные зубры. В ледниковые эпохи в большом числе размножались овцебыки.

В плейстоцене Европу населяли многочисленные хищники. Самым типичным из них был медведь. Огромные пещерные медведи водились в Европе во время третьей ледниковой эпохи, но исчезли во время последней. В среднем и позднем плейстоцене Европу населял пещерный лев, по скелету очень напоминающий современного льва. Пещерный лев был заметно крупнее современного, он не имел ни гривы, ни кисточки на кончике хвоста; туловище его было более худощавым и вытянутым. Из других хищников, живших в Европе в ледниковые времена, можно привести гиену, волка, лису, енота и росомуху.

Еще более обильными были в плейстоцене грызуны. Их представляли лемминги, суслики, бобры.

Оледенение оказало огромное влияние на развитие жизни, но оно знаменательно прежде всего тем, что с ним совпадает по времени быстрая эволюция приматов и появление на сцене человека. Культура и жизнедеятельность человека сыграли в этот период столь важную роль, что вся четвертичная система обозначается также как антропоген – т. е. "век человека".

Для деления антропогена на части часто применяются понятия, заимствованные из археологии. Так, плейстоцен принято называть **палеолитом** (древним каменным веком), а голоцен разделяется на **мезолит** (средний каменный век) и **неолит** (новый каменный век). Следы технической и общественной деятельности человека (орудия труда, предметы одежды, остатки пищи или захоронения) для археологов выступают в том же качестве, что и окаменелости для

палеонтологов. Такие находки помогают определить уровень физического или культурного развития рассматриваемой популяции наших предков и могут послужить для расчленения четвертичных осадочных пород и сравнительно точного определения их возраста.

Эволюция приматов

Поскольку биологическая эволюция в рамках гипотезы биопозза рассматривает появление человека как отдельный этап, мы рассмотрим эволюцию приматов отдельно и достаточно подробно.

Отряд Приматы отделился от примитивных Насекомоядных (*Insectivora*) в конце мелового периода мезозойской эры (свыше 70 млн. лет назад). Первые

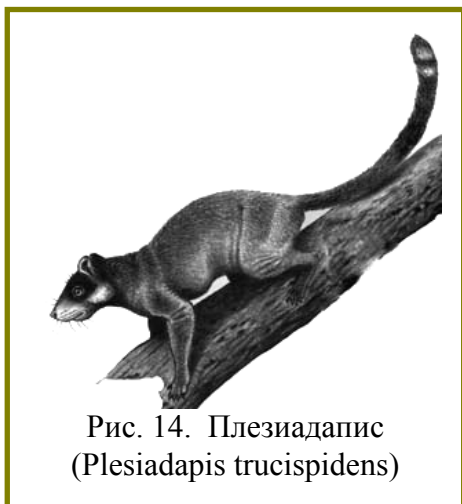
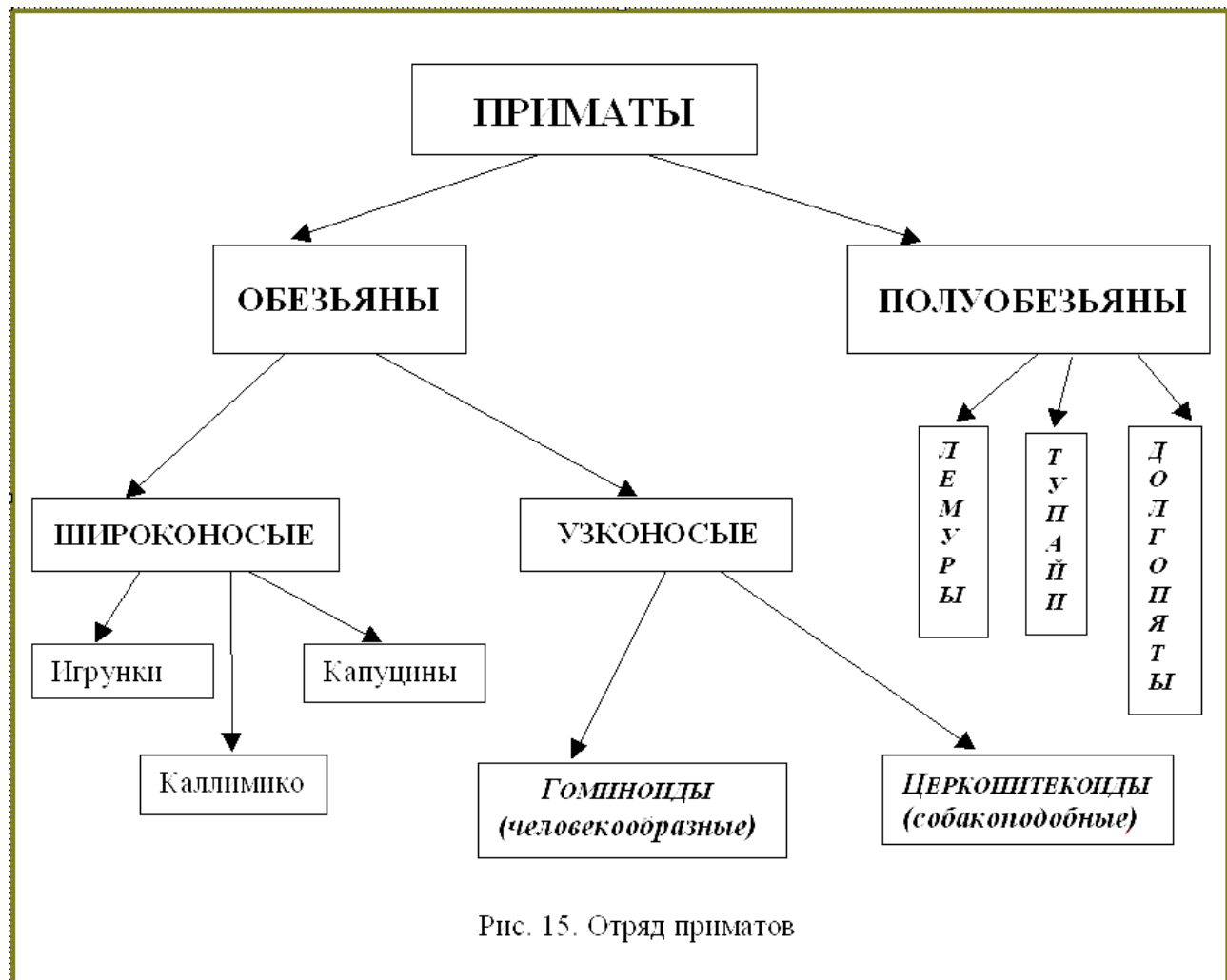


Рис. 14. Плезиадапис
(*Plesiadapis tricuspidens*)

приматы (*Primates*) известны с начала третичного периода; из плацентарных они обнаруживают наибольшее сходство с насекомоядными. Древние приматы (рис. 14 – одна из реконструкций [41]) походили на лемуров (*Prosimii*), они дали начало эволюционной линии обезьян (*Anthropoidea*). Полуобезьяны и Обезьяны разделились около 50 – 60 млн. лет назад

(рис.15). Широконосые обезьяны (Южная Америка) и Узконосые обезьяны (Африка и Азия) разделились около 35 – 40 млн. лет назад. Обезьяны делятся на три группы. Широконосые обезьяны, или обезьяны Нового Света (*Platyrrhina*, или *Ceboidea*), живущие в основном в Южной Америке, отделились от остальных приматов в эоцене. Они никак не могут похвалиться почетным званием "предков человека". Из среды узконосых обезьян, или обезьян Старого Света (*Catarrhina*, или *Cercopithecoidea*), вышли в свое время родоначальники третьей группы – *Hominoidea*. Эта ветвь отделилась от узконосых где-то в конце олигоцена. К этой группе относятся человекообразные обезьяны (*Pongidae*) и семейство людей (*Hominidae*). Кульминационным моментом развития приматов, продолжавшегося 65 млн. лет, было появление в четвертичном

периоде *Homo sapiens* – современного человека, о процессе эволюции которого мы поговорим в следующей главе.



Подробная эволюция приматов приводится в книге Л.Б. Вишняцкого "История одной случайности или происхождение человека".

В настоящее время антропологи выделяют четыре основных семейства гоминоидов: *Oreopithecidae*, *Pliopithecidae*, *Pongidae* и *Hominidae*.

Единственный известный представитель семейства *Oreopithecidae* – *Oreopithecus bamboli* – достигал размеров шимпанзе. Его остатки найдены в верхнем миоцене Тосканы (Италия). Новейшие данные показывают, что ореопитек представляет совершенно обособленную боковую ветвь гоминоидов, не находящуюся в близком родстве с остальными семействами.

Pliopithecus antiquus, представитель вымершего семейства *Pliopithecidae*, известен из миоцена Франции. Он был ростом с гиббона, но, несмотря на из-

вестное сходство с этой обезьяной, образует совершенно особую эволюционную ветвь, не предковую для гиббонов.

Pongidae разделяются на три подсемейства: *Dryopithecinae*, *Hylobatinae* и *Ponginae*. *Dryopithecinae* объединяют множество вымерших родов, оставивших после себя многочисленные фрагменты конечностей и зубы, реже более или менее полные черепа и крупные кости. Дриопитекины дали начало современным человекообразным обезьянам. Наиболее древний их представитель – *Propliopithecus* – происходит из среднего олигоцена Египта. Его сменил *Aegyptopithecus*, затем *Dryopithecus* и, наконец, плиоценовый и раннеплейстоценовый *Gigantopithecus* из Китая и Индии. Предков дриопитекин следует искать в конце первой половины третичного периода.

Дриопитекины получили свое название от *Dryopithecus foini*, открытого в среднем миоцене Франции. *Gigantopithecus* является крупнейшей известной до сих пор человекообразной обезьяной. Коронки его коренных зубов в шесть раз превышают по объему коронки зубов современного человека. Гигантопитеки обитали в степях и лесостепях и питались, по-видимому, растительной пищей. Вымерли эти обезьяны в плейстоцене.

Подсемейство *Hylobatinae* объединяет гиббонов – резко специализированных древесных обезьян, обитающих ныне в лесах Юго-Восточной Азии. Обезьяны отличаются небольшими размерами, вытянутой мордочкой и чрезвычайно удлинёнными руками.

Подсемейство *Ponginae* включает остальных человекообразных обезьян – орангутана, шимпанзе и горилл. Происходят они, по-видимому, от третичных дриопитекин.

Важнейшей и наиболее высокоорганизованной группой приматов является семейство людей (*Hominidae*), к которому принадлежит человек и его ближайшие предки. Для развития этого семейства понадобилось приблизительно 14 млн. лет, эволюция рода *Homo* продолжалась и того меньше – около 3 млн. лет. В настоящее время принято выделять среди *Hominidae* четыре рода: рама-

литеков (*Ramapithecus*), австралопитеков (*Australopithecus*), парантропов (*Paranthropus*) и человека (*Homo*).

Основные этапы эволюции гоминоидов

Примерно 23 – 25 млн. лет назад, на рубеже олигоцена и миоцена, от общего ствола Узконосых обезьян отделились Человекообразные обезьяны (Гоминоиды). Примерно 12 млн. лет назад Гоминоиды разделились на азиатских (современные гиббон и орангутан) и африканских (современные горилла и шимпанзе, у которых объем мозга не превышает 460 куб. см).

В миоцене гоминоиды были представлены множеством форм:

- проконсул – предковая форма гоминоидов; 12 – 22 млн. лет.
- плиопитек – примитивная самая распространенная европейская форма, считается предковой формой гиббона; 9 – 15 млн. лет;
- дриопитек – крупная европейская лесная форма, близкая шимпанзе и горилле; 9 – 12 млн. лет;
- сивапитек и рамапитек – потомки проконсулов, широко распространенные формы; 7 – 12 млн. лет;
- уранопитек – обнаружен в Греции, близок к дриопитеку и орангутангу; 10 млн. лет;
- гигантопитек – самый крупный гоминоид, предположительно рост достигал 3 м, вес 300 – 550 кг; 6 – 9 млн. лет;
- кенияпитек – крупный африканский гоминоид, сходные с рамапитеками; 12 – 14 млн. лет;

Ни одна из этих форм не является предком человека: это или тупиковые ветви, или предки современных Человекообразных обезьян.

Примерно 7 – 9 млн. лет назад (на границе плиоцена и миоцена) от африканских Человекообразных обезьян (гоминоидов) отделяется ветвь Гоминид (Людей).

Вопросы для самоконтроля:

1. На чем основана периодизация истории Земли? Какие этапы в ней выделяют?
2. Как образуются названия периодов геохронологической шкалы? Приведите примеры.
3. Используя геохронологические шкалы, дайте характеристику эр и периодов в истории Земли с биологической точки зрения.
4. Определите ключевые моменты в истории развития Земли. На чем основан ваш выбор?
5. Какие факторы стали решающими в развитии жизни на Земле?
6. Как влияло изменение климата на биологическую эволюцию?
7. Проанализируйте животный и растительный мир различных периодов. В чем вы находите различия? Какими факторами можно объяснить эти различия?
8. Как происходила эволюция приматов?
9. Какие процессы лежат в основе эволюции гоминоидов?

6. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

Спорить о происхождении человека можно много и долго. Нужно только подобрать убедительные аргументы. Но мы не будем спорить. Мы просто рассмотрим те версии, которые уже полностью сформировались к настоящему моменту. Все остальные идеи, коих множество, мы рассмотрим позднее, когда будем говорить о проблемах современного естествознания – в последнем томе нашего учебного пособия.

Так же как и при решении вопроса о происхождении жизни, в вопросе о происхождении человека выделяют несколько направлений. Креационизм рассматривает этот процесс, как акт божественного творения, в котором человек был создан Творцом по образу и подобию своему. Версия, безусловно, приятная, но, на сегодняшний день, – бездоказательная. Гипотеза стационарного состояния подразумевает, что человек, как и весь животный и растительный мир Земли, всегда существовал на планете. Имеется еще гипотеза панспермии, которая применительно к поставленному вопросу позволяет предположить, что человек – потомок представителей инопланетной цивилизации. В научно-фантастических произведениях 50 – 70 гг. XX в. развитие этой версии представлено весьма широко и убедительно. Вот только выводы напрашиваются немного обидные: либо человечество Земли – "кукушкины дети", либо мы чем-то так обидели своих "космических родителей", что они про нас забыли всерьез и надолго.

Материалистический взгляд на проблему происхождения человека складывается уже в Древней Греции, гениально опережая свое время на пару тысячелетий. В трудах древнегреческих и древнеримских философов встречаются предположения о том, что жизнь первых людей была очень тяжелой, а основное занятие заключалось в поиске пищи. Красочное изображение такой жизни приводит Тит Лукреций Кар в своей поэме "О природе вещей". Категорически не согласный с божественным происхождением человека, Л. Кар описывает пер-

вобытных людей грубыми, не знающими одежды, жилища, огня [32]. Люди эти похожи на диких зверей, и живут тем, что дает им природа:

*"Твердой рукою никто не работал изогнутым плугом,
И не умели тогда ни возделывать поле железом,
Ни насаждать молодые ростки, ни с деревьев высоких
Острым серпом отрезать отсыхавшие старые ветки"*

(Лукреций "О природе вещей", V, 933)

Развитие материальной культуры привело к развитию человека. Главным в этом процессе Лукреций Кар считает умение обращаться с огнем. Философ анализирует весь процесс эволюции человека, изменение орудий его труда, взаимоотношений, развитие промышленности, искусств, образование государства. Основой прогресса Лукреций Кар считает нужду, накопленный опыт и разум.

К сожалению, ряд гениальных догадок в периоды древности и средневековья не дал никаких обоснованных заключений о происхождении человека. Накопление же антропологических и этнографических данных началось только в эпоху Великих географических открытий, которая приходится на конец XV – XVII вв.

Народы, живущие на открываемых в то время территориях, находились на разных ступенях общественного развития, имели различный облик, нравственные нормы, традиции. Казалось, все это должно было привести более развитых европейцев к мысли о том, что существует ряд этапов развития, которые так или иначе должны пройти все народы. Но общая идея развития еще не сформировалась: в общественном сознании не появилась еще мысль о том, что естественное развитие природных и общественных форм происходит от простого к сложному, от низшего к высшему.

Такая идея сформируется только в XVIII в. на основе анализа социально-экономических процессов и достижений естествознания. Но пройдет еще почти сто лет, прежде чем на основании огромного фактического материала и собственных размышлений Ч. Дарвин опубликует "Происхождение человека и поло-

вой отбор" (1871 г.), положив тем самым начало материалистической идее о животном происхождении человека, а Ф. Энгельс попытается объяснить, какие связи и отношения существовали между отдельными индивидами, превращая их совокупность в общество. Будет выдвинуто предположения о том, что труд – не только средство преобразования окружающей среды и удовлетворения потребностей, труд – это средство изменения самого человека.

Но, несмотря на усилия огромного числа исследователей, мы до сих пор не знаем всех деталей процесса эволюции от биологического к социальному, хотя современная наука уже создала достаточно стройную картину общего процесса эволюции человека.

Процесс происхождения человека носит название **антропогенез**, а наука, изучающая происхождение и эволюцию человека, называется **антропологией**.

Близость человека к обезьянам бросалась в глаза даже первобытным людям, у многих племен Африки и Южной Азии имелись предания о происхождении людей от обезьян. А самых близких к нам обезьян – шимпанзе, гориллу и орангутанга – вообще называли не обезьянами, а "лесными людьми" ("орангутан" – малайское "лесной человек").

Впервые на связь человека с приматами указал К. Линней: он рассматривал человека как биологический вид *Homo sapiens*. Ч. Дарвин в своей работе "Происхождение человека и половой отбор" показал, что наши анатомические, физиологические, онтогенетические и поведенческие характеристики весьма сходны с таковыми у приматов. Дарвин установил, что происхождение человека как биологического вида подчиняется тем же закономерностям, что и происхождение других биологических видов.

С точки зрения современной систематики, человек относится к роду Человек (*Homo*), семейству Люди (*Hominidae*), надсемейству Человекообразные обезьяны (*Hominoidea*), инфраотряду Узконосые обезьяны (*Catarrhini*), подотряду Обезьяны (*Anthropoidea*), отряду Приматы (*Primates*).

По альтернативным классификациям, род *Homo* входит в семейство *Pongidae* (человек объединяется вместе с африканскими человекообразными

обезьянами – гориллой и шимпанзе), а вместо подотряда Обезьяны рассматривается подотряд *Haplorhini*, включающий всех обезьян и долгопятов.

Считается, что наиболее близко человеку семейство *Pongidae* (человекообразные обезьяны) – африканские шимпанзе, карликовый шимпанзе бонобо и горилла, а также орангутан, ныне живущий на островах Индонезии, но раньше обитавший и в Южном Китае, а, возможно, и в Индии. Как и человек, они отличаются высоким развитием головного мозга (но масса его в 2 – 3 раза меньше, чем у человека). Хотя они могут слезать с деревьев и ходить по земле (горилла вообще большую часть жизни проводит на земле), к продолжительному хождению на задних ногах они не способны. По морфологическим признакам наибольшее от человека отличие имеет орангутан. Горилла, шимпанзе бонобо гораздо ближе к нам. Вот почему Ч. Дарвин предполагал, что человек произошел на африканском континенте от общего с африканскими высшими обезьянами предка.

Последние генетические исследования показывают [36], что самая маленькая генетическая дистанция наблюдается между человеком и шимпанзе (она даже меньше, чем между шимпанзе и гориллой), но при этом орангутанг от гориллы и шимпанзе отстоит дальше, чем последние – от человека. Таким образом, напрашивается вывод о необходимости изменений в систематике.

Человеку присущи все черты строения и физиологии, характерные для данных таксономических групп. Наиболее наглядно родство человека и животных выявляется при сравнении их эмбрионального развития. На его ранних этапах зародыш человека трудно отличить от зародышей других позвоночных животных. Родство человека и животных подтверждается также существованием у него рудиментов (например, аппендикс, рудимент третьего века, зубы мудрости, копчик, некоторые ушные мышцы и т.д.); и периодическим проявлением атавизмов (хвост, сплошной волосяной покров и т.п.). Существенны черты физиологического сходства: общие группы крови, болезни (туберкулез, грипп, холера, воспаление легких) и др. У человека и антропоидов обнаружено поразительное сходство хромосомного аппарата.

Вместе с тем, у человека есть ряд биологических особенностей, которые являются результатом его биологической эволюции. Это – особенности строения опорно-двигательного аппарата, связанные с прямохождением. Вертикальное положение туловища у человека обусловило ряд изменений в строении скелета, особенно позвоночника, таза, кисти, мускулатуры, в расположении внутренних органов и т.д.; развитие головного мозга, хорошо развитый и противопоставленный большой палец руки (благодаря чему кисть человека способна к разнообразным точным движениям), подбородочный выступ и т.д. Различия антропоидов и человека наблюдаются также в строении черепа и мозга. У человека мозговая часть черепа преобладает над лицевой, тогда как у обезьян – наоборот – сильнее развита лицевая часть, особенно челюсти. Мозг человека в 2 – 2,5 раза больше мозга человекообразных обезьян. Только человек обладает членораздельной речью.

Между человеком и человекообразными обезьянами отмечаются различия не только в строении органов, но и глубокие качественные различия в поведении и образе жизни. Основным, наиболее важным отличительным признаком человека от животных является способность изготавливать орудия труда. Труд явился важнейшим фактором формирования человеческого сознания. "Труд, – писал Ф. Энгельс, – первое основное условие всей человеческой жизни, и притом в такой степени, что мы в известном смысле должны сказать: труд создал самого человека". В процессе эволюции человека – антропогенезе – социальные закономерности приобретают все большее значение. Параллельно с образованием нового биологического вида шло формирование человеческого общества. Поэтому происхождение человека и общества представляет собой единый процесс – *антропосоциогенез*.

Предпосылки антропогенеза

Становление человека как социального существа не могло осуществиться без определенных биологических предпосылок, которые существовали уже у отдаленных предков человека – древних приматов. Приматы – относительно крупные организмы и, как следствие, имеют крупный головной мозг (сотни кубических сантиметров).

На ранних этапах эволюции приматов наши отдаленные предки жили на деревьях. В связи с древесно-лазающим образом жизни они имели бинокулярное цветовое зрение и хватательные конечности. Однако непосредственными предками гоминид были наземные двуногие обезьяны. Переход к наземному образу жизни осуществился задолго до появления первых гоминид.

Переход к прямохождению, освободившему руку от участия в передвижении тела, – лишь одно и далеко не единственное условие превращения нашего далекого предка в человека. Не менее важным был и стадный образ жизни, при котором слабость одной особи компенсировалась усилиями совместно обороняющегося стада, а опыт, приобретенный индивидуумом, быстро становился достоянием других членов стада. Это создавало предпосылки для возникновения общества. Высокий уровень развития мозга и психики, использование различных предметов в качестве орудий для охоты и защиты от врагов стали главнейшими предпосылками очеловечивания, основой для развития мышления и трудовой деятельности. Естественный отбор обеспечивал выживание особей и групп, обладавших способностью к трудовой деятельности.

Факторы антропогенеза

Эволюция человека, в отличие от эволюции других групп организмов, шла по пути совершенствования и развития мозга, что привело к формированию сознания, мышления, речи. Движущими силами эволюции человека стали как *биологические* (мутационный процесс, естественный отбор и др.), так и *социальные* факторы (трудовая деятельность, осуществлявшаяся коллективно, становление общественных отношений). Важную роль в эволюции человека сыграли также *абиотические* факторы: геологический и климатический фон, физико-химические параметры окружающей среды.

Естественный отбор играл большую роль на ранних стадиях развития человека, но создание им искусственной среды существования и возникновение общества привели сначала к снижению, а затем и полной утрате значения есте-

ственного отбора как фактора антропогенеза, что, в свою очередь, прекратило биологическую эволюцию человека.

Стадный образ жизни также имел большое значение для антропогенеза. Создавалась среда, в которой должны были происходить передача опыта, обучение, выполнение определенных функций отдельными представителями общества. Потребность в передаче информации и координации деятельности отдельных особей стада привела к **возникновению речи** и развитию языка.

Трудовая деятельность, речь, стадный образ жизни привели человека к наращиванию массы мозга, особенно больших полушарий и коры головного мозга – материального субстрата для высшей нервной деятельности. Развитие мозга повысило способность к обучению и оказало влияние на трудовую деятельность.

В процессе формирования вида "Человек разумный" имели место две революции: неолитическая и научно-техническая.

Неолитическая революция

Термин "неолитическая революция" введен Г. Чайльдом и охватывает период X – III вв. до н.э. Под неолитической революцией понимают переход от охоты и собирательства к таким принципиально новым видам деятельности как земледелие и скотоводство. Этот процесс сопровождается повышением плотности и численности населения. Основным итогом неолитической революции стало появление сельского хозяйства. Расширение земельных угодий привело к выжиганию лесов, а, в конечном итоге, – к опустыниванию обширных территорий. Сокращение площади лесов сопровождалось, в свою очередь, понижением уровня рек и грунтовых вод. Одомашнивание приводит к резкому увеличению численности домашних животных и вытеснению их диких аналогов из привычных зон обитания. Вокруг человеческих поселений, где хранится большое количество продуктовых запасов, возрастает количество синантропных животных – диких животных, использующих плоды жизнедеятельности человека – крыс, мышей и т.п. Эти животные являются переносчиками ряда опаснейших болез-

ней, в том числе, – чумы. Таким образом еще одним последствием неолитической революции становятся пандемии чумы. Подробно проблема неолитической революции и ее экологических последствий рассматривается в работе Н.Н. Воронцова [35].

Этапы антропогенеза

Предшественники человека

Прародина человека – Африка. Человек и приматы происходят от общего предка – небольшого млекопитающего, походившего на крысу. Первые приматы появились в конце мелового периода около 70 млн. лет назад. Современные человекообразные обезьяны не являются предками человека, но происходят от общих с ним, уже вымерших предков – наземных человекообразных обезьян – дриопитеков (от греч. dres – дерево + pithekos – обезьяна). Они появились 17 – 18 млн. лет назад и вымерли около 8 млн. лет назад.

Возможно, дальним предком человека был рамапитек (Рама – герой индийского эпоса). О его существовании стало известно по найденным в Сиваликских горах в Индии нескольким зубам и фрагментам челюсти. Предполагается, что рамапитеки появились 14 млн. лет назад и вымерли около 9 млн. лет назад. Рамапитеки были гораздо меньше современного человека, их рост не превышал 110 см, но, в отличие от человекообразных обезьян, они передвигались в вертикальном положении на двух ногах. Остатки их скелетов позволяют отнести их к той же эволюционной линии, по которой развивался и человек.

В 1924 г. в Африке на территории ЮАР английский анатом Р. Дарт нашел череп шестилетнего детеныша обезьяны, для которой он позднее и предложил термин австралопитек (от лат. australis – южный). После этой находки в большом количестве были найдены останки австралопитеков не только в Южной, но и в Центральной Африке. Обитали они на открытых пространствах, сходных с современной саванной, были способны к прямохождению. Строение хорошо развитого большого пальца кисти говорит о том, что передние конечности этих приматов совершенствовались как хватательный орган, способный к

манипулированию различными предметами: камнями, костями, палками. Со временем некоторые группы австралопитеков постепенно стали переходить от использования различных естественных предметов в качестве орудий к изготовлению орудий труда. Масса их, по вычислениям ученых, была 36 – 55 кг, рост доходил до 120 см, а объем мозга составлял 550 – 650 см³. Наиболее древняя находка австралопитека, у озера Рудольф в Кении, имеет возраст 5,5 млн. лет.

К прогрессивным австралопитекам относят Человека умелого (*Homo habilis*), который имел объем мозга 650 – 750 см³, рост 100 – 150 см, зубы человеческого типа, строение его стопы напоминало современную. Эти существа ходили на двух ногах вертикально, умели изготавливать каменные орудия и добывали пропитание охотой на птиц, грызунов, а также рыбной ловлей. По всей вероятности, они еще не знали огня, но вполне возможно, что они сооружали из камней примитивные укрытия от ветра. Человек умелый был способен к совместному труду и групповой защите. Впервые остатки скелета этого австралопитека были обнаружены в 1962 г. в вулканическом ущелье Олдувай в Танзании (Центральная Африка) англичанами М. Лики и Л. Лики. Возраст олдовэйских находок оценивается в 2 млн. лет.

Австралопитеки, населявшие Африку 1,5 – 5,5 млн. лет назад, были связующим звеном между животным миром и первыми людьми.

Древнейшие люди (архантропы)

Древнейшие люди (питекантропы, синантропы) имели объем мозга 700 – 1200 см³, при такой массе мозга становится возможным овладение речью (появляется примитивная речь в виде выкриков). Архантропы могли изготавливать хорошо выделанные орудия труда из камня, поддерживать и использовать огонь, вести общественный образ жизни. Расселение древнейших людей по земному шару привело к образованию отдельных изолированных форм: питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек, атлантроп, олдовайский питекантроп и телантроп. У ранних архантропов сохранялись примитивные обезья-

ные признаки, у поздних – появлялось больше человеческих черт, хотя сохранялся мощно развитый надбровный валик и отсутствовал настоящий подбородочный выступ.

Наряду с добыванием растительной пищи большую роль у архантропов играла охота, о чем свидетельствуют находки в местах жизни древнейших людей костей мелких грызунов, оленей, медведей, диких лошадей, буйволов.

Первый питекантроп, или человек прямоходящий (*Homo erectus*), был обнаружен голландским исследователем Э. Дюбуа в 1891 г. на острове Ява. Дюбуа сделал открытие, которое было оценено учеными как важнейшее доказательство правильности теории происхождения человека от высших обезьян. В XX в. на Яве были найдены еще несколько питекантропов; в Китае обнаружены близкие к ним синантропы (от лат. «Сина» – Китай); в Европе – останки гейдельбергского человека (от германского города Гейдельберга) и т.д. В пещере Чжоу-Гоу-Дянь близ Пекина, где найдены останки синантропов и их многочисленные каменные орудия, обнаружены и следы костров (угли, зола, обожженные камни). Умение пользоваться огнем было огромным завоеванием человека. Оно позволило сделать пищу лучше усваиваемой, способствовало защите от врагов и холода, расширению ареала древнейших людей.

Все они представляют собой различные географические варианты человека прямоходящего, существовавшего приблизительно от 1,6 млн. до 200 тыс. лет назад. Естественный отбор сохранял именно те группы древнейших людей, у которых быстрее и лучше развивались мышление, речь, трудовая деятельность. Практически все эти ветви оказались тупиковыми.

Древние люди (палеоантропы)

Примерно 400 – 500 тыс. лет назад формируется вид Человек разумный (*Homo sapiens*), один из подвидов которого – неандерталец (*Homo sapiens neandertalensis*). Первый череп человека этого вида был найден в 1848 г. в Гибралтаре, но находка осталась незамеченной. В 1856 г. в долине р. Неандр (Германия) был найден второй череп.

Ареал древних людей, как показывают находки в Африке, Азии и Европе, был достаточно велик. В находках часто встречаются каменные орудия, следы костров, кости убитых животных.

Неандертальцы жили в ледниковую эпоху от 200 до 30 тыс. лет назад. Широкое распространение древних людей не только в областях с теплым благоприятным климатом, но и в суровых условиях подвергшейся обледенению Европы свидетельствует об их значительном по сравнению с древнейшими людьми прогрессе. Древние люди умели не только поддерживать, но и добывать огонь.

По сравнению с древнейшими людьми они представляли собой более прогрессивный тип человека. Древние люди имели объем мозга до 1500 см³, рост 160 см, у них появились подбородочный выступ, пока еще слабо развитый, и крупные зубы. Особое развитие получили отделы мозга, связанные с логическим мышлением. Палеоантропы уже умели добывать огонь, изготавливали разнообразные орудия труда из камня, они создали так называемую культуру скребел и наконечников. У древних людей отмечается возникновение элементарных социальных взаимоотношений, для них была характерна коллективная деятельность, продвинутая речь в виде лепета, забота о близких, они хоронили своих близких и украшали могилы.

Современные люди (неоантропы)

В эпоху максимальных оледенений (60 – 200 тыс. лет назад) формируется непосредственный предок современного человека – кроманьонец (*Homo sapiens sapiens fossilis*). Останки ископаемых людей этого типа обнаружены в Европе, Азии, Африке и Австралии. В 1868 г. в гроте Кро-Маньон во Франции было обнаружено сразу несколько скелетов. По месту находки ископаемых людей современного типа называют кроманьонцами. Главным преимуществом кроманьонца перед неандертальцем был переход от первобытного стада к семье и родоплеменной организации. Примерно 50 – 40 тысяч лет назад неандертальцы вы-

мирают, а человек современного типа (*Homo sapiens sapiens*) заселяет все материки Земли.

Ископаемые люди современного типа обладали всем комплексом основных физических особенностей, которые имеются и у наших современников. Новые люди (кроманьонец, современный человек) имели объем мозга около 1400 см³, мозговой череп преобладал над лицевым, подбородочный выступ был хорошо развит.

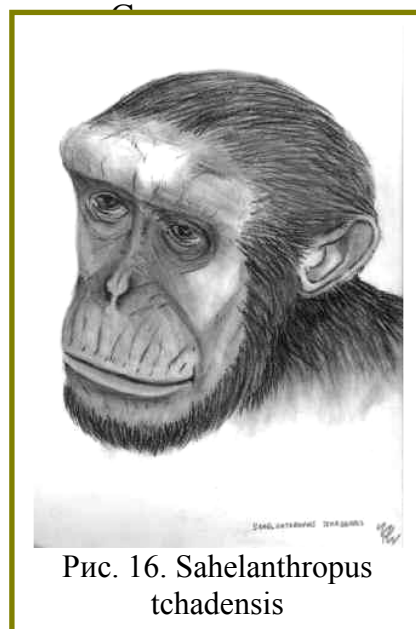
Неоантропы изготавливали сложные орудия труда, у них была развита настоящая речь, абстрактное мышление, интеллект. Изучение орудий труда кроманьонцев показывает, что уже в то время человек умел сшивать шкуры животных и изготавливать из них одежду, жилье. Все это сделало человека менее зависимым от климатических условий. Именно поэтому люди начинают осваивать ранее недоступные для них районы земного шара, переносить неблагоприятные условия окружающей среды. На этом этапе произошло еще одно крупное событие в жизни людей – возникло искусство. Совершенствование производственной деятельности, развитие сельского хозяйства, техники, науки, искусства (строились примитивные жилища, новые люди начали приручать животных, создавали рисунки на стенах пещер, носили одежду) привели к возникновению человеческого общества. На этом закончилась биологическая эволюция вида Человек разумный.

Хронологическая последовательность родов семейства гоминид

Мы рассмотрели основные этапы эволюции человека, а теперь попытаемся выстроить хронологическую последовательность для семейства гоминид. Эта последовательность будет носить временный характер, так как ежегодно совершаются новые открытия в области антропологии и палеонтологии, и генетика не стоит на месте. И, может быть, уже завтра человечество будет твердо уверено, что его генеалогическое древо прорисовано полностью и все предки известны. Но может случиться и так, что это никогда не произойдет.

В предлагаемой последовательности приведены названия гоминид, их "возраст" – то время, когда они населяли планету, время и место обнаружения останков и некоторые известные характеристики. Большинство открытий совершено на рубеже XX – XXI вв., так как до середины 90-х гг. XX в. древнейшими гоминидами считались австралопитеки. Не стоит забывать, что отнесение тех или иных гоминид к определенному виду весьма условно, так как биологический вид характеризуется такой особенностью, как репродуктивная изоляция, а установить эту особенность на основании ископаемых останков, к сожалению, невозможно.

Для иллюстрации хронологической последовательности родов гоминид использованы материалы сайта "Проблемы эволюции" [37].



около 350 см³.

Приблизительно такого же возраста и другой оррорин тугенсис (место нахождения – Кения, 200 тельно, был прямоходящим. Объем мозга не устано останки – фрагменты бедренной и плечевой костей,

Следующим на хронологической шкале гоминид представленный двумя видами: ардипитек кадабба питек рамидус (4,4 млн. лет). Оба вида обнаружен гг.

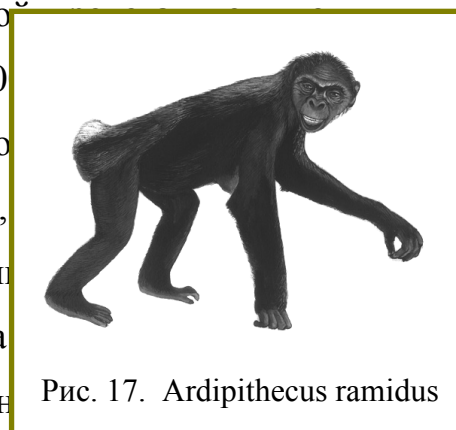




Рис. 18. *Australopithecus anamensis*

Далее следуют австралопитеки, долгое время считавшиеся самыми древними представителями гоминид и предками парантропов и людей. Но ряд современных исследователей считает австралопитеков тупиковой ветвью на древе эволюции человека. По самым точным данным род австралопитеков появился 4,17 – 4,12 млн. лет назад. Самый ранний вид (рис.18) – австралопитек озерный (*anamensis*) – обнаружен в 1994 – 1997 гг. в Кении

и считается переходной формой между ардипитеком рамидусом и австралопитеком афарским (прямоходящие, объем мозга 430 см³), рис. 19. Следующим видом был австралопитек африканский (около 3 млн. лет), обладающий более прогрессивными чертами по сравнению с предшественниками и объемом мозга около 515 см³. Такой объем мозга является максимальным для австралопитеков, и, на основании проведенных исследований, считается что

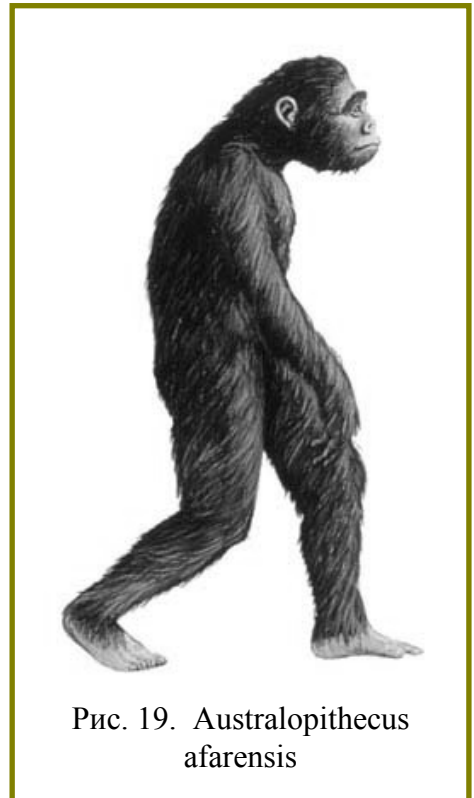


Рис. 19. *Australopithecus afarensis*

этот вид ближе всех к роду *Homo*. В 1997 г. был обнаружен еще один вид –



Рис. 20. *Paranthropus boisei*

австралопитек *garhi* (удивительный; сюрприз) – возраст 2,5 млн. лет, с объемом мозга 450 см³. Этот вид предлагается некоторыми исследователями на роль предка человека умелого (*Homo habilis*). Внутри австралопитеков

выделяют ветвь парантропов, к которой относятся парантроп робустный

(рис.20) и человек умелый, жившие несколько позднее. Парантроп робустный (2,0 – 1,5 млн. лет) имел объем мозга 520 см^3 , умел изготавливать примитивные костяные орудия и был всеядным.

В 2001 г. (Кения) обнаружен еще один представитель, выделенный в род кениантропов, обладатель самого плоского из парантропов лица. Это *Kenyanthropus platyops* – кенийский плосколицый человек (рис.21). Его возраст оценивается в 3,5 млн. лет, объем мозга не более, чем у шимпанзе.



Рис. 21. *Kenyanthropus platyops*

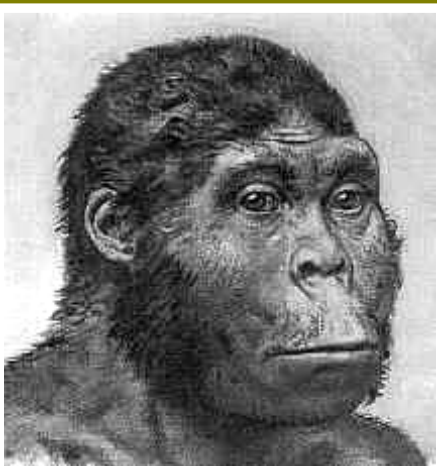


Рис. 22. *Homo habilis*

относятся в роду Номо. Первым из

них, с большими оговорками, считается человек умелый (рис.22). Человек умелый (2,4 – 1,5 млн. лет) уже делал каменные орудия, объем его мозга колебался в пределах от 500 до 800 см^3 . Для этого представителя гоминид характерны рост 150 см, вес около 45 кг.

Следующим – человек рудольфский (1,8 млн. лет), с объемом черепа 775 см^3 и плоским лицом (рис.23), благодаря которому предполагают его родство с кениантропами и отводят роль предка все последующих Номо. Самая древняя за пределами Африки находка гоминид (рис.24) сделана в 2001 г. в Грузии – *Homo georgicus* (1,8 млн. лет), с объемом мозга около 680 см^3 , который рассматривается как переходная форма между человеком умелым и наиболее ранней формой человека прямоходящего – *Homo ergaster*.



Рис. 23. *Homo rudolfensis*

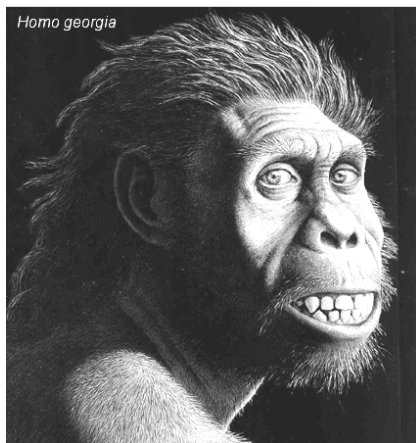


Рис. 24. Homo georgicus

итель рода Номо – че
умел использовать о
реблял животную пищу
о увеличение роста. С
(рис.25) – жил 1,8 – 1,
млн. лет назад появляю
объемом мозга 900 см³
м³. Представители это

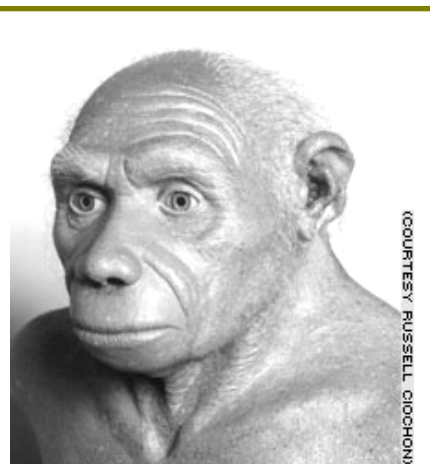


Рис. 25. Homo erectus



Рис. 26. Homo erectus

уникальное оружие – обоюдоострое рубило, питались
вали себе подобными. Долгое время считалось, что д
300 тыс. лет назад, но находки последних лет говорят
Номо erectus (рис.26) застали на Земле человека разум

Самыми древними находками в Европе яв
antecessor (объем мозга 1000 см³), которого рассматр
люции африканской ветви человека прямоходящего (р
составляет 800 тыс. лет. Считается, что представители
ми охотниками на крупную дичь и, возможно, канн

Номо antecessor (человека предшествующего) с неандертальцем и сапиенсом
стала причиной многих предположений о месте этого вида в истории эволюции
человека.

Все переходные формы между Номо erectus и



Рис. 27. Homo antecessor

час относить к виду Но
гейдельбергский), жив
назад (рис.28). Генетич
родство гельдейберге
дерталяца.

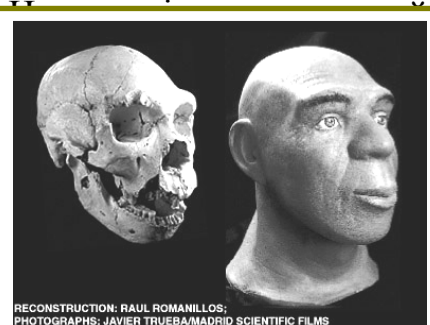
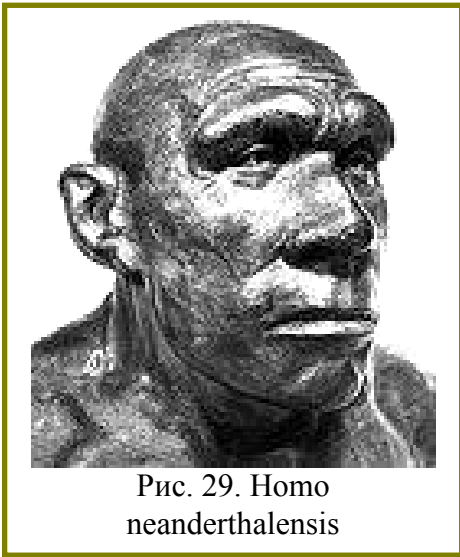


Рис. 28. Homo heidelbergensis

И, наконец, последний перед человеком разумным вид, – *Homo neanderthalensis* (рис.29), населял 200 – 28 тыс. лет назад Европу и Западную



Азию. Большинство антропологов, базируясь на анализе ДНК и сравнительном анализе черепа и скелета, считают *Homo neanderthalensis* и *Homo sapiens* разными видами, хотя еще 50 лет назад они считались представителями одного вида.

Первые представители вида *Homo sapiens* обнаружены в Африке и имеют возраст около 195 тыс. лет. Гораздо позже они появляются в Азии – 90 тыс. лет назад, в Австралии – 50 тыс.

лет назад и, наконец, в Европе – около 40 тыс. лет назад.

Роль абиотических и биологических факторов в эволюции человека

На формирование человека (как и любого биологического вида) большое влияние оказали географические, климатические и экологические факторы.

В течение кайнозойской эры формируется современный облик Земли.

В начале миоцена (≈ 25 млн. лет назад) климат в Африке был теплым и влажным. Весь Африканский континент был покрыт влажными вечнозелеными лесами. В этих условиях существовали популяции разных видов человекообразных обезьян (гоминоидов) с высокой численностью. Ведущим эволюционным фактором в таких условиях является стабилизирующий отбор.

В конце миоцена ($\approx 7-10$ млн. лет назад) климат становится более сухим и холодным, начинается фрагментация лесов. Мегапопуляции гоминоидов распадаются на множество изолированных популяций. Усиливается значение элементарных эволюционных факторов. Начинается внутривидовая дивергенция.

В течение плиоцена ($\approx 2 - 7$ млн. лет назад) нарастает экологическая нестабильность. Усиливается значение изоляции и популяционных волн.

2 млн. лет назад начинается эпоха плейстоценовых оледенений, которые достигли максимума примерно 200 тыс. лет назад. Популяции древних людей распадаются на микропопуляции (семьи). Усиливается роль полового отбора, родственного отбора. Завершаются процессы видообразования, связанные с вымиранием неконкурентоспособных видов и внутривидовых группировок.

Из множества видов гоминид остается только один – Человек разумный.

Роль социальных факторов в эволюции человека

В условиях максимальных плейстоценовых оледенений сверхмалые популяции превратились в семьи. *Семья* – внутривидовая группировка, в которой все особи связаны непосредственным родством. В дальнейшем семья стала элементарной биосоциальной ячейкой общества.

Системы семей, связанные родственными (генетическими) связями, образовывали роды и племена с высоким уровнем иерархии (соподчинения). В условиях коллективного труда и распределения пищи и предметов материальной культуры это способствовало возникновению общества. Биологическая роль общества заключается в том, что создавались новые формы борьбы за существование. Ведущим способом борьбы за существование становился коллективный труд с использованием орудий труда.

В течение каменного века (палеолита) в разных частях Старого Света создавались разнообразные технологии и культуры. Примерно 10 тыс. лет назад каменный век сменяется веком металлов – бронзы, а затем и железа. В обществе создаются принципиально новые условия для фенотипического проявления признаков (например, стало возможным проявление изобразительных, музыкальных, математических и иных способностей).

В обществе естественный отбор приобретает специфические черты. К ведущим формам отбора у человека относятся:

- стабилизирующий отбор;
- движущий отбор на стрессоустойчивость;
- движущий отбор на уменьшение агрессивности;

- половой отбор;
- родственный отбор.

Происхождение рас

Расы – это крупные внутривидовые группировки в пределах современного человечества, которые различаются по ряду наследственно обусловленных признаков. Эти признаки могут иметь адаптивное значение. Изучением рас занимается специальный раздел антропологии – *расоведение*.

Выделяют разное число больших рас.

- **двухрасовая** система: евро-негроидная и монголоидная.
- **трехрасовая**: европеоидная, монголоидная (азиатско-американская) и негроидная (экваториальная, или негро-австралоидная).
- **пятирасовая**: европеоидная, негроидная, монголоидная, австралоидная, американская.
- **многорасовые** системы – включают десятки рас.

В целом, расы сформировались в эпоху позднего палеолита (30 – 40 тыс. лет назад), однако их дифференцировка продолжалась вплоть до неолита (10 тысяч лет назад). Происхождение рас связано с расселением человечества по всей Земле. Признаки рас характеризуют не отдельного человека, а целую общность, обычно связанную с определенным районом обитания.

Европеоиды – люди, как правило, с прямыми или волнистыми, часто светлыми волосами, со светлой кожей. Борода и усы у них обычно сильно растут, лицо узкое, с выступающим носом (т. е. профилированное), ширина носа невелика, ноздри параллельны друг другу. Глаза расположены горизонтально, складка верхнего века отсутствует или развита слабо, челюстная часть лица не выступает вперед, губы обычно тонкие. Сейчас европеоиды обитают на всех материках, но сформировались они в Европе и Передней Азии.

Монголоиды имеют чаще всего жесткие, прямые и темные волосы. Кожа у них темнее, с желтоватым оттенком, борода и усы растут слабее, чем у европеоидов. Лицо широкое, уплощенное, скулы сильно выступают, нос, наоборот,

уплощен, ноздри расположены под углом друг к другу. Очень характерны глаза: они часто узкие, внешний угол глаз чуть выше внутреннего (раскосость). Верхнее веко у типичных монголоидов закрыто кожной складкой, порой до самых ресниц, имеется эпикантус (складка во внутреннем крае глаза, прикрывающая слезный бугорок). Губы средние по толщине. Эта раса преобладает в Азии.

Негроиды – люди с курчавыми черными волосами, с очень темной кожей и карими глазами. Борода и усы, как и у монголоидов, растут слабо. Лицо узкое и низкое, нос широкий. Глаза широко открытые, складка верхнего века развита слабо, эпикантус у взрослых обычно отсутствует. Характерно также выступание челюстной части лица. Губы обычно толстые, нередко вздутые. Классические негроиды живут в Африке. Схожие люди встречаются по всему экваториальному поясу Старого Света.

Однако не все группы человечества можно разделить по трем основным расам. В первую очередь выпадают американские индейцы. По традиции их часто относят к монголоидам. Но эпикантус у взрослых индейцев редок, а лицо с орлиным выступающим носом профилировано так же, как у европеоидов. Вот почему выделяют отдельную расу **америндов**. То же можно сказать об обитателях Австралии и близлежащих островов. Они темнокожи, но волосы у типичных австралийских аборигенов не курчавые, а волнистые, борода и усы растут обильно, а по строению зубов, составу крови, пальцевым узорам они оказываются ближе к монголоидам.

По-видимому, по крайней мере, три основных расы возникли очень давно. Об этом свидетельствуют находки в Африке черепов негроидного типа, в Азии – монголоидного. Европейские кроманьонцы, в свою очередь, были европеоидами. По данным последних исследований общий предок всех рас жил около 90–92 тыс. лет назад.

Существует множество теорий происхождения рас.

Теория моноцентризма – современный человек сформировался в Передней Азии, затем расселился по разным эколого-географическим зонам, и под

воздействием естественного отбора сформировались расовые адаптивные признаки.

Теория широкого моноцентризма – человек как биосоциальное существо сформировался в Передней Азии, затем проник в другие регионы, где скрещивался с местными популяциями приматов (изначально обладавшими адаптивными расовыми признаками) и ассимилировал их.

Теория полового отбора – расовые признаки в своей основе не носят адаптивного характера, а сформировались вследствие избирательного образования брачных пар (это касается цвета кожи, глаз, волос).

Теория моноцентризма с последующим **выщеплением** рецессивных признаков. Например, у большинства индейцев преобладает первая группа крови (рецессивный признак).

Теория дицентризма – евро-африканская и монголоидная расы произошли от разных предков, то есть их дивергенция началась на стадии человека прямоходящего.

В настоящее время моноцентризм считается более обоснованным. Однако важной проблемой является причина возникновения человеческих рас, механизм расогенеза.

Основными механизмами изменения генофонда популяции является естественный отбор и дрейф генов. Отбор сохраняет и распространяет в популяции приспособительные признаки, дрейф генов в малых популяциях может закрепить признаки нейтральные, не повышающие и не понижающие в данных условиях вероятность оставить потомство. По-видимому, в далеком прошлом расовые признаки были полезны для их обладателей. Темная кожа негров и курчавые волосы, создающие вокруг головы воздушный слой, предохраняли организм от действия солнечных лучей, форма лицевого скелета монголоидов с более обширной носовой полостью, возможно, является полезной для обогрева холодного воздуха перед тем, как он попадает в легкие.

Расовые особенности наследственны, но в настоящее время они не имеют существенного значения для жизнедеятельности человека. По умственным спо-

способностям, т.е. способностям к познанию, творческой и вообще трудовой деятельности все расы одинаковы. Различия в уровне культуры связаны не с биологическими особенностями людей разных рас, а с социальными условиями развития общества. По мере экономического, культурного, социального развития, а также благодаря межрасовым бракам расовые различия стираются.

Многие антропологи вообще отрицают существование биологических рас у человека, поскольку расы выделяются на основании немногих морфологических признаков. Современный человек представляет собой полиморфный биологический вид. Устойчивые таксономические различия между расами отсутствуют, в частности, у человека не удастся выделить подвиды (современное человечество вообще представляет собой единый подвид). Поэтому термину "раса" все чаще придается не биологическое, а социальное значение.

Вопросы для самоконтроля:

1. Какое влияние оказала Эпоха великих географических открытий на развитие представлений о человеке?
2. Какие представления о человеке характерны для доклассического периода развития естествознания?
3. Укажите предпосылки теории антропогенеза.
4. Охарактеризуйте положение человека в царстве животных с позиций систематики
5. Укажите сходство и различия между человеком и человекообразными обезьянами.
6. Перечислите предпосылки антропогенеза и подтвердите их примерами.
7. Охарактеризуйте основные факторы антропогенеза.
8. Перечислите этапы антропогенеза. Приведите характеристику каждого этапа.
9. Попытайтесь построить хронологическую шкалу эволюции от приматов до человека разумного, используя материалы данной и предыдущей глав.
10. Каковы последствия неолитической революции?
11. Охарактеризуйте основные расы.
12. Какие проблемы возникают при разделении человечества на 3 основные расы? Каково их решение?
13. Какие теории, объясняющие происхождение рас, вам известны?

7. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ УЧЕНИЯ В БИОЛОГИИ

Эволюция (лат. *evolutio* – развертывание) – это необратимый процесс исторического развития органического мира, движимый естественным отбором, происходящий на всех уровнях организации живой материи и затрагивающий строение, физиологию, поведение и экологию живых существ. Результатами эволюции являются соответствие развивающейся живой системы условиям существования, благодаря возникновению приспособленности организмов, а также многообразие видов. Термин "эволюция" ввел швейцарский ученый Ш. Бонне в 1762 г.

Первые эволюционные идеи и материалистические представления о происхождении жизни и человека высказывались античными учеными, философами-материалистами Греции (Гераклитом, Эмпедоклом, Демокритом), Рима (Лукрецием Каром), Китая, Индии, Египта.

Одним из предтеч эволюционных идей можно назвать древнегреческого философа Гераклита (VI – V вв. до н.э.), который сформулировал положение о постоянно происходящих в природе изменениях ("все течет, все изменяется"). Другой древнегреческий мыслитель – Эмпедокл – в V в. до н.э. выдвинул, вероятно, одну из древнейших теорий эволюции. Он считал, что вначале на свет появились разрозненные части различных организмов (головы, туловища, ноги). Они соединились между собой в самых невероятных сочетаниях. Так появились, в частности, кентавры (мифические полулюди-полукони). Позднее будто бы все нежизнеспособные комбинации погибли.

Теория, в которой смешивались материалистические и идеалистические идеи, была разработана Аристотелем. По его мнению, живое характеризуется тремя основными признаками: питанием, необходимым для роста и размножения; ощущениями, заставляющими организм двигаться; мышлением. Аристотель допускал также возможность самозарождения у растений и животных.

С начала эпохи Возрождения, во второй половине XV в., начинается новый этап в истории естествознания. Большое влияние на развитие биологии

оказали открытия в области географии: А. Никитин, В. да Гама, Х. Колумб, А. Веспуччи, Ф. Магеллан; математики: Р. Декарт, Г. Лейбниц, И. Ньютон; астрономии: Н. Коперник, Дж. Бруно. В городах создавались парки, ботанические сады, аптекарские огороды, организовывались музеи редкостей. Появилась необходимость в систематизации имеющихся к тому времени сведений о живой природе, введении единых названий животных и растений. Первая попытка систематизации растений принадлежала итальянскому медику А. Цезальпину. Английский ботаник Д. Рей ввел понятия "вид" и "род". Окончательное становление систематики произошло после выхода в свет работ шведского ученого К. Линнея, в которых он изложил основные принципы, лежащие в основе созданной им классификации. К. Линней предложил такие соподчиненные группы, как классы, порядки, роды, виды и разновидности. В классификации Линнея минимальным таксоном являлся вид, максимальным – класс. Линней ввел бинарную систему видовых названий. Каждый вид получил двойное название на латинском языке: существительное (родовое название) и прилагательное (видовое название). Линней описал более 8 000 видов растений. Именно Линней поместил человека в отряд приматов, указав тем самым на его животное происхождение.

Формирование эволюционных представлений

Креационизм и катастрофизм

Фундаментальную роль в мировоззрении XVIII в. играли идеи *телеологии* (греч. teleos – достигший цели + logos – учение) – учения, по которому все в природе устроено целесообразно и всякое развитие является осуществлением заранее predetermined целей. Телеология приписывает процессам и явлениям природы цели, которые или устанавливаются богом (Х. Вольф), или являются внутренними причинами природы (Аристотель, Лейбниц). Сторонники этого направления считали, что многообразие видов – это результат божественного творения, не признавали эволюцию и изменимость видов. Креационистами были К. Линней, Ж. Кювье и другие.

Развитие *палеонтологии* (греч. palaios – древний + ontos – существующий + logos – учение), основателем которой является Кювье, показало, что в течение долгого времени происходила постепенная смена одних видов растений и животных другими, причем усложнение жизненных форм наблюдалось по мере продвижения от наиболее древних слоев к поверхности. Для объяснения смены флор и фаун в истории развития Земли французский ученый Ж. Кювье разработал *теорию катастроф*, которая была позднее развита его учениками. В соответствии с этой теорией длительные эпохи относительного покоя на поверхности земного шара чередовались с кратковременными катастрофами. Живые существа становились жертвами этих катастроф и погибали. Кювье считал, что место вымерших существ занимали формы, уцелевшие на других территориях и не связанные с предыдущими. Последователь и ученик Кювье – А.Д. д'Орбиньи – выдвигал предположение о многократных актах божественного творения, происходящих после каждой катастрофы. Другой последователь Кювье – известный естествоиспытатель Л. Агассис – считал, что прогрессивное усложнение видов обусловлено лишь творческой мыслью Бога, совершенствующего виды при их создании.

Трансформизм

В преодолении идей креационизма и телеологии важную роль сыграла концепция ограниченной изменчивости видов под влиянием окружающей среды – *трансформизм*. В основе трансформизма лежат представления об изменении и превращении органических форм, происхождении одних организмов от других. Одним из правозвестников идеи трансформизма считается Лейбниц, сформулировавший "закон непрерывности". Согласно этому закону, в природе нет скачков, а можно наблюдать переходы, причем между двумя состояниями всегда можно выделить такое промежуточное состояние, которое приведет к возможности выстраивать непрерывные ряды явлений. Среди естествоиспытателей и философов-трансформистов XVII и XVIII вв. наиболее известны Р. Гук, Ж. Ламетри, Д. Дидро, Э. Дарвин (дед Чарльза Дарвина), Э. Сент-Илер. В раз-

витие трансформизма большой вклад внесли известные русские ученые М.В. Ломоносов, А.Н. Радищев, К.Ф. Вольф. Сторонники этого направления утверждали, что живые организмы, попадая в новые условия окружающей среды, могут изменяться. Возможно превращение одних форм в другие. Первым, кто открыто высказал трансформистские идеи, был выдающийся представитель раннего трансформизма французский естествоиспытатель Ж. Л. Бюффон. Трансформизм был направлен против креационизма, катастрофизма и представлений о неизменяемости видов. В то же время развитие органического мира рассматривалось как простое превращение одних видов растений и животных в другие. В качестве движущих сил таких превращений рассматривались условия внешней среды: климат, пища, особенности почвы и воды; одомашнивание, активное использование и развитие определенных органов. Выдвигались также предположения (П. Мопертюи) о возникновении новых видов за счет индивидуальных случайных изменений.

Но идеи трансформистов, несмотря на их прогрессивное значение, имели множество недостатков. Объяснение отдельных явлений и процессов, протекающих в природе, не вылилось в логичную и последовательную теорию, объяснявшую пути и способы исторического развития организмов от низшего к высшему. Тем не менее, первая эволюционная теория Ламарка развивала именно идеи трансформизма.

Эволюционизм

Переход от трансформизма к эволюционизму в биологии произошел на рубеже XVIII–XIX вв. В первой половине XIX в. Английское Королевство стало самой передовой капиталистической державой, с высоким уровнем развития промышленности и сельского хозяйства. Исключительные успехи в животноводстве и растениеводстве вызвали необходимость объяснения с научной точки зрения методов селекции и разведения. Практика животноводов и растениеводов убедительно показывала, что породы домашних животных и сорта культурных растений изменяются и создаются человеком.

К этому времени сложились и научные предпосылки для разработки эволюционной теории: гипотеза И. Канта и П.-С. Лапласа о происхождении всех планет солнечной системы предполагала, что в результате эволюции газопылевая туманность развились в целые планеты. Работы Й. Берцелиуса доказывали единство всей природы, так как живая и неживая материя состоит из одних и тех же химических элементов. Ф. Веллер провел искусственный синтез мочевины. Т. Шванн опубликовал клеточную теорию. Сюда же можно добавить работы по систематике К. Линнея и Ж.-Б. Ламарка и книгу Ч. Лайеля "Основы геологии", в которой автор доказывает, что природные изменения ландшафта (наводнения, землетрясения и т.д.) ведут к изменению природной жизни, а если промежуточные формы не найдены, то это всего лишь вопрос времени. В качестве предпосылок для создания эволюционного учения в биологии принято также рассматривать учение о свободной конкуренции А. Смита (1776 г.) и трактат о перенаселении английского священника Т. Мальтуса (1792 г.).

Первые эволюционные теории были созданы двумя великими учеными XIX в. – Ж. Ламарком и Ч. Дарвином. Ламарк и Дарвин создали эволюционные теории, которые противоположны по строю, характеру, аргументации, основным выводам. Эволюционизм признает историческое развитие живой материи естественным путем и изменяемость видов. Теория Ламарка не получила широкого признания современников, в то время как теория Дарвина стала основой эволюционного учения. В настоящее время и дарвинизм, и ламаркизм продолжают оказывать влияние на научные концепции, хотя и по-разному.

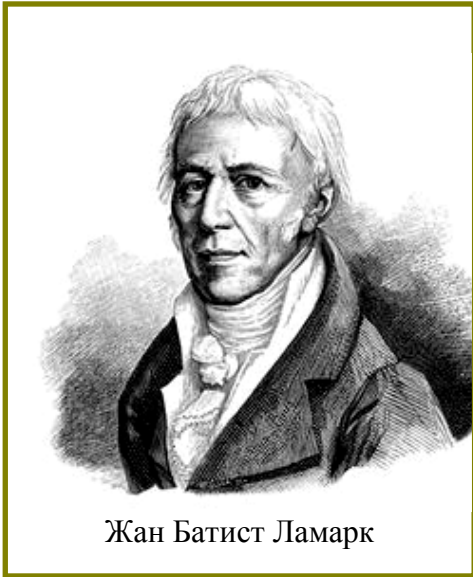
Свое дальнейшее развитие дарвинизм получил в синтетической теории эволюции, которая сформировалась как синтез достижений генетики, экологии и других наук в 30 – 40 гг. XX в.

В начале XX в. Г. де Фризом заложены идеи еще одного эволюционного направления, получившего впоследствии название **сальтационизм**. Согласно сальтационным представлениям процесс видообразования происходит в течение нескольких поколений и связан с появлением новых, резко отличающихся от представителей родительского вида, особей. В основе таких скачкообразных

изменений лежат представления о системных мутациях (макромутациях), открытых в 40-е гг. XX в. американским генетиком Р. Гольдшмидтом. Считается, что в настоящее время это эволюционное направление находит свое развитие в трудах российского биолога В.Н. Стегния.

Теория Ж.Б. Ламарка

В 1809 г. вышла книга Ламарка "Философия зоологии", в которой была



Жан Батист Ламарк

изложена первая целостная теория эволюции органического мира. Он в этой книге дал ответы на вопросы, стоящие перед эволюционной теорией, путем логических выводов из некоторых принятых им постулатов. Ламарк был одним из первых естествоиспытателей, которые развили идею эволюции органического мира до уровня теории. Наряду с утверждением идеи развития

он поставил вопрос о причинах и механизмах эволюционных преобразований.

Ламарк первым указал на фактор времени в эволюционном процессе. По его мнению, эволюция растений и животных протекает настолько медленно, что человек не замечает происходящих изменений. Ламарк не признавал существования классов, родов, видов. Он считал, что в природе существует только непрерывный ряд существ, для которого характерны постепенные переходы между особями.

Причину постепенных переходов и непрерывности ряда в целом Ламарк видит в изменчивости организмов, результаты которой определяются двумя силами.

Во-первых, в природе действует принцип *градации* (лат. gradatio— постепенное повышение), который заключается в последовательном и непрерывном усложнении и усовершенствовании живых существ в процессе развития природы. По мнению Ламарка, процесс исторического развития живых организмов

носит поступательный характер, развитие идет от простого к сложному и все крупные группы организмов можно выстроить в "лестницу существ". На нижних ступенях этой лестницы происходит постоянное самозарождение. Приспособительный характер изменений Ламарк объяснял внутренним стремлением организмов к совершенствованию, к прогрессивному развитию.

Во-вторых, на живые существа постоянно и случайным образом действуют многообразные факторы среды обитания, которые влияют на действие принципа градации и приводят к отклонениям от непрерывного усовершенствования. Ламарк полагал, что на растения (и низших животных) факторы внешней среды действуют непосредственно. При длительном их воздействии растительный организм изменяется настолько, что может быть отнесен к новому виду. Для животных действие внешней среды опосредовано нервной системой. Изменения внешней среды всегда вызывают адекватные изменения организмов. По мнению Ламарка, в измененных условиях среды у организмов возникают новые потребности, новые формы поведения, которые вызывают изменения в интенсивности упражнения органов, а значит, степени их развития или редукции. Если индивидуальные изменения повторяются в ряде поколений, то они при размножении передаются по наследству потомкам. Например, развитие плавательных перепон у водоплавающих птиц, форма тела у камбалы, длинная шея и ноги у жирафа.

Главными факторами изменчивости видов Ламарк считал влияние внешней среды и упражнение или неупражнение органов.

Решая вопрос о дальнейшей судьбе сформировавшихся органов или структур, Ламарк формулирует два положения, которые возводит в ранг **законов**: 1) активно используемый орган усиленно развивается, а ненужный исчезает; 2) изменения, приобретенные организмами при активном использовании одних органов и неиспользовании других, сохраняются у потомства.

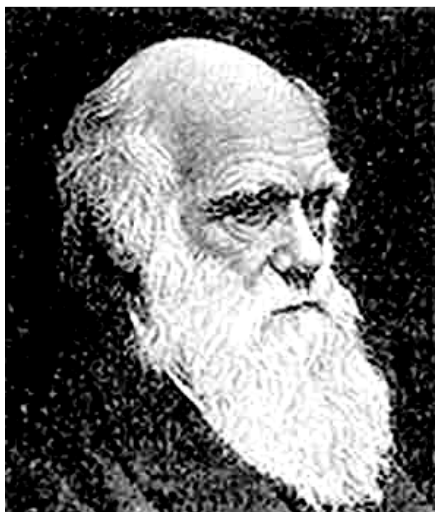
Однако он не смог объяснить механизмы эволюционного процесса, приводящие к возникновению новых видов, и решить вопрос о взаимосвязи наследственности и изменчивости организмов. Рассуждения Ламарка содержали

ошибку, которая заключалась в простом факте: приобретенные признаки не наследуются. В конце XIX в. немецкий биолог А. Вейсман поставил известный эксперимент: на протяжении 22 поколений отрезал хвосты подопытным мышам. И все равно новорожденные мышата имели хвосты ничуть не короче, чем их предки. Исходя из представлений Ламарка, невозможно понять появление таких признаков, как покровительственная окраска и мимикрия. Ведь животные не могут "упражнять" окраску или форму тела.

Тем не менее, научный подвиг Ламарка огромен. В период господства креационистских представлений он создал первую целостную и последовательную эволюционную теорию. И хотя эту теорию нельзя считать полностью научной, так как в большинстве своем она не подтверждена фактически, именно Ламарк, провозгласив принцип изменяемости видов, первым обратил внимание на фактор времени, необходимый для эволюции; одним из первых отметил роль среды в изменчивости организмов и тесную взаимосвязь организмов с окружающей средой.

Эволюционная теория Ч. Дарвина

Учение Ч. Дарвина основано на большом фактическом материале, собранном во время путешествия и доказывающем справедливость его теории, а также на научных достижениях (геологии, химии, палеонтологии, сравнительной анатомии и др.), прежде всего, в области селекции.



Чарлз Роберт Дарвин

В 1859 г. вышла книга Дарвина "Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь", в которой он объяснял механизм эволюционного процесса. Постоянно размышляя о движущих причинах эволюционного процесса, Ч. Дарвин пришел к важнейшему для всей теории представлению о *борьбе за существование*. Сущность этой идеи, на первый

механизм эволюционного процесса. Постоянно размышляя о движущих причинах эволюционного процесса, Ч. Дарвин пришел к важнейшему для всей теории представлению о *борьбе за существование*. Сущность этой идеи, на первый

взгляд, очень проста: каждый вид способен к безграничному размножению, а ресурсы, необходимые для размножения, ограничены. Следствием борьбы за существование является **естественный отбор**, т.е. выживание и успешное производство потомства наиболее приспособленными организмами. Опираясь на факты, Ч. Дарвин смог доказать, что естественный отбор – главнейший фактор эволюционного процесса в природе, а искусственный отбор играет такую же важную роль при создании пород животных и сортов растений.

Ч. Дарвин сформулировал представления об **искусственном отборе**, выделяя две его формы: методический, или сознательный, и бессознательный.

Бессознательный отбор – наиболее ранняя форма искусственного отбора, при которой человек не ставит перед собой конкретной цели, а сохраняет лучшие, полезные для себя организмы (растительные или животные).

Методический отбор – это творческий процесс, который характеризуется тем, что селекционер ставит перед собой задачу вывести определенную породу животных или сорт растений с хозяйственно ценными признаками.

Дарвин показал существование определенных различий между искусственным и естественным отбором.

Ч. Дарвин также сформулировал принцип расхождения признаков, очень важный для понимания процесса образования новых видов. В результате естественного отбора возникают формы, отличающиеся от исходного вида и приспособленные к конкретным условиям среды. Со временем расхождение приводит к появлению больших отличий у исходно мало отличающихся форм. В результате у них формируются различия по многим признакам. С течением длительного времени накапливается столь большое количество различий, что возникают новые виды. Именно это обеспечивает разнообразие видов на нашей планете.

В соответствии с представлениями Ч. Дарвина основными движущими силами эволюции являются изменчивость (определенная, или групповая и неопределенная, или индивидуальная), наследственность и естественный отбор – результат борьбы за существование, направляющий эволюционный процесс.

Определенная изменчивость – это изменчивость группы особей одного вида под влиянием определенных факторов окружающей среды, имеющая приспособительный характер (потеря листьев растениями во время засухи или листопадными растениями умеренного пояса осенью). При отсутствии фактора, вызывающего изменение, данное изменение, как правило, исчезает.

Неопределенная изменчивость – это индивидуальная изменчивость отдельных признаков у отдельных особей вида, не имеющая приспособительного характера (животное-альбинос, карликовое растение). Такие изменения могут передаваться по наследству независимо от условий окружающей среды. Поэтому, по мнению Дарвина, основное значение для эволюции имела неопределенная изменчивость.

Основные принципы эволюционного учения Ч. Дарвина:

- Каждый вид способен к неограниченному размножению.
- Ограниченность жизненных ресурсов препятствует реализации потенциальной возможности беспредельного размножения. Большая часть особей гибнет в борьбе за существование и не оставляет потомства.
- Гибель или успех в борьбе за существование носят избирательный характер. Организмы одного вида отличаются друг от друга совокупностью признаков. В природе преимущественно выживают и оставляют потомство те особи, которые имеют наиболее удачное для данных условий сочетание признаков, т.е. лучше приспособлены. Избирательное выживание и размножение наиболее приспособленных организмов Ч. Дарвин назвал естественным отбором.
- Под действием естественного отбора, происходящего в разных условиях, группы особей одного вида из поколения в поколение накапливают различные приспособительные признаки. Группы особей приобретают настолько существенные отличия, что превращаются в новые виды (принцип расхождения признаков).

Все приспособления носят **относительный характер**, т.е. они помогают организму выжить лишь в данных конкретных условиях. Дарвин отрицал суще-

ствование изначальной целесообразности, доказательством чего являются **рудиментарные** (не выполняющие свою функцию и существующие у взрослого организма в зачаточном состоянии) органы или структуры. Каждое приспособление соответствует определенным условиям существования, оно может оказаться бесполезным или даже вредным при изменении условий существования. У организмов, оказавшихся в новых условиях, начинают формироваться новые адаптации к новым условиям среды. Дарвин рассматривал следующие примеры: пути возникновения приспособлений к перекрестному опылению у растений, пути возникновения приспособлений для ловли насекомых у насекомоядных растений, возникновения покровительственной окраски и формы у животных.

Ч. Дарвин впервые обосновал материалистическую теорию эволюции. Он доказал реальность существования развивающегося вида, который зарождается, эволюционирует и исчезает. Дарвин обосновал принцип единства прерывности и непрерывности в возникновении вида, показал, как неопределенные случайные изменения под действием естественного отбора превращаются в адаптивные признаки вида. Ученый определил материальные причины этого явления и показал формирование относительной целесообразности. Заслуга Ч. Дарвина в науке заключается не столько в том, что он доказал существование эволюции, сколько в том, что объяснил, как она может происходить.

Современные представления об эволюции

Дальнейший этап развития эволюционной теории носит название синтетической теории эволюции (СТЭ). СТЭ является в настоящее время наиболее разработанной системой представлений о процессах видообразования и опирается на достижения палеонтологии, систематики, молекулярной биологии и многих других наук. Эта теория возникла в 30-е гг. XX в., а свое название получила от книги Дж. Хаксли "Эволюция: современный синтез" (1942 г.). Считается, что своим появлением синтетическая теория эволюции обязана выдающемуся советскому генетику С. С. Четверикову. Важную роль в ее развитии сыг-

рали работы таких ученых как В. Вольтерра (разработка математических моделей борьбы за существование и естественного отбора), Дж. Холдейна (понятия коэффициента селекции, скорости отбора), Р. Фишера (математическая гипотеза эволюции доминантности), С. Райта и А.А. Малиновского (эффективность естественного отбора).

Основой для эволюции по СТЭ является динамика генетической структуры популяций. Основным движущим фактором эволюции считается отбор. Для этого этапа характерно объединение данных многих направлений биологии: генетико-экологического изучения структуры популяций (Н.И. Вавилов, Г. Турессон и др.), экспериментального и математического изучения борьбы за существование (В.Н. Сукачев, Дж. Холдейн и др.), экспериментальной и теоретической генетики (М. Лернер, И.И. Шмальгаузен, Н.П. Дубинин и др.), теории вида (Н.И. Вавилов, Э. Майэр, К.М. Завадский и др.).

Факторы эволюционного процесса

Современные представления о факторах эволюции – результат развития дарвинизма, генетики и экологии. Ч. Дарвин в своем классическом труде "Происхождение видов" решил вопрос о главных движущих силах (факторах) эволюционного процесса. Он выделил следующие факторы: наследственность, изменчивость и естественный отбор. Кроме того, Ч. Дарвин указал на важную роль ограничения свободного скрещивания особей вследствие их изоляции друг от друга, возникшей в процессе эволюционного расхождения видов.

В современном представлении факторами эволюционного процесса являются наследственная изменчивость, борьба за существование, естественный отбор, дрейф генов, изоляция, миграция особей и др.

Роль изменчивости в эволюционном процессе

Все особи одного вида животных и растений в большей или меньшей степени отличаются друг от друга. Изменчивость организмов – важный фактор

протекания эволюционного процесса. Изменчивость – свойство живых организмов существовать в различных формах (вариантах).

В основе *мутационной изменчивости* лежат *мутации* – стойкие изменения генетического материала (числа хромосом, числа и порядка расположения генов в хромосоме, структуры генов). Мутационная изменчивость играет роль главного поставщика наследственных изменений. Именно она является первичным материалом всех эволюционных преобразований.

Одним из распространенных типов *геномных мутаций* является полиплоидия, имеющая большое значение для эволюции растений. Полиплоидные виды растений часто занимают арктические и альпийские зоны. Считают, что это связано с их повышенной устойчивостью к неблагоприятным факторам среды.

Хромосомные мутации также играют важную эволюционную роль. Благодаря удвоениям генов в процессе эволюции накапливается генетический материал. Нарастание сложности организации живого в ходе исторического развития в значительной степени опиралось на увеличение количества генетического материала. Достаточно сказать, что количество ДНК в клетке у высших позвоночных примерно в 1000 раз больше, чем у бактерий.

Наиболее частый тип мутаций – *генные*. Они играют очень важную роль в эволюционном процессе. Мутации отдельных генов происходят редко. Но так как количество генов в организме очень велико, то практически каждая особь несет вновь возникшую мутацию.

В 1926 г., опубликовав знаменитую работу "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики", С.С. Четвериков стал первым ученым, сделавшим важнейший шаг на пути объединения генетики с эволюционной теорией. Четвериков сделал важный вывод о насыщенности природных популяций большим количеством рецессивных мутаций. Он писал, что популяция, подобно губке, впитывает рецессивные мутации, оставаясь при этом фенотипически однородной. Существование такого скрытого резерва на-

следственной изменчивости создает возможность для эволюционных преобразований популяций под воздействием естественного отбора.

Комбинативная изменчивость, которая является следствием перекреста гомологичных хромосом, их случайного расхождения в *мейозе* и случайного сочетания гамет при оплодотворении, ведет к появлению бесконечно большого разнообразия генотипов и фенотипов. Она служит неиссякаемым источником наследственного разнообразия видов и основой для естественного отбора.

Громадное генотипическое и, следовательно, фенотипическое разнообразие в природных популяциях является тем исходным эволюционным материалом, с которым оперирует естественный отбор.

Борьба за существование

Под **борьбой за существование** Дарвин понимал зависимость организма от биотических и абиотических факторов внешней среды и успех организма «в обеспечении себя потомством», т.е. интенсивность размножения.

По Дарвину, несоответствие между возможностью видов к беспредельному размножению и ограниченностью ресурсов – главная причина борьбы за существование. В качестве иллюстрации своей идеи Ч. Дарвин рассматривал пример с размножением слона – одного из наиболее медленно размножающихся животных. Даже в этом случае от одной пары слонов при обычном темпе размножения через 740 – 750 лет должно появиться около 19 млн. животных. Гибель потомков происходит по разным причинам. Решающее значение для эволюционных преобразований имеет интенсивность размножения и избирательная гибель особей, плохо приспособленных к меняющимся условиям среды.

Дарвин выделял три формы борьбы за существование:

- **борьба с факторами неживой природы** (влияние неблагоприятных климатических условий). Например, в засушливых районах выживают растительные организмы, имеющие приспособления к защите от потери влаги);

- **межвидовая борьба**, т.е. борьба между особями разных видов, обитающими совместно, за территорию и пищу. Например, борьба между растениями разных видов на лугу или в лесу за свет; борьба между хищниками разных видов (волки и лисицы) за территорию, на которой они могут добывать себе пищу и за саму пищу (жертву); отношения между жертвой и хищником;
- **внутривидовая борьба** – борьба за территорию, пищу, у животных – за обладание особью противоположного пола и социальную иерархию – самая жестокая. В процессе внутривидовой борьбы сталкиваются интересы животных или растений, имеющих одинаковые потребности и приблизительно одинаковые возможности.

Естественный отбор

Направляющим фактором эволюции является естественный отбор. Учение о естественном отборе – центральная часть эволюционной теории Дарвина. Дарвин пришел к выводу о существовании естественного отбора в природе на основании собственных наблюдений за живой природой во время кругосветного путешествия и изучения искусственного отбора.

В процессе естественного отбора выживают наиболее приспособленные в биологическом плане организмы, возникают и закрепляются адаптации, что приводит к разнообразию, т.е. в результате естественного отбора сохраняются организмы с полезными для них признаками в данных условиях существования. В основе естественного отбора лежит борьба за существование. Естественный отбор идет по фенотипам организмов, но при этом отбираются генотипы. Направленность естественного отбора определяет направление эволюции. Однако в зависимости от его направленности, эффективности и особенностей условий обитания организмов, формы естественного отбора могут быть разными.

Выделяют три формы естественного отбора.

Движущий или направленный отбор. Эта форма отбора (открыта Ч. Дарвином) действует при изменении условий внешней среды, что приводит к изменению среднего значения признака в популяции в определенном направле-

нии от поколения к поколению, при этом происходит сдвиг нормы реакции популяции.

Яркий пример, доказывающий существование движущей формы естественного отбора в природе, – так называемый индустриальный меланизм. Многие виды бабочек в районах, не подвергнутых индустриализации, имеют светлую окраску тела и крыльев. Развитие промышленности, связанное с этим загрязнение стволов деревьев и гибель лишайников, живущих на их коре, привели к резкому возрастанию частоты встречаемости черных бабочек. В окрестностях некоторых городов черные бабочки за короткое время стали преобладающими, тогда как сравнительно недавно они там полностью отсутствовали. Причина возрастания частоты встречаемости черных бабочек в промышленных районах состоит в том, что на потемневших стволах деревьев белые бабочки стали легкой добычей птиц, а черные бабочки, наоборот, стали менее заметными.

Движущий отбор может приводить также к расширению нормы реакции и к расширению границ наследственной изменчивости популяции.

Норма реакции – пределы, в которых возможно изменение признаков у данного генотипа. Иначе говоря, организм наследует не признак как таковой, а способность формировать определенный фенотип в конкретных условиях среды, т.е. норму реакции.

Стабилизирующий отбор (открыт И.И. Шмальгаузен) работает при длительном постоянстве условий внешней среды, способствует сохранению в популяции оптимального фенотипа (выживают организмы со средними признаками, тогда как организмы с крайними признаками погибают) и приводит к сужению нормы реакции популяции. Стабилизирующий отбор обеспечил формирование таких адаптаций, как покровительственная окраска.

Известно много примеров стабилизирующего отбора. Во время бури преимущественно гибнут птицы с длинными и короткими крыльями, тогда как птицы со средним размером крыльев чаще выживают; наибольшая гибель детенышей млекопитающих наблюдается в семьях, размер которых больше и

меньше среднего значения, поскольку это отражается на условиях кормления и на способности защищаться от врагов.

Дизруптивный или разрывающий отбор действует в условиях внешней среды, неблагоприятных для организмов со средними признаками. В результате действия этого отбора выживают несколько значительно отличающихся фенотипических форм с крайними признаками, а организмы со средними признаками погибают. Происходит разделение нормы реакции. Другим примером такой формы отбора является появление на океанических островах бескрылых насекомых и насекомых с очень большими и мощными крыльями. Дизруптивный отбор может приводить как к возникновению внутривидового полиморфизма, так и к изоляции популяций, отличающихся по своим свойствам, что может быть причиной дивергенции.

Творческая роль естественного отбора выражается в создании адаптации, эволюционном преобразовании отдельных организмов и популяций, что приводит к видообразованию.

Дрейф генов

Явление генетического дрейфа впервые обнаружили известные ученые-генетики Н.П. Дубинин и Д.Д. Ромашов, а также зарубежные ученые С. Райт и Р. Фишер. С. Райт экспериментально доказал, что из-за случайных событий частота распределения генов из поколения в поколение несколько варьирует. Это явление называется **дрейфом генов**.

В разных популяциях гены "дрейфуют" независимо. Поэтому результаты дрейфа оказываются разными в разных популяциях: в одних фиксируется один набор аллелей, в других – другой. Таким образом, дрейф генов ведет, с одной стороны, к уменьшению генетического разнообразия внутри популяций, а с другой – к увеличению различий между популяциями, к их дивергенции по ряду признаков. Эта дивергенция в свою очередь может служить основой для видообразования.

В ходе эволюции популяций дрейф генов взаимодействует с другими факторами эволюции, прежде всего с естественным отбором. Соотношение вкладов этих двух факторов зависит как от интенсивности отбора, так и от численности популяций. При высокой интенсивности отбора и высокой численности популяций влияние случайных процессов на динамику частот генов в популяциях становится пренебрежимо малым. Наоборот, в малых популяциях при небольших различиях по приспособленности между генотипами дрейф генов приобретает решающее значение. В таких ситуациях менее адаптивный аллель может зафиксироваться в популяции, а более адаптивный может быть утрачен.

Популяционные волны

Одна из частых причин дрейфа генов – популяционные волны (колебания численности особей, составляющих популяцию). В природных условиях периодические колебания численности различных организмов очень распространены. Особенно сильно колебания численности выражены у насекомых, размер весенней популяции у которых обычно сокращается в тысячи раз по сравнению с осенними популяциями. Случайное выживание редких мутантных особей в период зимовки может увеличить концентрацию данной мутации в тысячи раз.

Изоляция

Еще Ч. Дарвин указывал, что изоляция – очень важный эволюционный фактор, так как она приводит к расхождению признаков особей в пределах одного вида и предотвращает скрещивание особей разных видов между собой.

Условно можно выделить первичную и вторичную изоляцию. **Первичная изоляция** рассматривается как процесс, прямо не связанный с действием естественного отбора. Она может быть результатом либо действия внешних факторов (пространственная), либо разнообразия организмов и условий существования (экологическая).

Наиболее частой является **пространственная**, или географическая, изоляция. Сущность ее заключается в разрыве единого ареала, на котором обитал

вид, на не сообщаемые между собой части. В результате географической изоляции отдельные популяции обособливаются, поэтому свободное скрещивание индивидуумов из разных частей ареала оказывается либо невозможным, либо крайне затрудненным. Причины, ведущие к возникновению географической изоляции, многочисленны: это образование гор или рек, перешейков или проливов, истребление популяций в определенных районах и т.д. Это со временем приводит к значительным отличиям в их генотипической структуре и ослаблению и даже полному прекращению обмена генами между популяциями. Часто с географической изоляцией связано развитие эндемии.

Эндемики – виды, роды, семейства растений или животных, распространение которых ограничено небольшой географической областью, т.е. это специфическая для данной области флора или фауна. Например, наиболее раннее отделение Австралии от южного материка Гондваны, произошедшее более 120 млн. лет назад, привело к самостоятельному развитию ряда животных. Не испытывая давления со стороны хищников, которые отсутствуют в Австралии, здесь сохранились однопроходные млекопитающие – первозвери: утконос и ехидна; сумчатые: кенгуру, коала.

Другой путь, приводящий к расхождению популяции, – **экологическая** изоляция. Она основана на различиях в предпочтении животных или растений селиться в определенном месте и скрещиваться в строго определенное время года. Некоторые лососевые рыбы, например, нерестятся не ежегодно, а через год. Причем в одно и то же нерестилище в четный год приходит нереститься одна популяция рыб, а в нечетный год – другая. По этой причине представители разных популяций не могут скреститься и популяции оказываются изолированными. Экологическая изоляция, таким образом, препятствует скрещиванию особей из разных популяций и служит, как и географическая изоляция, начальным этапом расхождения популяций.

К примерам **вторичной**, или репродуктивной, изоляции относятся **этологическая изоляция**. Такая изоляция свойственна только животным и основана на генетически запрограммированных сложных ритуалах опознания брачно-

го партнера, например, знаменитый тетеревиный ток. Разновидностью вторичной изоляции являются: морфологическая изоляция (связана с окраской и размерами особей, с особенностями строения половых органов) и физиологическая изоляция (гибель гамет или их неспособность к оплодотворению при попадании к особям других видов).

Таким образом, различные типы изоляции, с одной стороны, создают предпосылки к расхождению популяций и к последующему видообразованию, а с другой – способствуют сохранению генетической структуры вида.

Доказательства эволюции

Современная наука обладает очень многими фактами, доказывающими существование эволюционного процесса. Это данные биохимии, генетики, эмбриологии, анатомии, систематики, биогеографии, палеонтологии и многих других дисциплин. **Основными доказательствами** на сегодняшний день являются:

- данные систематики, отражающие ход эволюционных преобразований;
- эмбриологические доказательства, полученные при изучении развития зародышей хордовых, подтвердившие справедливость закона зародышевого сходства К. Бэра. Кроме того, было показано, что в процессе своего индивидуального развития организм проходит стадии, отражающие филогенез данного вида. На основании этих данных был сформулирован биогенетический закон (Ф. Мюллер, Э. Геккель);
- клеточное строение;
- данные сравнительной анатомии;
- данные, полученные при селекционной работе;
- доказательства существования естественного отбора в природе (меланизация насекомых);
- универсальность генетического кода;
- единство организации генетического материала и реализации генетической информации;

- универсальность аккумулятора энергии в живой клетке – АТФ;
- генетические доказательства: филогенетически близкие виды имеют сходство в строении генов;
- сходство в строении белков организмов, относящихся к близким таксономическим группам;
- экспериментальные доказательства, моделирование эволюционных процессов на живых организмах (моделях).

Популяция – элементарная эволюционная единица

В систематике вид является наименьшей и основной таксономической (систематической) единицей. Поэтому образование новых видов – это основной этап эволюционного процесса. Вновь возникший вид прерывает связи с родительским видом и превращается в обособленную совокупность организмов. Скрещивание особей нового и старого видов становится невозможным.

Наименьшей группой особей, способной эволюционировать, т.е. элементарной эволюционной единицей, является популяция.

Популяция – это группа особей одного вида, длительное время обитающая на определенной территории (занимающая определенное пространство), воспроизводящая себя в течение большого числа поколений и изолированная от других популяций того же вида.

Основными популяционными характеристиками являются:

- **численность** – это одна из важнейших характеристик популяции, поскольку именно от численности зависит характер скрещиваний (родственные при малочисленной популяции и неродственные при многочисленной). Родственные скрещивания приводят к накоплению патологических генов у членов популяции и, как следствие, к появлению больных и нежизнеспособных организмов, а это, в свою очередь, – к уменьшению численности популяции или к изменению генетической структуры популяции. Для каждого вида существует свой предел численности, т.е. наименьшее количество особей, при котором возможны неродственные скрещивания;

- наличие **популяционного ареала** – пространства, занимаемого популяцией. Величина ареала животных зависит от степени их подвижности, растений – от того, на какое расстояние могут распространяться пыльца, семена, споры или вегетативные органы (при вегетативном размножении);
- **плотность** – количеством особей на единицу пространства, занимаемого популяцией;
- **возрастной состав** – для каждого вида характерны свои соотношения возрастных групп, нарушение этого соотношения может привести к колебанию численности популяции;
- **соотношение полов** – исходя из генетического определения пола, соотношение полов в популяции должно быть 1:1. Нарушение такого соотношения может приводить к снижению численности популяции и, следовательно, к родственным скрещиваниям;
- **динамика популяции** – численность популяции и размеры ареала могут изменяться под влиянием различных причин. Возможны периодические и непериодические колебания численности, что может оказывать влияние на характер скрещиваний;
- **смертность** – количество особей, погибших за определенный период, отнесенное к фиксированному количеству особей;
- **рождаемость** – количество новых особей, появившихся в популяции за единицу времени, отнесенное к фиксированному количеству особей;
- **прирост популяции** – разница между рождаемостью и смертностью, отнесенная к единице времени и фиксированному количеству особей;
- **темпы роста** – средний прирост за единицу времени. Популяция может быть стабильной, растущей, либо сокращающейся;
- **генетическая структура** популяции, определяемой генофондом популяции, частотами генов и генотипов. Необратимое изменение генетической структуры популяции, которое может произойти под влиянием различных факторов, называют элементарным эволюционным явлением.

Эволюционные преобразования, протекающие внутри популяции и завершающиеся образованием новых видов или вида, относят к *микроэволюции*. Явления и процессы, характерные для микроэволюции, нередко совершаются в относительно небольшие сроки и поэтому доступны для непосредственного наблюдения

Эволюцию крупных таксономических единиц называют *макроэволюцией*. Макроэволюционные процессы протекают миллионы лет и недоступны для непосредственного наблюдения, но их изучение делает возможным выявление и анализ главных направлений эволюционного процесса, закономерностей филогенеза, соотношения онтогенеза и филогенеза. Термины "микроэволюция" и "макроэволюция" были введены советским генетиком Ю.А. Филиппченко (1927 г.). Исследуя движущие силы микроэволюции, можно объяснить и макроэволюцию, так как эти процессы едины.

Основные направления эволюционного процесса

Прогресс и регресс в эволюции

Эволюционный процесс в целом непрерывно идет в направлении максимального приспособления живых организмов к условиям окружающей среды. Смена условий часто приводит к замене одних приспособлений на другие. Однако это же относится к приспособлениям широкого характера, дающим организмам преимущества в различных условиях среды. Таково, например, значение легких как универсального органа газообмена для наземных позвоночных или цветка как совершенного органа размножения у покрытосеменных растений.

Учение о биологическом прогрессе и его главных направлениях разработано А. Н. Северцовым. Под *биологическим прогрессом* следует понимать возрастание приспособленности организмов к окружающей среде, ведущее к увеличению численности и более широкому распространению вида. Согласно Северцову, в органическом мире существует четыре направления биологического прогресса (главные направления эволюции): ароморфоз, или морфофизиологи-

ческий прогресс, идиоадаптация, или частичное приспособление, общая дегенерация, или морфофизиологический регресс, и ценогенез, или эмбриональное приспособление.

Ароморфоз (морфофизиологический прогресс) – это значительные морфофизиологические изменения, которые поднимают организмы на качественно новый уровень (появление клетки, многоклеточности, цветка и т.д.).

Идиоадаптация обеспечивает приспособление организмов к данным условиям существования (уплощение тела придонных рыб, видоизменения листьев и стеблей и т.д.).

Общая дегенерация (морфофизиологический регресс) – это упрощение организации живых организмов, которое не снижает, а наоборот, повышает уровень их биологической приспособленности. Общая дегенерация наблюдается у организмов, перешедших к неподвижному или паразитическому образу жизни (утрата пищеварительной системы ленточными червями, крыльев – вшами и блохами и т.д.).

Ценогенез – полезные приспособления, которые развиваются во время эмбрионального развития, а затем исчезают (яйцевые оболочки, защищающие зародыш во время развития; жабры головастика и т.д.).

Эволюционные изменения, происходящие в некоторых видах и более крупных таксонах (семействах, отрядах), не всегда могут быть признаны прогрессивными. В таких случаях говорят о биологическом регрессе. **Биологический регресс** – это снижение уровня приспособленности к условиям обитания, уменьшение численности вида (вымирание) и площади видового ареала.

Пути эволюции органического мира либо сочетаются друг с другом, либо сменяют друг друга. Причем ароморфозы происходят значительно реже идиоадаптаций, но именно ароморфозы определяют новые этапы в развитии органического мира. Возникнув путем ароморфоза, новые, высшие по организации группы организмов занимают другую среду обитания. Далее эволюция идет по пути идиоадаптации, иногда и дегенерации, которые обеспечивают организмам обживание новой для них среды обитания.

Формы эволюции (филогенеза)

Формирование новых таксономических единиц не всегда связано с разделением уже существующих единиц на несколько новых. В связи с этим выделяют ряд форм эволюции или **филогенеза** (историческое развитие как в целом, так и в отдельных таксонах):

- **филетическая эволюция** происходит под действием движущего отбора и не приводит к обособлению дочерних видов. Каждый существующий вид можно рассматривать как потомка предыдущего и предка последующего. Примером филетической эволюции является эволюция предков лошади;
- **дивергенция**, или расхождение признаков среди групп организмов, возникших от общего предка, происходит в результате отбора в разных условиях окружающей среды. Дивергенция приводит к формированию многообразия видов, родов, семейств и т.д.;
- **конвергенция** – историческое развитие в сходном направлении различных по происхождению групп организмов, обитающих в одинаковых условиях. В этом случае у них появляются формы, сходные по отдельным признакам. Этот термин был введен Дарвином. Пример конвергентного сходства (сходство во внешнем строении животных или растений, относящихся к разным типам, классам, отрядам и т.д.) – внешнее сходство крыльев птиц и насекомых;
- **параллелизм** называют процесс исторического развития в сходном направлении генетически близких групп организмов (сформировавшихся в процессе дивергенции от общего предка) в силу того, что они существовали в одинаковых условиях окружающей среды.

Законы эволюции

Каждый вид состоит не только из уникальных особей, но и из отличающихся друг от друга популяций и представляет собой уникальный эволюционный объект. Следовательно, вымирание вида – это неповторимая потеря.

Закон необратимости эволюционных процессов (закон Л. Долло, 1893 г.) – эволюционные процессы необратимы. Организм не может вернуться хотя бы частично к предшествующему состоянию, которое уже пройдено рядом его предков. Например, наземные позвоночные животные в процессе вторичного приспособления к жизни в воде не становятся опять рыбами и не приобретают признаков, свойственных рыбам (например, жабр и др.). Поэтому приспособившиеся к водной среде киты остались млекопитающими с особыми присущими им чертами строения.

Закон ускорения темпов эволюции – в течение геологического времени происходит ускорение биологической эволюции. Наблюдается закономерное сокращение протяжённости геологических эр (так, палеозойская эра длилась 340 млн. лет, мезозойская эра – 170 млн. лет, кайнозойская эра – 60 млн. лет), что отражает ускорение темпов эволюции. Между началом и концом каждой эры наступали кардинальные изменения в составе фауны и флоры.

Закон неравномерности эволюционного развития – эволюция отдельных групп организмов протекает с разной скоростью. Существуют консервативные группы, практически не изменившиеся в ходе геологического времени. Наиболее консервативными оказались некоторые бактерии, по существу не изменившиеся со времени раннего докембрия. К "живым ископаемым" относятся древовидные папоротники, головоногий моллюск наутилус и другие. Консервативные формы составляют небольшую часть известных организмов.

Закон увеличения разнообразия организмов – в ходе эволюции биосферы количество видов организмов возрастало по экспоненте и достигло современного значения, которое оценивается разными специалистами от 5 до 10 млн. видов.

Закон цефализации – у животных в ходе геологического времени происходит непрерывное изменение нервной системы. Цефализация (от греч. *kephale* – голова) – процесс прогрессивного развития головного мозга. Цефализация особенно ярко наблюдается в ряду позвоночных животных – от рыб до человека.

Закон скачкообразного характера эволюции – на фоне общей тенденции ускорения эволюции наблюдались отдельные эпохи повышенного видообразования. Промежутки между этими эпохами характеризовались затуханием видообразования и вымиранием организмов.

В настоящее время синтетическая теория эволюции (СТЭ) усиленно подвергается критике. Наиболее существенными среди ее недостатков считаются отсутствие палеонтологических подтверждений и отсутствие эмбриологических концепций [38]. В 80-е гг. XX в. была предложена альтернативная СТЭ концепция, получившая название эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ). Основоположником ЭТЭ стал М.А. Шишкин.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что такое эволюция?
2. Какое влияние на развитие эволюционных представлений оказал катастрофизм?
3. В чем сущность эволюционных идей трансформизма?
4. Достоинства и недостатки теории Ламарка.
5. Факторы эволюции в теории Дарвина.
6. Что является движущими силами эволюции по Дарвину?
7. Значение теории Дарвина.
8. Современные представления об эволюции.
9. Охарактеризуйте и сравните процессы микро- и макроэволюции.
10. Каковы механизмы видообразования?
11. Сформулируйте основные законы эволюции.

8. ГЕНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ

Этапы становления генетики

Генетика – наука о наследственности и изменчивости организмов и практических методах управления ими. Она является фундаментом для разработки новых методов селекции, познания биологических основ человека и современной теории эволюции. Термин "генетика" был предложен в 1905 г. английским биологом У. Бэтсоном, назвавшим так науку о "явлениях изменчивости и наследственности".

Первые попытки исследования генетических проблем, в частности, различных генетических патологий у людей предпринимались еще в начале XVIII – XIX вв. В начале XIX в. были выявлены некоторые закономерности наследования гемофилии при исследовании ряда родословных, в которых встречались лица, страдающие этой болезнью.

В 1865 г. Ф. Гальтон предположил, что способности человека зависят от наследственных факторов. В 1889 г. он предложил изучать влияние качеств, которые могут улучшить здоровье человека. В дальнейшем его идеи способствовали развитию евгеники. Им были разработаны генеалогический и близнецовый методы исследований человека.

В 1875 г. А. Вейсман указал, что носителями наследственных свойств являются ядра клеток, лежащих в основе процессов роста и размножения клеток у человека.

В 1882 г. Э. Ван Беден показал, что в половых клетках число хромосом в два раза меньше, чем в соматических. При оплодотворении число хромосом увеличивается вдвое. Термин "хромосомы" был предложен В. Вальдеером в 1888 г. для обозначения постоянных элементов ядра клетки.

В основу генетики легли закономерности наследственности, обнаруженные в 1865 году чешским биологом Г. Менделем в результате проведения опытов по скрещиванию различных сортов гороха.

1900 г. принято считать официальной датой рождения генетики, когда независимо друг от друга Г. де Фриз, К. Корренс и Э. Чермак переоткрыли законы Менделя, что дало толчок к развитию генетических исследований.

В 1901 г. Г. де Фриз формулирует теорию мутаций, в которой утверждается, что наследственные свойства и признаки организмов изменяются скачкообразно.

В 1911 г. Т. Морган с сотрудниками публикует серию работ, в которой формулирует хромосомную теорию наследственности, экспериментально доказав, что основными носителями генов являются хромосомы, и что гены располагаются в хромосомах линейно.

В 1922 г. Н.И. Вавилов формулирует закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, согласно которому родственные по происхождению виды растений и животных имеют сходные ряды наследственной изменчивости. Применяя этот закон, Н.И. Вавилов установил центры происхождения культурных растений, в которых сосредоточено наибольшее разнообразие наследственных форм.

В 1925 г. русские ученые Г.А. Надсон и Г.С. Филиппов на грибах, а в 1927 г. Г. Меллер в США на плодовой мушке дрозофиле доказали влияние рентгеновых лучей на возникновение наследственных изменений, что привело к созданию нового раздела генетики - радиационной генетики.

Известные генетики Н.К. Кольцов и Ю.А. Филипченко на основании родословных А.С. Пушкина, С.В. Рахманинова, Л.Н. Толстого, А.М. Горького, П.И. Чайковского изучали наследование одаренности. Филипченко опубликовал цикл работ по наследственности человека и евгенике. В 1921 г. Филипченко организовал бюро по евгенике при Российской Академии наук, впоследствии реорганизованное в лабораторию генетики. В 1933 г. эта лаборатория стала институтом генетики, который возглавил Н.И. Вавилов.

В конце 20-х – начале 30-х гг. XX в. в нашей стране начался кризис генетики, которая была объявлена "лженаукой". В течение многих лет отечественные ученые-генетики не смогли продолжать научные исследования

по генетике и в смежных с ней биологических дисциплинах. Только с 50-х гг. в нашей стране началось восстановление генетических направлений исследований.

В 1953 г. ученые Ф. Крик, Дж. Уотсон и М. Уилкинс описали модель строения ДНК. С этого момента начинается формирование молекулярной биологии как самостоятельной науки.

В 1956 г. А. Леван установил, что в клетках человека содержится 46 хромосом.

В 1967 г. А. Баев расшифровал последовательность нуклеотидов транспортной РНК.

В 1968 г. Л. Зильбер предложил вирусно-генетическую теорию возникновения рака.

В 1972 г. формируется новое направление в молекулярной биологии – генетическая инженерия. В лаборатории Берга (США) получена рекомбинантная ДНК. С помощью генной инженерии сконструированы искусственные гены инсулина, соматотропина, интерферона.

Важнейшим достижением последнего времени стало определение числа генов у человека и составление генетических карт хромосом.

В результате различных открытий в генетике сформировалось несколько основных направлений: генетика онтогенеза, генетика человека, генетика растений, генетика животных, генетика микроорганизмов, генетика популяций, генетика и экология, генетика и эволюция, медицинская генетика, радиационная генетика и др.

Основные понятия генетики.

Уровни организации наследственного материала

Генетика изучает два фундаментальных свойства живых организмов – наследственность и изменчивость. Под **наследственностью** понимают способность живых организмов передавать информацию о своих признаках, свойствах и особенностях развития из поколения в поколение при размножении. Благода-

ря наследственности каждый вид сохраняет характерные черты на протяжении ряда поколений. Мостиком, связывающим два поколения (материальной основой наследственности) являются специализированные половые клетки при половом размножении и соматические клетки – при бесполом. Клетки организмов не содержат готовых зародышевых признаков взрослых особей, они несут в себе только зачатки развития признаков и свойств, называемые генами.

Ген (от греч. *genos* – происхождение) – это единица наследственности, которая определяет отдельный элементарный признак. По современным представлениям **ген** – это участок молекулы ДНК (участок хромосомы), который несет информацию о синтезе определенной белковой молекулы. Развитие признака, определяемого данным геном, зависит от присутствия других генов и от условий внешней среды.

У всех особей одного вида конкретный ген располагается в одном и том же месте – **локусе** – определенной хромосомы. Гены, расположенные в одних и тех же локусах гомологичных хромосом и ответственные за развитие одного признака, называют **аллельными** (от греч. *allelou* – друг друга, взаимно).

Основными функциями генов являются хранение и передача генетической информации. Передача генетической информации происходит при редупликации ДНК при размножении клеток и от ДНК через и-РНК к белку при обычном функционировании клеток.

Система записи генетической информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде определенной последовательности нуклеотидов называется **генетическим кодом**. Свойства генетического кода рассмотрены в главе 2.

Набор взаимодействующих генов, которые организм получает от своих родителей, называется **генотипом**, а содержание генов в гаплоидном (одинарном) наборе хромосом – **генóмом**. Совокупность всех вариантов каждого из генов, входящих в состав генотипов определенной группы особей или вида в целом – **генофонд**.

Различают следующие уровни структурно-функциональной организации наследственного материала: генный, хромосомный и геномный.

Элементарной структурой *генного уровня* организации служит ген. На этом уровне изучается структура молекулы ДНК, биосинтез белка и др. Благодаря относительной независимости генов возможно дискретное и независимое наследование и изменение отдельных признаков.

Гены располагаются линейно в хромосоме, образуя *хромосомный уровень* организации наследственного материала. Этот уровень организации служит необходимым условием сцепления генов и перераспределения генов родителей у потомков при половом размножении.

Вся совокупность генов в гаплоидном наборе хромосом в функциональном отношении ведет себя как целое и образует единую систему, называемую геномом. Один и тот же ген в разных генотипах может проявлять себя по-разному. *Геномный уровень* организации объясняет взаимодействие генов как в одной, так и в разных хромосомах.

Компоненты клетки, обеспечивающие хранение, реализацию и передачу наследственной информации при вегетативном и половом размножении, называют *генетическим материалом*. Генетический материал обладает универсальными свойствами живого:

- *дискретностью*, которая представлена существованием гена в виде множества аллелей, составляющих группу сцепления; хромосомы в виде множества групп сцепления, совокупность которых составляет геном;
- *непрерывностью*, что выражается в виде физической целостности хромосом, которые представлены сцеплением множества генов между собой;
- *линейностью*, что означает одномерность записи генетической информации, т.е. определенная последовательность генов в пределах групп сцепления;
- *относительной стабильностью*, т.е. заключается в передаче потомству с небольшими изменениями.

Устойчивость генетического материала обеспечивается диплоидным набором хромосом – двойной спиралью ДНК – вырожденностью генетического кода – повтором некоторых генов – репарацией нарушенной структуры ДНК.

Всеми этими свойствами обладают молекулы ДНК или реже РНК (у некоторых вирусов), в которых закодирована наследственная информация.

Работы Г. Менделя

Первые шаги в изучении наследственности были сделаны во второй половине XIX в. чешским монахом Г. Менделем, который своими опытами по скрещиванию различных сортов гороха заложил основы современной генетики. В своих работах Мендель применил *гибридологический метод*, ставший универсальным в изучении закономерностей наследования признаков у растений, животных и человека.

В отличие от своих предшественников, пытавшихся проследить наследование многих признаков организма в совокупности, Мендель исследовал это сложное явление аналитически. Он наблюдал наследование всего лишь одной



Грегор Иоганн Мендель

пары или небольшого числа альтернативных (взаимоисключающих) пар признаков у сортов садового гороха, а именно белые и красные цветки; низкий и высокий рост; желтые и зеленые, гладкие и морщинистые семена гороха и т. п.

Первый закон Менделя – **закон единообразия гибридов первого поколения** – устанавливает, что *при скрещивании двух особей, различающихся по одной паре альтернативных*

признаков, гибриды первого поколения оказываются единообразными, проявляя лишь один признак.

Например, при скрещивании двух сортов гороха с желтыми и зелеными семенами в первом поколении гибридов все семена имеют желтую окраску. Признак, проявляющийся в первом поколении гибридов, называется **доминантным** (от лат. *dominantis* – господствующий, преобладающий). Второй признак (зеленая окраска) называется **рецессивным** (от лат. *recessus* – отступление, удаление) и в первом поколении гибридов подавляется. Доминантный признак

принято обозначать прописной буквой "А", рецессивный – строчной "а". Схема скрещивания по первому закону Менделя отражает скрещивание гомозиготных растений, отличающихся цветом семян; знак "×" обозначает скрещивание.

Горох	желтый		зеленый
P (родители)	AA	×	aa
G (гаметы)	A A		a a
F₁ (гибриды I поколения)	4 Aa желтый		

Если в генотипе организма есть два одинаковых аллельных гена, т.е. два абсолютно идентичных по нуклеотидной последовательности, такой организм называют **гомозиготным**. Организм может быть гомозиготным по доминантным (AA или BB) или по рецессивным генам (aa или bb). Если аллельные гены отличаются друг от друга по последовательности нуклеотидов (один из них доминантный, а другой рецессивный – Aa или Bb), такой организм называется **гетерозиготным**.

В гетерозиготном организме доминантный ген не всегда подавляет проявление рецессивного гена. В ряду случаев у гибридов первого поколения выражение признака носит промежуточный характер. Но все особи этого поколения единообразны по данному признаку. Такое отступление называется **неполным доминированием** и часто встречается в природе. Оно обнаружено при изучении наследования окраски цветка у львиного зева, окраски шерсти у крупного рогатого скота, биохимических признаков у человека. Примером может быть скрещивание цветка ночной красавицы с красной (AA) и белой (aa) окраской цветов. Все потомки первого поколения F₁ единообразны и имеют розовую окраску цветков (Aa).

Второй закон Менделя – **закон расщепления** – гласит, что *при скрещивании гибридов первого поколения их потомство (второе поколение гибридов) даст расщепление по анализируемому признаку по фенотипу в соотношении 3 : 1, по генотипу 1: 2:1.*

Явление, при котором скрещивание гетерозиготных особей приводит к образованию потомства, часть которого несет доминантный признак, а часть – рецессивный, называется расщеплением.

Горох	желтый		желтый	
F ₁ (гибриды I поколения)	Aa		×	Aa
G (гаметы)	A	a		A a
F ₂ (гибриды II поколения)	AA	Aa		Aa aa
Фенотип 3:1	желтый	желтый		желтый зеленый
Генотип 1:2:1	25 %	50 %		25 %
	гомозиготные	гетерозиготные		гомозиготные
	доминантные			рецессивные

Таким образом, рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчезает, а только подавляется и проявляется во втором гибридном поколении.

При **неполном доминировании** в потомстве гибридов первого поколения расщепление по генотипу и фенотипу одинаково и составляет 1:2:1.

Третий закон Менделя – **закон независимого комбинирования признаков** – утверждает, что *при скрещивании организмов, отличающихся друг от друга по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях.*

Так, при дигибридном скрещивании двух сортов гороха с желтыми (RR) гладкими (YY) и зелеными (rr) морщинистыми (yy) семенами во втором поколении гибридов по внешним признакам выявляются четыре группы особей (желтые гладкие семена, желтые морщинистые, зеленые гладкие, зеленые морщинистые) в количественном соотношении – 9 : 3 : 3 : 1.

Горох	желтый гладкий				зеленый морщинистый				
P (родители)	RR YY				×	rr yy			
G (гаметы)	4 RY					4ry			
F ₁ (гибриды I поколения)					Rr Yy				
					желтый гладкий				
F ₁ (гибриды I поколения)	♀ Rr Yy				×	♂ Rr Yy			
G (гаметы)	RY	Ry	rY	ry		RY	Ry	rY	ry

Для наглядного представления о сочетании различных типов половых клеток (*гамет*) Р. Паннет предложил графический метод, получивший название решетки Паннета (табл. 5). Типы женских гамет располагаются вдоль одной, а мужских — вдоль другой смежной стороны квадрата; внутри решётки вписывают образующиеся при сочетании гамет генотипы. Такой метод облегчает расчёт возможных сочетаний разных типов гамет. В генетической символике принято обозначать мужской пол в виде символа ♂ (щит и копье Марса), женский – ♀ (зеркало Венеры).

Таблица 5
Решетка Паннета

гаметы		♂ RY	Ry	rY	ry
♀ RY	F ₂	RRYY желтый гладкий	RRYy желтый гладкий	RrYY желтый гладкий	RrYy желтый гладкий
Ry		RRYy желтый гладкий	RRyy желтый морщинистый	RrYy желтый гладкий	Rryy желтый морщинистый
rY		RrYY желтый гладкий	RrYy желтый гладкий	rrYY зеленый гладкий	rrYy зеленый гладкий
ry		RrYy желтый гладкий	Rryy желтый морщинистый	rrYy зеленый гладкий	rryy зеленый морщинистый

Законы Менделя не были восприняты мировым научным сообществом. В 1900 г. нидерландский ботаник Г. де Фриз, немецкий ботаник К. Корренс и австрийский генетик Э. Чермак независимо друг от друга заново открыли законы Менделя, сформулировав их в форме, близкой к современной. Но приоритет открытия законов был оставлен за Г. Менделем.

Хромосомная теории наследственности и ее развитие

По мере совершенствования микроскопа стала очевидной роль ядра и хромосом в передаче наследственных факторов. Важным этапом в развитии генетики явилось создание в начале XX в. американским ученым Т. Морганом *хромосомной теории наследственности*. Наблюдая деление клеток, ученый пришел к выводу, что основная роль в передаче наследственной информации принадлежит хромосомам. Т. Морган начал эксперименты с помощью существа, которое могло быстро размножаться в ограниченном пространстве и при малых затратах – плодовой мушки дрозофилы. В лабораториях разводят тысячи "пород" дрозофилы, различающихся окраской и формой тела, цветом глаз, длиной и формой крыльев и другими признаками. Изучая распределение наследственных признаков у мушки, он установил линейное расположение генов в хромосоме.

Каждая хромосома состоит из двух *хроматид* и первичной перетяжки (*центромеры*), которая делит хромосому на два плеча. Расположение центромеры определяет основные типы хромосом: равноплечие, неравноплечие, палочковидные. Изучение хромосом позволило установить следующие факты:

- во всех соматических клетках любого растительного или животного организма число хромосом одинаково.
- половые клетки всегда содержат вдвое меньше хромосом, чем соматические клетки данного вида организма.
- у всех организмов одного вида число хромосом в клетках одинаково.

Число хромосом не зависит от уровня организации живых организмов и не всегда указывает на родство. Одинаковое число хромосом может быть у очень далеких друг от друга систематических групп и может сильно отличаться у близких по происхождению видов (табл. 6).

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

Число хромосом в кариотипе большинства видов живых организмов четное. Это объясняется тем, что в соматических клетках находятся две одинаковые по форме и размеру хромосомы: одна из отцовского организма, вторая – из материнского. Хромосомы, одинаковые по форме и размеру и несущие одинаковые гены, называют *гомологичными*.

Таблица 6

Диплоидное число хромосом у некоторых организмов

Вид организмов	Число хромосом $2n$
Малярийный плазмодий	2
Лошадиная аскарида	2
Мушка дрозофила	8
Головная вошь	12
Шпинат	12
Окунь	28
Человек	46
Ясень обыкновенный	46
Перец	48
Шимпанзе	48
Сазан	104

Хромосомный набор соматической клетки, в котором каждая хромосома имеет себе пару, называется двойным или *диплоидным*. В половые клетки из каждой пары гомологичных хромосом попадает только одна, поэтому хромосомный набор гамет называют одинарным или *гаплоидным*.

Генетика ответила на вопрос о происхождении половых различий. Так, у человека из 23 пар хромосом 22 пары одинаковы у мужского и женского организма, а одна пара различна. Хромосомы, одинаковые у обоих полов, называют *аутосомами*. Хромосомы, по которым мужской и женский пол отличаются друг от друга, называют *половыми* или *гетерохромосомами*. Половые хромосомы у женщин одинаковы, их называют *X-хромосомами*. У мужчин половые хромосомы разные – одна X-хромосома и одна *Y-хромосома*. Для каждого человека решающую роль в определении пола играет Y-хромосома. Если яйце-

клетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим X-хромосому, то развивается женский организм. Если в яйцеклетку проникает сперматозоид, содержащий Y-хромосому, развивается мужской организм. Пол, который формирует гаметы, неодинаковые по половой хромосоме, называют *гетерогаметным*. У человека, мушки дрозофилы и ряда других организмов таковым является мужской пол, поэтому он и играет решающую роль в определении половой принадлежности, а у бабочек, пресмыкающихся, птиц – женский.

Следует отметить, что в половых хромосомах помимо генов, определяющих половую принадлежность, содержатся гены, не имеющие отношения к признакам того или иного пола. Гены, находящиеся в половых хромосомах, называются сцепленными с полом. Явление сцепления генов, локализованных в одной хромосоме, известно под названием *закона Моргана*. При сцеплении с полом может проявиться и рецессивный ген, имеющийся в генотипе в единственном числе. В X-хромосоме имеется участок, для которого в Y-хромосоме нет гомолога. Поэтому у особи мужского пола признаки, определяемые генами этого участка, проявляются даже в том случае, если они рецессивны. Эта особая форма сцепления позволяет объяснить наследование признаков, сцепленных с полом, например, цветовой слепоты (дальтонизм), форму и размер зубов, синтеза ряда ферментов, раннего облысения и гемофилии у человека.

Гемофилия – сцепленный с полом рецессивный признак, при котором нарушается свертывание крови. Ген, детерминирующий этот процесс, находится в участке X-хромосомы, не имеющем гомолога, и представлен двумя аллелями – доминантным нормальным (H) и рецессивным мутантным (h). Особи женского пола, гетерозиготные по данному признаку, называют носителем соответствующего рецессивного гена. Они фенотипически нормальны, но половина их гамет несет рецессивный ген. Несмотря на наличие у отца нормального гена, сыновья матерей-носителей с вероятностью 50% будут страдать гемофилией.

P (родители)	♀X ^H X ^h		×	♂X ^H Y	
G (гаметы)	X ^H	X ^h		X ^H	Y

F (дети)	$X^H X^H$	$X^H Y$	$X^H X^h$	$X^h Y$
	здоровая девочка	здоровый мальчик	носительница гена гемофилии	больной мальчик

Приведенное выше наследование гемофилии представлено на примере брака женщины – носительницы гена гемофилии ($X^H X^h$) со здоровым мужчиной.

В настоящее время изучено наследование многих нормальных и патологических признаков у человека. В таблице 5 приложения приведены некоторые из них.

Изменчивость и ее виды

Помимо наследственности генетика изучает изменчивость, отражающую нестабильность сохранения наследственных свойств организма. Изменчивость – это свойство организмов, противоположное наследственности. **Изменчивость** заключается в изменении наследственных задатков (генов) и, как следствие, в изменении их проявления в процессе индивидуального развития организмов. Изучением причин, форм изменчивости и ее значения для эволюции тоже занимается генетика. При этом ученые имеют дело не непосредственно с генами, а с результатами их проявления – признаками и свойствами.

Признаком можно назвать любую особенность строения организма на каждом из уровней организации за исключением нуклеотидной последовательности в молекуле ДНК. Признаки бывают не только **внешние**: окраска цветков, цвет волос, глаз, форма носа, ушной раковины, пальцев ног и рук, но и **биохимические**: активность фермента, концентрация глюкозы в крови, содержание лейкоцитов и эритроцитов в крови, **гистологические**: строение тканей; **анатомические**: взаимное расположение органов, особенности строения желудка и др. Признаки определяются многочисленными и сложными биохимическими процессами, каждый из которых обусловлен определенным белком-ферментом – т.е. элементарным признаком.

Под **свойством** понимают любую функциональную особенность организма, в основе которой лежит определенный структурный признак.

Совокупность всех внешних и внутренних признаков и свойств организма, сформировавшихся в процессе его индивидуального развития, называют **фенотипом** (от греч. phaino – являю + typos – форма, отпечаток, образец), а отдельный признак называется **фенóм**. Фенотип формируется в результате взаимодействия наследственных свойств организма (генотипа) и условий среды обитания.

Изменчивость представляет всеобщее свойство живых организмов приобретать новые признаки и свойства. Различают **наследственную** (генотипическую) и **ненаследственную** (модификационную) изменчивость. Наследственная изменчивость связана с изменением генотипа и передается по наследству. Она подразделяется на комбинативную и мутационную.

Комбинативная изменчивость обусловлена сочетаниями отдельных генов и хромосом, новая комбинация которых при размножении приводит к изменению определенных признаков и свойств организма. Все эти преобразования генома, не изменяя самих генов и хромосом, меняют характер взаимодействия генов, создавая бесчисленное множество уникальных генотипов. Комбинации генов возникают при независимом расхождении хромосом в мейозе, а также при случайном сочетании гамет при оплодотворении. Именно поэтому дети похожи на своих родителей, но не являются их точной копией. Комбинативная изменчивость широко используется в селекционной практике, а также играет существенную роль в эволюционном процессе.

Мутационная изменчивость – это скачкообразные и устойчивые изменения генетического материала, передающиеся по наследству. Благодаря постоянному мутационному процессу возникают различные варианты генов, составляющие резерв наследственной изменчивости.

Мутации (от лат. mutatio – изменение, перемена) – внезапно возникающие естественные или вызываемые искусственно стойкие изменения наследственных структур. Термин "мутация" предложен Г. де Фризом. Мутацией он на-

зывал явление скачкообразного, прерывного изменения наследственного признака. В 1901 г. де Фриз разработал основы теории мутаций, которые были изложены в классическом труде "Мутационная теория". Основные положения теории:

- мутации возникают внезапно, скачкообразно;
- мутации наследственны, т.е. стойко передаются из поколения в поколение;
- мутации случайны и ненаправленны, т.е. под действием одного фактора может мутировать любой ген;
- мутации могут быть как полезными, так и вредными;
- одни и те же мутации могут возникать повторно.

Мутации можно классифицировать по месту и причине возникновения, по характеру изменения генотипа, по адаптивному значению.

По месту возникновения мутации подразделяют на генеративные и соматические.

Генеративные мутации происходят в половых клетках, не влияют на признаки данного организма, а проявляются только в следующем поколении. Если мутация доминантна, то новый признак проявляется даже у гетерозиготной особи, произошедшей из этой гаметы. Если мутация рецессивная, то она может проявиться только через несколько поколений при переходе в гомозиготное состояние. Примером генеративной доминантной мутации у человека может служить появление пузырчатости кожи стоп, катаракты глаза, брахифангии (короткопалость с недостаточностью фаланг). Примером рецессивной генеративной мутации у человека можно рассматривать гемофилию.

Соматические мутации происходят в соматических клетках организма. Эти мутации играют важную роль у организмов с бесполом размножением. Так, у вегетативно размножающихся плодовых и ягодных растений такая мутация может дать растения с новым мутантным признаком. Наследование соматических мутаций в настоящее время приобретает важное значение для изучения причин возникновения рака у человека. Предполагают, что для злокаче-

венных опухолей превращение нормальной клетки в раковую происходит по типу соматических мутаций.

По характеру изменения генотипа выделяют следующие типы мутаций: генные, хромосомные, геномные, цитоплазматические.

Генные (точковые) мутации являются результатом изменения нуклеотидной последовательности молекулы ДНК в определенном участке хромосомы. Сущность локальных внутригенных изменений может быть сведена к четырем типам нуклеотидных перестроек:

- замена пары оснований в молекуле ДНК;
- выпадение одной пары или группы оснований в молекуле ДНК;
- вставка одной пары или группы оснований в молекуле ДНК;
- перестановка положения нуклеотидов внутри гена.

Большая часть мелких генных мутаций фенотипически не проявляется. Так как они рецессивны. Однако известен ряд случаев, когда изменение всего лишь одного основания в гене оказывает глубокое влияние на фенотип. Примером служит серповидноклеточная анемия – заболевание, вызываемое у человека заменой азотистого основания в одном из генов, ответственных за синтез гемоглобина, что приводит к замещению глутамина на валин в макромолекуле белка. В результате такого незначительного изменения эритроциты с аномальным гемоглобином деформируются (из округлых становятся серповидными) и быстро разрушаются. Физиологический эффект мутации состоит в развитии острой анемии и снижении количества кислорода, переносимого кровью. Анемия вызывает нарушения сердечной и почечной деятельности, приводит к ранней смерти людей, гомозиготных по мутантному аллелю. У гетерозигот анемия развивается в слабой форме, но зато в областях, где широко распространена малярия (Африка, Азия), носители аллеля серповидноклеточности невосприимчивы к этой болезни. Возбудитель малярии – малярийный плазмодий – не может жить в эритроцитах, содержащих аномальный гемоглобин.

Хромосомные перестройки возникают за счет рекомбинации негомологичных участков генетического материала. К ним относятся:

- **делеции** (утрата хромосомой промежуточного или концевой участка);
- **инверсии** (изменение линейного расположения генов в хромосоме вследствие перевертывания на 180° отдельных участков хромосомы);
- **дупликации** (удвоение или умножение некоторых участков хромосомы);
- **транслокации** (обмен участками между негомологичными хромосомами) – межхромосомные мутации;

Мутации, затрагивающие геном клетки, получили название **геномных**. Изменение числа хромосом в геноме может происходить за счет увеличения или уменьшения числа гаплоидных наборов или отдельных хромосом. Организмы, у которых произошло умножение целых гаплоидных наборов, называют **полиплоидными**. Организмы, у которых число хромосом не является кратным гаплоидному, называют **анеуплоидами**.

Полиплоидия – геномная мутация, состоящая в увеличении числа хромосом, кратном гаплоидному. Клетки с разным числом гаплоидных наборов хромосом называются: $3n$ – триплоидами, $4n$ – тетраплоидами и т.д. Полиплоидия приводит к изменению признаков организма: клетки крупнее, обладают повышенной плодовитостью. Среди животных полиплоидия наблюдается сравнительно редко (инфузории, тутовый шелкопряд, земноводные, у млекопитающих – в клетках печени). В мире растений полиплоидия широко распространена. В сельском хозяйстве используют полиплоидные сорта сахарной свеклы, турнепса, ржи, ячменя, гречихи, масличных растений. В эволюции растений полиплоидия являлась как стимулятором, так и тормозом прогресса. Многие древние растения (древовидные папоротники, магнолии) были полиплоидами.

Анеуплоидия – изменение числа хромосом, некратное гаплоидному набору хромосом (например: $2n + 1$; $2n - 1$; $2n - 2$; $2n + 2$). У человека это моносомия по X-хромосоме, синдром трисомии по X-хромосоме или по 21-й хромосоме (болезнь Дауна). Синдром Дауна, названный так по имени врача, впервые описавшего его в 1866 г., вызывается нерасхождением хромосом 21 пары. К числу симптомов данного заболевания относятся задержка умственного развития, пониженная сопротивляемость болезням, врожденные сердечные анома-

лии, короткое коренастое туловище и толстая шея. Синдром Дауна чаще встречается у детей, рожденных немолодыми женщинами. Явление анеуплоидии показывает, что нарушение числа хромосом приводит к изменению в строении и снижению жизнеспособности организма.

Цитоплазматические мутации затрагивают генетический материал, заключенный в цитоплазматических органоидах клетки – митохондриях, пластидах, плазмидах. Эти мутации стабильны и передаются из поколения в поколение (утеря фермента цитохромоксидазы в митохондриях дрожжей).

По адаптивному значению мутации можно разделить на ***полезные, вредные (летальные и полуметальные) и нейтральные***. Это деление условно. Большинство мутаций вредно для организма, нередко мутантный ген может обусловить наследственное заболевание, уродство или даже гибель развивающегося организма. Примером летальных и полуметальных мутаций у человека является рецессивный ген гемофилии, причем у мужчин он носит полуметальный характер, а гомозиготные женщины оказываются нежизнеспособными. Мутации могут быть практически нейтральными в данных условиях, прямо не влияющие на жизнеспособность. Очень редко возникают мутации, улучшающие те или иные свойства. Именно они дают основной материал для естественного и искусственного отбора, являясь необходимым условием эволюции в природе и селекции полезных форм растений, животных и микроорганизмов.

По причине, вызвавшей изменение, мутации делятся на спонтанные и индуцированные. Мутации, которые возникают в естественных условиях, получили название ***спонтанных***. Если наследственные изменения вызываются искусственно под влиянием специальных факторов внешней и внутренней среды, то их называют ***индуцированными***. Получение индуцированных мутаций имеет практическое значение, так как повышает генетическое разнообразие внутри популяции или вида, создавая материал для искусственного отбора.

Факторы, способные вызывать мутации, называются ***мутагенными***. Их воздействие на живые организмы приводит к появлению мутаций с частотой,

превышающей уровень спонтанных мутаций. Различают следующие мутагенные факторы:

- *физические* (к ним относятся все виды ионизирующих излучений – γ -излучение, рентгеновские лучи, космические лучи, протоны, нейтроны, УФ-излучение, высокие и низкие температуры);
- *химические* (алкалоиды, пестициды, тяжелые металлы, некоторые лекарственные препараты, алкоголь, иприт, кофеин, колхицин, компоненты табака, пищевые консерванты и др.);
- *биологические* (вирусы, бактерии, вакцины).

Часто мутагенные факторы называют *мутагенами* (от лат. *mutatio* – изменение + греч. *genes* – рождающий). Процесс образования мутаций с помощью физических или химических мутагенов называется *мутагенезом*. Последний является одним из важнейших приемов экспериментальной генетики.

Важной задачей является ограждение человека от действия мутагенов, которые могут вызвать изменения генетического материала на любом уровне и стать причиной многих наследственных заболеваний или врожденных уродств. Большое значение имеет соблюдение мер защиты человека от радиации в атомной промышленности, при использовании радиоактивных изотопов, рентгеновских лучей. Необходимо изучение возможного мутагенного действия новых лекарственных средств, пестицидов, химических препаратов, применяемых в промышленности. Профилактика вирусных инфекций имеет значение и для защиты потомства от мутагенного действия вирусов.

Способность мутировать – универсальное свойство всех форм жизни от вирусов и микроорганизмов до высших растений, животных и человека. Мутации являются главными поставщиками эволюционного материала, однако они относятся к случайным изменениям и подчиняются вероятностным или статистическим законам. Естественный или искусственный отбор может сохранить случайно появившиеся изменения, оказавшиеся полезными в определенных условиях и использовать их для дальнейшей эволюции.

Модификационная изменчивость представляет способность организмов приобретать новые признаки под воздействием факторов окружающей среды. Это сходные изменения признаков у всех особей популяции в сходных условиях существования. Например, под действием ультрафиолетовых лучей у всех людей появляется загар – в коже накапливается пигмент меланин. Модификации не затрагивают гены и не передаются по наследству, а также они являются адаптационными, т.е. делают популяцию лучше приспособленной к изменению условий среды. Они могут происходить в пределах генотипа и не выходят за пределы нормы данного признака.

Свойства модификационной изменчивости:

- 1) ненаследуемость – модификации не затрагивают структуру наследственного материала, поэтому не передаются последующим поколениям;
- 2) групповой характер изменений – при действии определенного фактора внешней среды на организмы одного вида реакция оказывается сходной у всех особей вида;
- 3) обусловленность пределов изменчивости генотипом – степень выраженности какого-либо признака различна у разных организмов. Пределы модификационной изменчивости называют *нормой реакции*. Узкая норма реакции свойственна таким признакам как размер головного мозга или сердца, а вот количество жировой ткани в организме млекопитающих варьирует в широких пределах.

Модификационная изменчивость для эволюции не существенна.

В настоящее время сущность изменчивости, наследственности и эволюции объясняется с помощью данных новой области биологии – ***популяционной генетики***.

Вопросы для самоконтроля:

1. В чем сущность гибридологического метода, разработанного Г. Менделем?
2. Какое скрещивание называют моногибридным? Дигибридным?
3. Сформулируйте законы Менделя.
4. Что такое неполное доминирование? Приведите примеры.
5. Какой пол является гомогаметным и гетерогаметным у представителей различных групп животных?
6. Каким образом происходит определение пола будущего организма?
7. Какие гены, не имеющие отношения к полу, расположены в половых хромосомах?
8. Почему проявляются в виде признака рецессивные гены, локализованные в X-хромосоме?
9. Приведите классификацию мутаций по уровню изменений наследственного материала.
10. Что такое полиплоидия и каково ее значение?
11. На каких уровнях возникают новые комбинации генов?
12. С помощью каких воздействий можно повысить частоту мутаций?
13. Какие факторы окружающей среды могут активизировать мутационный процесс у живых организмов, обитающих в природных условиях?
14. Почему ненаследственную изменчивость называют групповой?
15. В чем заключаются различия в наследовании соматических и генеративных мутаций? Каково их значение для отдельного организма и вида в целом?

9. ЭКОСИСТЕМЫ

Всё живое на Земле связано со средой обитания. Она представляет собой совокупность живой и неживой природы, в которой организм существует и с которой он взаимодействует.

Экология (греч. oikos – дом, убежище + logos – наука, учение) – наука о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей неживой природой. Термин был предложен в 1866 г. немецким зоологом Э. Геккелем.

Организмы в природе не существуют изолированно друг от друга. Особи одного вида образуют популяции – группировки, населяющие определенную территорию. Популяции разных видов, занимающие определенный участок (например, озеро, луг), образуют **сообщество**. Сообщество в совокупности с неживыми компонентами среды, с которыми оно взаимодействует (солнечный свет, климат, почва, вода и т.п.), составляет экосистему.

Экосистема — сообщество организмов биоценоза и окружающей их неживой природы, образующее устойчивую и динамическую систему. Другими словами, экосистема — это совокупность биоценоза и биотопа. **Биоценоз** (греч. bios – жизнь + koinos – общий) представляет собой взаимосвязанную совокупность микроорганизмов, растений, грибов и животных, населяющих более или менее однородный участок суши или водоема. Этот термин предложен в 1877 г. немецким биологом К. Мебиусом. **Биотопом** (греч. bios – жизнь + topos – место) называют участок земной поверхности (суши или водоёма) с однотипными абиотическими условиями среды (рельеф, почвы, климат и т.п.), занимаемый тем или иным биоценозом. Следует различать биотоп и **экологическую нишу** – совокупность всех требований организма к условиям существования, включая занимаемое пространство, функциональную роль в сообществе, устойчивость по отношению к факторам окружающей среды. Для экологической ниши сформулирован принцип Г.Ф. Гаузе, согласно которому "два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу".

Термин "экосистема" предложил в 1935 г. английский ботаник А. Тенсли. В 1944 г. В.Н. Сукачёв стал пользоваться применительно к наземным живым системам термином *биогеоценоз* (см. стр. 11), не считая, однако, его тождественным экосистеме. Действительно, даже аквариум или пчелиный улей несомненно представляют собой экосистему, но не могут быть названы биогеоценозами.

Термин "экосистема" приложим как к природным, так и к искусственным экосистемам, например, к таким как сельскохозяйственные угодья, сады, парки.

Живая и неживая природа, все, что окружает особь (популяцию, сообщество) и воздействует на нее, образует *среду обитания*. Сюда входят другие особи того же вида, популяции других видов, любые неживые объекты, физические и химические процессы и явления. У каждого из видов, даже населяющих одно и то же сообщество, – своя среда обитания. Например, самки тли всю жизнь проводят на одном дереве. Для них среда – дерево с окружающими его абиотическими условиями и с посещающими его видами животных. Для дерева среда – почва, а также растущие рядом другие растения.

С внешней средой живые организмы постоянно обмениваются веществом и энергией. Такие системы называют *открытыми*. Растения (и некоторые бактерии) получают энергию в виде солнечного света, остальные организмы – в виде различных веществ, при окислении которых высвобождается энергия химических связей. Запасенная в виде связей молекул АТФ энергия расходуется организмами на совершение различных видов работы: синтез органических соединений, транспорт веществ, движение и т.д. Часть энергии при этом рассеивается в виде тепла. Вещества, поступающие извне, организмы либо преобразуют и включают в состав своего тела, либо расходуют на химические реакции (например, кислород – на дыхание). Испытывая потребность в притоке вещества и энергии, организмы полностью зависят от среды. Как только обмен со средой прекращается, активная жизнедеятельность становится невозможной.

Организмы не только испытывают влияние среды, но и сами влияют на нее. От жизнедеятельности организмов зависит газовый состав атмосферы. Ки-

слород поступает в атмосферу в результате фотосинтеза зеленых растений и расходуется организмами-аэробами при дыхании. Углекислый газ извлекается из атмосферы растениями и вновь поступает туда при разложении остатков погибших организмов. Азот извлекается из атмосферы благодаря деятельности азотфиксирующих бактерий и возвращается в нее вследствие деятельности других бактерий. Разлагая тела погибших организмов, бактерии, грибы и животные участвуют в образовании почвы. От деятельности живых организмов зависит содержание растворенного органического вещества и минеральных солей в природных водах. Организмы могут менять не только химический состав среды, но и ее физические свойства. Например, роющие животные рыхлят почву, перемешивают ее слои и тем самым меняют механический состав.

Таким образом, организмы испытывают воздействие постоянно меняющихся условий среды, и сами изменяют эти условия.

Взаимодействие живых организмов друг с другом и с окружающей их средой посредством обмена веществом, энергией и информацией происходит таким образом, что эта единая система сохраняет устойчивость в течение продолжительного времени.

Примерами природных экосистем являются озеро, лес, пустыня, тундра, суша, океан, биосфера. Более простые экосистемы входят в более сложную организованную, при этом реализуется иерархия организации систем. Важным следствием иерархической организации экосистем является то, что по мере объединения компонентов в более крупные блоки, которые, в свою очередь, объединяются в системы, у этих новых функциональных единиц возникают новые свойства, отсутствовавшие на предыдущем уровне. Такое наличие у системного целого особых свойств, не присущих его подсистемам и блокам, а также сумме элементов, не объединенных системообразующими связями, называют *эмерджентностью*. Краткое определение эмерджентности звучит так: целое больше суммы его частей. Поэтому эмерджентные свойства экологической системы представляют собой не простой переход количества в качество, а являются особой формой интеграции, подчиняющейся иным законам формообра-

зования, функционирования и эволюции. Такие качественно новые, эмерджентные свойства экологического уровня или экологической единицы нельзя предсказать, исходя из свойств компонентов, составляющих этот уровень или единицу. Принцип эмерджентности имеет важное значение для экологического мышления: одно дерево не может составить леса, разрозненные деревья – тоже; лес возникает лишь при определенных условиях – достаточной густоте древостоя, соответствующей флоре и фауне, сформированных сообществах взаимосвязанных организмов, живущих на данной территории, и при других условиях, то есть эмерджентные свойства возникают в результате изменения природы этих компонентов, а не в результате изменения количества этих компонентов.

Таким образом, устройство природы следует рассматривать как системное целое, состоящее из вложенных одна в другую экосистем, высшей из которых является уникальная глобальная экосистема – биосфера. В ее рамках происходит обмен энергией и веществом между всеми живыми и неживыми составляющими в масштабах планеты.

Итак, экосистема является важнейшей структурной единицей устройства окружающего мира. Основу экосистем составляют живое вещество, характеризующееся биотической структурой, и среда обитания, обусловленная совокупностью экологических факторов.

Биотическая структура экосистем

Экосистема основана на единстве живого и неживого вещества. Суть этого единства проявляется в следующем. Из элементов неживой природы, главным образом молекул CO_2 и H_2O , под воздействием энергии солнца синтезируются органические вещества, составляющие все живое на планете. Процесс создания органического вещества в природе происходит одновременно с противоположным процессом – потреблением и разложением этого вещества вновь на исходные неорганические соединения. Совокупность этих процессов протекает в рамках экосистем различных уровней иерархии. Чтобы эти процессы были уравновешены, природа за миллиарды лет отработала определенную струк-

туру живого вещества системы. Движущей силой в любой материальной системе служит энергия. В экосистемы она поступает главным образом от Солнца. Растения за счет содержащегося в них пигмента хлорофилла улавливают энергию излучения Солнца и используют ее для синтеза основы любого органического вещества – глюкозы $C_6H_{12}O_6$. Это есть процесс фотосинтеза. Излишек атомов кислорода выделяется в атмосферу в газообразной форме. Кинетическая энергия солнечного излучения преобразуется, таким образом, в потенциальную энергию, запасенную глюкозой. Из глюкозы вместе с получаемыми из почвы минеральными элементами питания – **биогенами** – образуются все ткани растительного мира – белки, углеводы, жиры, липиды, ДНК, РНК, то есть органическое вещество планеты. Кроме растений продуцировать органическое вещество могут некоторые бактерии. Они создают свои ткани, запасая в них, как и растения, потенциальную энергию из углекислого газа без участия солнечной энергии. Вместо нее они используют энергию, которая образуется при окислении неорганических соединений, например, аммиака, железа и особенно серы (в глубоких океанических впадинах, куда не проникает солнечный свет, но где в изобилии скапливается сероводород, обнаружены уникальные экосистемы). Это так называемая энергия химического синтеза, поэтому организмы называются **хемосинтетиками**. Таким образом, растения и хемосинтетики создают органическое вещество из неорганических составляющих с помощью энергии окружающей среды. Их называют **продуцентами** или автотрофами.

Высвобождение запасенной продуцентами потенциальной энергии обеспечивает существование всех остальных видов живого на планете. Виды, потребляющие созданную продуцентами органику как источник вещества и энергии для своей жизнедеятельности, называются консументами или гетеротрофами. **Консументы** — это самые разнообразные организмы (от микроорганизмов до синих китов): простейшие, насекомые, пресмыкающиеся, рыбы, птицы и, наконец, млекопитающие, включая человека. Консументы, в свою очередь, подразделяются на ряд подгрупп в соответствии с различиями в источниках их питания. Животные, питающиеся непосредственно продуцентами, называются

первичными консументами или **консументами первого порядка**. Их самих употребляют в пищу вторичные консументы. Некоторые виды живых организмов соответствуют нескольким таким уровням. Первичные консументы, питающиеся только растениями, называются растительноядными или фитофагами. **Консументы второго** и более высоких порядков — плотоядные. Виды, употребляющие в пищу как растения, так и животных, относятся к всеядным, например, человек.

Мертвые растительные и животные остатки — опавшие листья, трупы животных, продукты систем выделения — называются **детритом**. Существует множество организмов, специализирующихся на питании детритом. Они называются **детритофагами**. Различают первичных детритофагов, питающихся непосредственно детритом, вторичных и т. п. Наконец, значительная часть детрита в экосистеме, в частности опавшие листья, древесина, в своем исходном виде не поедается животными, а гниет и разлагается в процессе питания ими грибов и бактерий. Поскольку роль грибов и бактерий столь специфична, их обычно выделяют в особую группу детритофагов и называют **редуцентами**. Редуценты служат на Земле санитарами и замыкают биогеохимический круговорот веществ, разлагая органику на исходные неорганические составляющие — углекислый газ и воду и минеральные элементы. Продукты минерализации вновь используются продуцентами.

Таким образом, несмотря на многообразие экосистем, все они обладают структурным сходством. В каждой из них можно выделить фотосинтезирующие растения — продуценты, различные уровни консументов, детритофагов и редуцентов. Они и составляют биотическую структуру экосистем.

Экологические факторы

Природа, в которой обитает живой организм, является средой его обитания. Окружающие условия многообразны и изменчивы. Не все факторы среды с одинаковой силой воздействуют на живые организмы. Отдельные элементы среды, способные прямо или косвенно влиять на живые организмы, получили

название *экологических факторов*. По природе происхождения выделяют абиотические, биотические и антропогенные факторы.

Абиотические факторы

Под абиотическими факторами понимают свойства неживой природы, которые прямо или косвенно влияют на живые организмы. К ним относятся:

- климатические – температурный режим, влажность, давление;
- эдафические – механический состав, воздухопроницаемость, плотность почвы;
- орографические – рельеф, высота над уровнем моря;
- химические – газовый состав воздуха, солевой состав воды, концентрация, кислотность.

Одним из важнейших абиотических факторов является *температура*. Оказывая влияние на многие процессы, в первую очередь, на интенсивность обмена веществ, температура может определять продолжительность жизни, плодовитость организмов и т.д. Крайние пределы колебания температуры, при которых возможна жизнь на Земле, составляет от -50 °С до +90 °С. Пониженные температуры оказывают менее неблагоприятное воздействие на организмы, чем высокие. У каждого вида животных, растений, микроорганизмов в процессе эволюции выработались необходимые приспособления как к низким, так и к высоким температурам. Так, при наступлении холодов многие насекомые зарываются в почву или прячутся под корой деревьев; лягушки зарываются в ил и т.д. В жаркое время года растения испаряют больше воды через устьица, а животные – через кожные покровы или дыхательную систему. Зависимость от температуры внешней среды значительно выше у холоднокровных, или пойкилотермных животных, имеющих непостоянную температуру тела, не обладающих системой активной терморегуляции. К ним относятся рыбы, амфибии, рептилии. Эти животные плохо переносят колебания внешней температуры, поэтому их ареалы относительно ограничены. С наступлением холодов у них снижается обмен веществ, потребление пищи и кислорода, они погружаются в

спячку. Многие виды живых организмов могут впадать в состояние анабиоза. Анабиоз – резкое замедление жизненных процессов при сохранении способности к оживлению. Птицы и млекопитающие меньше зависят от температуры окружающей среды. У них постоянная температура тела за счет более интенсивного обмена веществ, совершенных механизмов терморегуляции, хорошей термоизоляции. Такие животные называются теплокровными, или гомойотермными, они способны переносить неблагоприятные условия в активном состоянии. Хотя в условиях пустыни, при чрезмерном повышении температуры, некоторые животные впадают в спячку.

Режим влажности, так же как и температурный режим, подвержен значительным колебаниям и определяется количеством выпавших осадков. Большинство животных и растений относятся к влаголюбивым организмам, поэтому недостаток влаги служит ограничивающим фактором в их расселении.

Не менее важными являются и другие абиотические факторы: минеральный состав почвы, солёность воды, морские течения, состав воздуха, ветер, магнитное поле Земли и т.д.

Биотические факторы

К ним относятся все формы воздействия живых организмов друг на друга. Все обитающие на Земле организмы находятся в сложных межвидовых и внутривидовых отношениях.

Межвидовые взаимоотношения очень разнообразны, но среди них можно выделить 3 основные группы: нейтрализм, симбиоз и антибиоз.

1. **Нейтрализм**. При этом типе взаимоотношений организмы разных видов мирно сосуществуют на одной территории. Не являясь конкурентами за пищу, жизненное пространство, полового партнера, они не оказывают влияния друг на друга.

2. **Симбиоз** (от греч. symbiosis – сожительство) объединяет очень распространенные и разнообразные формы взаимоотношений организмов двух разных видов (растение – растение, животное – животное, растение – животное

и др.). При этом либо оба партнера, либо один из них получает определенную выгоду.

- **Мутуализм** – одна из форм симбиоза, обязательное взаимовыгодное совместное существование представителей двух разных видов. Например – лишайники – симбиоз грибов и водорослей; сожительство бобовых растений и азотофиксирующих бактерий.

3. **Комменсализм** – это такие взаимоотношения, при которых представитель одного вида извлекает пользу, не принося ни вреда, ни пользы представителю другого вида. При этом возможно нахлебничество, когда, при совместной жизни, один кормится остатками пищи другого. Например, некоторые виды жуков и их личинки живут в муравейниках. Возможно и квартирантство, когда особи одного вида используют для себя жилище представителя другого вида. Например, в норке большой песчанки может обитать более двухсот видов квартирантов, как позвоночных, так и беспозвоночных. Квартирантами могут быть и растения, например, эпифиты, селящиеся на других растениях (прикрепляющиеся к ним, но не питающиеся за их счёт).

- **Протокооперация** – совместное существование, выгодное представителям обоих видов, но не обязательное для них. Например – птицы и копытные; паразиты копытных служат пищей для птиц.

4. **Антибиоз**. Так называют антагонистические взаимоотношения, при которых один вид угнетает другой. Существуют различные формы антагонистических отношений.

- **Хищничество** – один организм (хищник) живет за счёт другого (жертвы), преследуя, убивая и поедая его. Взаимоотношения «хищник-жертва» достаточно противоречивы. С одной стороны, хищник, убивая и поедая жертву, наносит вред популяции организмов-жертв, но, с другой стороны, хищник может оказывать и положительное влияние на состав популяции, т.к. преследует и убивает старых, слабых и больных животных. Так, например, волки охотятся в первую очередь за ослабленными лосями. Уменьшение числа хищников может привести к чрезмерному возрастанию численности жертв.

- **Паразитизм** – форма взаимоотношений, при которой один организм (паразит) живет за счёт другого (хозяина). Хозяин предоставляет паразиту место обитания и является постоянным источником пищи. Паразитизм очень широко распространен в природе – около половины классов животных включают паразитические виды. К паразитам относятся все вирусы, многие бактерии, грибы. Есть паразиты и среди растений. Особенность взаимоотношений «паразит-хозяин» заключается в том, что паразит не должен убивать хозяина, иначе он лишится и дома, и пищи, но паразиты могут вызывать заболевания хозяина. Известно большое количество паразитарных заболеваний человека, таких, например, как малярия, чесотка, аскаридоз и др.

5. **Конкуренция** выражается в угнетении одних особей другими. *Межвидовая конкуренция* наблюдается в том случае, если представители разных видов, обитая на одной территории, обладают сходными потребностями (пища, места для размножения, освещенность и т.д.). В конкурентной борьбе побеждает сильнейший. Помимо межвидовой конкуренции существует и *внутривидовая конкуренция*. Она является ещё более ожесточенной, чем межвидовая, т.к. представители одного вида обладают значительно более сходными потребностями и, кроме конкуренции за пищу, место обитания, размножения, у них ещё возникает борьба за половых партнеров.

Среди процессов взаимодействия, протекающих в экосистемах, помимо указанных, отмечают еще один, называемый "коэволюция". Под *коэволюцией* понимают эволюционные взаимодействия организмов разных видов, не обменивающихся генетической информацией, но тесно связанных биологически. Примерами коэволюции могут являться взаимоотношения в системе "хищник – жертва" или в процессе мутуализма.

Антропогенные факторы

Антропогенные факторы представляют собой все формы деятельности человеческого общества, которые приводят к изменению природы как среды

обитания и других видов и непосредственно сказываются на их жизни. К ним относятся: физические – использование атомной энергии, перемещение в поездах и самолётах, влияние шума и вибрации и др.; химические – использование минеральных удобрений и ядохимикатов, загрязнение оболочек Земли отходами промышленности и транспорта; биологические – продукты питания, организмы, для которых человек может быть средой обитания или источником питания; социальные – связанные с отношениями людей и жизнью в обществе. Воздействие этой группы экологических факторов стремительно возрастает из года в год.

Экологические факторы оказывают на живые организмы воздействия разного рода. Они могут являться:

- раздражителями, которые способствуют появлению приспособительных (адаптивных) физиологических и биохимических изменений (зимняя спячка, фотопериодизм);
- ограничителями, изменяющими географическое распространение организмов из-за невозможности существования в данных условиях;
- модификаторами, которые вызывают морфологические и анатомические изменения организмов;
- сигналами, свидетельствующими об изменениях других факторов среды.

Любой экологический фактор в зависимости от интенсивности воздействия может оказывать благоприятное, неблагоприятное или даже губительное действие на организм. Поэтому для каждого экологического фактора определяется **зона оптимума** (благоприятная интенсивность воздействия), отклонения от которого начинают приводить к угнетению жизнедеятельности организма. Границы, за пределами которых наступает гибель организма, называют **верхними и нижними пределами выносливости**. Факторы, интенсивность которых находится на границе максимума и минимума, называются **ограничивающими факторами**.

Несмотря на многообразие экологических факторов и различную природу их происхождения, существуют некоторые общие правила и закономерности их

воздействия на живые организмы. Для жизни организмов необходимо определенное сочетание условий. Если все условия среды обитания благоприятны, за исключением одного, то именно это условие становится решающим для жизни рассматриваемого организма. Оно ограничивает (лимитирует) развитие организма, поэтому называется **лимитирующим фактором**. Первоначально было установлено, что развитие живых организмов ограничивает недостаток какого-либо компонента, например, минеральных солей, влаги, света и т. п.

В 1840 г. немецкий химик органик Ю. Либих первым экспериментально доказал, что рост растения зависит от того элемента питания, который присутствует в относительно минимальном количестве. Он назвал это явление **законом минимума** (закон Либиха). В современной формулировке закон минимума звучит так: *выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей*.

Однако лимитирующим может быть не только недостаток, но и избыток фактора, например, гибель урожая из-за дождей, перенасыщение почвы удобрениями и т. п. Понятие о том, что наравне с минимумом лимитирующим фактором может быть и максимум, ввел спустя 70 лет после Либиха американский зоолог В. Шелфорд, сформулировавший **закон толерантности**. Согласно закону толерантности лимитирующим фактором процветания популяции (организма) может быть как минимум, так и максимум экологического воздействия, а диапазон между ними определяет величину выносливости (***предел толерантности***) или экологическую валентность организма к данному фактору. Благоприятный диапазон действия экологического фактора называется зоной оптимума (нормальной жизнедеятельности). Чем значительнее отклонение действия фактора от оптимума, тем больше данный фактор угнетает жизнедеятельность популяции. Этот диапазон называется зоной угнетения. Максимально и минимально переносимые значения фактора – это критические точки, за пределами которых существование организма или популяции уже невозможно. Принцип лимитирующих факторов справедлив для всех типов живых организмов – растений, животных, микроорганизмов и относится как к абиотическим,

так и к биотическим факторам. Предел толерантности организма изменяется при переходе из одной стадии развития в другую. Часто молодые организмы оказываются более уязвимыми и требовательными к условиям среды, чем взрослые особи. Наиболее критическим с точки зрения воздействия разных факторов является период размножения: в этот период многие факторы становятся лимитирующими.

Оптимальная зона и пределы выносливости организма по отношению к какому-либо фактору среды могут смещаться в зависимости от того, в каком сочетании действуют одновременно другие факторы. Эта закономерность получила название взаимодействия экологических факторов. Однако взаимная компенсация имеет определенные пределы и полностью заменить один из факторов другим нельзя. Поэтому все условия среды, необходимые для поддержания жизни, играют равную роль, и любой фактор может ограничивать возможности существования организмов – это закон равнозначности всех условий жизни.

Каждый вид живого возник в определенной среде, в той или иной степени приспособился к ней и дальнейшее существование вида возможно лишь в данной или близкой к ней среде. Резкое и быстрое изменение среды жизни может привести к тому, что генетические возможности вида окажутся недостаточными для приспособления к новым условиям. На этом, в частности, основана одна из гипотез вымирания крупных пресмыкающихся с резким изменением абиотических условий на планете: крупные организмы менее изменчивы, чем мелкие, поэтому для адаптации им нужно гораздо больше времени. В связи с этим коренные преобразования природы опасны для ныне существующих видов, в том числе и для самого человека.

Любой живой организм находится постоянно под действием комплекса факторов, приспособляясь к ним. Есть организмы, способные переносить значительные изменения внешних условий, у них широкий диапазон выносливости и их называют *эврибионтами* (от греч. *eury* – широкий). Другие организмы могут существовать лишь в узких пределах колебаний факторов среды.

Это **стенобионты** (от греч. stenos – узкий). Один и тот же вид может быть эврибионтом по одним экологическим факторам и стенобионтом по другим.

Трофическая структура экосистемы

Все живые организмы связаны между собой энергетическими отношениями, поскольку являются объектами питания других организмов. Перенос энергии от ее источника (растений) через ряд организмов называют пищевой (**трофической**) цепью. Травоядные животные (потребители первого порядка) поедают растения, первичные хищники (потребители второго порядка) поедают травоядных, вторичные хищники (потребители третьего порядка) поедают хищников помельче. Таким образом, создаются пищевые цепи из продуцентов и консументов, которые на разных этапах смыкаются с сообществом редуцентов. Отдельные звенья трофической цепи называют трофическими уровнями.

Например, в водоеме продуцентами являются зеленые водоросли. Их поедают мелкие растительноядные ракообразные (дафнии, циклопы) – консументы (потребители) первого порядка. Этих животных потребляют в пищу плотоядные личинки различных водяных насекомых (например, стрекоз). Это консументы (потребители) второго порядка. Личинками питаются мелкие рыбы (например, плотва) – консументы (потребители) третьего порядка. А рыбы становятся добычей щуки – консумента (потребителя) четвертого порядка. Пищевые цепи состоят, как правило, из трех - пяти звеньев.

Пищевые цепи разделяют на два типа. Один тип пищевой цепи начинается с растений и идет к растительноядным животным и далее к хищникам. Это так называемая **цепь выедания** (пастбищная). Другой тип начинается от растительных и животных остатков, экскрементов животных и идет к мелким животным и микроорганизмам, которые ими питаются. В результате деятельности микроорганизмов образуется полуразложившаяся масса – детрит. Такую цепь называют **цепью разложения** (детритной).

Пищевая цепь представляет собой связную линейную структуру из звеньев, каждое из которых связано с соседними звеньями отношениями "пища – по-

требитель". В качестве звеньев цепи выступают группы организмов, например, конкретные биологические виды. Связь между двумя звеньями устанавливается, если одна группа организмов выступает в роли пищи для другой группы. Первое звено цепи не имеет предшественника, то есть организмы из этой группы в качестве пищи не используют другие организмы, являясь продуцентами. Чаще всего на этом месте находятся растения, грибы, водоросли. Организмы последнего звена в цепи не выступают в роли пищи для других организмов.

Основу каждой цепи питания составляют виды-продуценты – автотрофные организмы, преимущественно зелёные растения, синтезирующие органическое вещество в процессе фотоосинтеза, а также серные, водородные и другие бактерии, использующие для синтеза органических веществ энергию окисления химических веществ – хемосинтетики. Следующие звенья занимают виды-консументы – гетеротрофные организмы, потребляющие органические вещества. Первичными консументами являются растительноядные животные, питающиеся травой, семенами, плодами, подземными частями растений – корнями, клубнями, луковицами и даже древесиной (некоторые насекомые). Ко вторичным консументам относят плотоядных животных, в свою очередь подразделяющихся на две группы: питающихся массовой мелкой добычей и активных хищников, нападающих нередко на добычу крупнее самого хищника. В подавляющем большинстве случаев питание этих консументов носит смешанный характер, включая и некоторое количество растительной пищи. Вместе с тем и растительноядные животные потребляют какое-то количество животной пищи, получая этим путём необходимые им незаменимые аминокислоты животного происхождения. Наконец, организмы, называемые сапрофитами, преимущественно грибы и бактерии, получают необходимую энергию, разлагая мёртвое органическое вещество. Положение вида (или отдельных фаз его развития) в цепи питания и его отношения с партнёрами, представляющими собой выше- и нижележащие звенья, определяют его *экологическую нишу*. Один вид может своими отдельными популяциями или возрастными группами входить в несколько цепей питания, объединяя их в более сложные комплексы.

Линейные пищевые цепи – большая редкость в природе. Как правило, пищевые цепи в экосистеме тесно переплетаются. Обычно для каждого звена цепи можно указать не одно, а несколько других звеньев, связанных с ним отношением "пища – потребитель". Так траву едят не только коровы, но и другие животные, а коровы являются пищей не только для человека. Совокупность пищевых связей в экосистеме образует пищевые сети, в которых многие консументы служат пищей нескольким членам экосистемы. В то же время некоторые животные могут принадлежать сразу к нескольким трофическим уровням, так как питаются и растительной, и животной пищей, то есть являются всеядными (например, медведь).

Из-за сложной структуры пищевой сети исчезновение вида, как правило, почти не сказывается на экосистеме. Питавшиеся особями этого вида организмы находят другие источники пищи. А пищу, которую потребляли животные исчезнувшего вида, начинают использовать другие потребители. Это обеспечивает экосистеме длительное и устойчивое существование. И чем богаче видовая структура экосистемы, тем она устойчивее.

В некоторых случаях в трофической сети можно сгруппировать отдельные звенья по уровням таким образом, что звенья одного уровня выступают для следующего уровня только в качестве пищи. Такая группировка называется **трофическими уровнями**.

Пищевые сети, возникающие в экосистеме, имеют структуру, для которой характерно определенное число организмов на каждом трофическом уровне. Замечено, что число организмов прямо пропорционально уменьшается при переходе с одного трофического уровня на другой. Такая закономерность получила название "правила экологической пирамиды".



Рис. 30. Экологическая пирамида

Для каждого трофического уровня характерна своя биомасса – суммарная масса организмов какой-либо группы. В пищевых цепях биомасса организмов на разных трофических уровнях различна: биомасса продуцентов (первый трофический уровень) значительно выше, чем биомасса консументов – растительноядных животных (второй трофический уровень). Биомасса каждого из последующих трофических уровней пищевой цепи также прогрессивно уменьшается. Эта закономерность получила название **пирамиды биомасс**. В водных экосистемах биомасса продуцентов может оказаться меньшей, чем биомасса консументов, а иногда и редуцентов. В этом случае пирамида биомасс будет *перевернутой*.

Аналогичную закономерность можно выявить при рассмотрении передачи энергии по трофическим уровням, то есть в **пирамиде энергии**. Растения усваивают в процессе фотосинтеза лишь незначительную часть солнечной энергии. Растительноядные животные, составляющие второй трофический уровень, усваивают лишь некоторую часть (20-60 %) от поглощенного корма. Усвоенная пища идет на поддержание процессов жизнедеятельности организмов животных и рост. Организмы третьего трофического уровня (хищные животные) при поедании растительноядных животных вновь теряют большую часть заключенной в пище энергии. Количество энергии на последующих трофических уровнях вновь прогрессивно уменьшается. Результатом этих потерь энергии является небольшое число (три – пять) трофических уровней в пищевой цепи.

Подсчитано, что с одного трофического уровня на другой передается лишь около 10% энергии. Эта закономерность получила название **"правило десяти процентов"**.

Таким образом, пирамида чисел отражает число особей в каждом звене пищевой цепи. Пирамида биомасс отражает количество образованного на каждом звене органического вещества – его биомассу. Пирамида энергии показывает количество энергии на каждом трофическом уровне.

Динамика экосистем

Все экосистемы эволюционируют во времени. Последовательная смена экосистем называется *экологической сукцессией*. Сукцессия происходит, главным образом, под влиянием процессов, протекающих внутри сообщества при взаимодействии с окружающей средой. **Первичная сукцессия** начинается с освоения среды, которая до этого не была обитаема: разрушенная горная порода, скала, песчаная дюна и т.д. Здесь велика роль первых поселенцев: бактерий, цианобактерий, лишайников, водорослей. Выделяя продукты жизнедеятельности, они изменяют материнскую породу, разрушают ее и способствуют почвообразованию. Отмирая, первичные живые организмы обогащают поверхностный слой органическими веществами, что позволяет поселяться другим организмам. Они постепенно создают условия для все большего разнообразия организмов. Сообщество растений и животных усложняется, пока не достигает определенного равновесия со средой. **Вторичная сукцессия** развивается на месте уже имевшегося ранее сформированного сообщества, например, на месте пожара или заброшенного поля. На пепелище поселяются светолюбивые растения, под их пологом развиваются теневыносливые виды. Появление растительности улучшает состояние почвы, на которой начинают произрастать уже другие виды, вытесняя первых поселенцев. Вторичная сукцессия происходит во времени и, в зависимости от почвы, может быть быстрой или медленной.

Смена экосистем может происходить и под влиянием человека (антропогенного фактора). Хозяйственная деятельность человека является мощным фактором изменения экосистем. Большие изменения происходят, например, в "зеленых зонах" вокруг городов, которые используются для отдыха горожан. Растительность такой территории постоянно вытаптывается людьми, гуляющими по лесу, собирающими ягоды и грибы. Надземные органы растений травмируются, почва уплотняется, снижается ее способность к удержанию влаги. Все эти факторы отрицательно влияют на лесные травы, у которых корневища располагаются прямо под лесной подстилкой. Сильное вытаптывание повреждает подрост деревьев. Очень сильно изменяет луговые, степные и пустынные экоси-

стемы интенсивный выпас скота. Животные поедают определенные виды трав, что приводит к распространению непоедаемых растений. Снижается обилие ценных в кормовом отношении злаков. Многие растения не успевают зацвести и дать семена. Уменьшается количество видов, упрощается сообщество. Почва, не сдерживаемая корнями, начинает размываться потоками воды или развеиваться ветром. Разрушение почвы приводит к обеднению среды питательными элементами и водой, что резко ухудшает условия жизни растений и снижает их продуктивность.

Агроценозы – искусственно созданные и поддерживаемые человеком экосистемы (поля, сенокосы, парки, сады, огороды, лесные посадки). Их создают для получения сельскохозяйственной продукции. Агроценозы обладают плохими динамическими качествами, малой экологической надежностью, но характеризуются высокой урожайностью. Занимая примерно 10 % площади суши, агроценозы ежегодно производят 2,5 млрд. т сельскохозяйственной продукции. Как правило, в агроценозе культивируется один или два вида растений, поэтому взаимосвязи организмов не могут обеспечить устойчивость такого сообщества. Действие естественного отбора ослаблено человеком. Искусственный отбор идет в направлении сохранения организмов с максимальной продуктивностью. Кроме солнечной энергии в агроценозе присутствует и другой источник – минеральные и органические удобрения, вносимые человеком. Основная часть питательных веществ постоянно выносится из круговорота в качестве урожая. Таким образом, круговорот веществ не осуществляется. В агроценозе, как и в биоценозе, складываются пищевые цепи. Обязательным звеном в этой цепи является человек. Причем здесь он выступает как консумент, но на этом пищевая цепь прерывается. Агроценозы очень неустойчивы и без участия человека существуют от 1 года (зерновые, овощные) до 20–25 лет (плодово-ягодные).

Смена биогеоценозов под воздействием антропогенного фактора является самым быстрым процессом. Она происходит за несколько лет, а часто скачком. К таким скачкообразным сменам относятся вырубка лесов, распашка земель с созданием агроценозов, строительство водохранилищ, когда сухопутные экосистемы превращаются в водные.

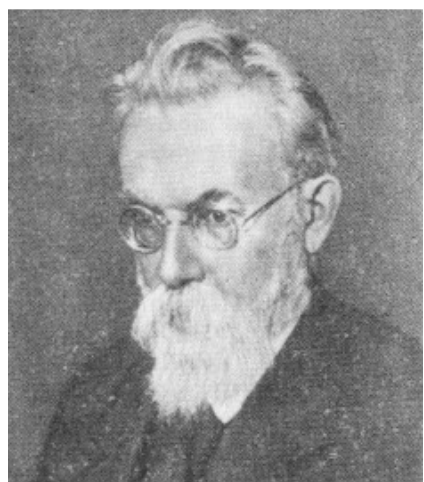
Вопросы для самоконтроля:

1. Что называется экосистемой? В чем ее отличие от биогеоценоза?
2. Сформулируйте принцип эмерджентности
3. Как организмы влияют на окружающую среду? Приведите примеры.
4. В чем заключается системность природы?
5. Как классифицируют экологические факторы? Охарактеризуйте основные их виды.
6. Сформулируйте принцип толерантности. Отличается ли экологическая ниша от пределов толерантности? Ответ поясните.
7. Приведите примеры трофических цепей. Укажите тип цепи и функции всех ее участников.
8. Назовите известные вам экологические пирамиды, сформулируйте правила, которым они подчиняются.
9. Приведите примеры перевернутых пирамид биомасс. Почему они характерны для водных экосистем? Постройте схему такой пирамиды.
10. Перечислите этапы эволюции экосистем. Приведите примеры.
11. Приведите примеры, подтверждающие влияние экологических факторов на живые организмы.
12. Чем отличаются агроценозы от других экосистем?
13. Приведите примеры существующих в вашем регионе экосистем. Проанализируйте возможности их дальнейшей эволюции.

10. БИОСФЕРА

В эру научно-технического прогресса особое значение приобретают знания о жизненных процессах на Земле в целом. Важную роль в этих процессах играют живые организмы. За миллиарды лет, прошедшие с момента образования нашей планеты, они наполнили атмосферу кислородом и азотом, очистили её от углекислого газа, сформировали отложения известняка, нефти, природного газа. В процессе эволюции на Земле образовалась особая оболочка – биосфера (греч. *bios* "жизнь"). Этот термин первым ввёл в 1875 г. австрийский геолог Э. Зюсс, а учение о биосфере было создано в 1926 г. русским академиком В. И. Вернадским.

Первоначально под термином "биосфера" подразумевалась только сово-



Владимир Иванович
Вернадский

купность живых организмов, обитающих на нашей планете, хотя иногда и указывалась их связь с географическими, геологическими и космическими процессами, но при этом скорее обращалось внимание на зависимость живой природы от сил и веществ неорганической природы. Даже сам автор понятия Э. Зюсс в своей книге "Лик Земли" (1909 г.), опубликованной спустя почти тридцать лет после введения термина, не замечал обратного

воздействия биосферы и определял ее как "совокупность организмов, ограниченную в пространстве и во времени и обитающую на поверхности Земли".

В. И. Вернадский впервые рассмотрел все живые организмы Земли как единый фактор, вовлеченный в круговорот веществ в природе, аккумулирующий солнечную энергию и определяющий геологические процессы Земли. В основе его учения лежат представления о планетарной геохимической роли живого вещества и о самоорганизованности биосферы.

Биосфера – совокупность частей земной оболочки (лито-, гидро- и атмосфера), которая заселена живыми организмами, находится под их воздействием

и занята продуктами их жизнедеятельности. Биосфера является одной из геологических оболочек Земли или геосфер. На Земле также различают литосферу – твёрдую наружную оболочку Земли, состоящую из осадочных пород и расположенных под ними гранитов и базальтов, гидросферу, включающую в себя все океаны, моря, озёра и реки, и атмосферу – газовую оболочку Земли. В состав биосферы входят верхние слои литосферы, нижний слой атмосферы (тропосфера) и вся гидросфера, связанные между собой сложными круговоротами веществ и энергии.

Нижний предел жизни на Земле (до глубины 3 км на суше и 1-2 км ниже дна океана) ограничен высокой температурой земных недр, верхний предел (20 км) – жёстким излучением ультрафиолетовых лучей (всё, что находится на высоте ниже 20 км, защищено от губительного излучения озоновым слоем). Тем не менее, на границах биосферы можно найти, в основном, лишь микроорганизмы (обычно в виде спор); наибольшая же концентрация биомассы наблюдается у поверхности суши и океана, в местах соприкосновения оболочек.

Типы вещества в биосфере

В книге "Химическое строение биосферы Земли и её окружения" В.И. Вернадский говорит о следующих типах вещества, слагающих биосферу:

- **Живое вещество** – вся совокупность тел живых организмов, населяющих Землю.
- **Биогенное вещество** – вещество создаваемое и перерабатываемое жизнью (каменный уголь, битумы, известняк, нефть и т. д.).
- **Косное вещество** – в образовании которого жизнь не участвует; твердое, жидкое и газообразное.
- **Биокосное вещество**, которое создается одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя динамически равновесные системы тех и других. Таковы почва, кора выветривания и т. д. Организмы в них играют ведущую роль.
- Вещество, находящееся в **радиоактивном распаде**.

- **Рассеянные атомы**, непрерывно создающиеся из всякого рода земного вещества под влиянием космических излучений.
- Вещество **космического происхождения**.

Центральным в концепции биосферы является понятие о живом веществе, которое В.И. Вернадский определяет как совокупность живых организмов. Кроме растений и животных, В.И. Вернадский включает сюда и человечество. Будучи определяющим компонентом биосферы живое вещество может существовать и развиваться только в рамках целостной системы биосферы. В. И. Вернадский считал, что живые организмы являются функцией биосферы и теснейшим образом материально и энергетически с ней связаны, являются огромной геологической силой, ее определяющей.

Вся совокупность живых организмов планеты составляет биомассу Земли. Она равна $2,4 \cdot 10^{12}$ т сухой массы (около 0,01 % массы всей биосферы), из которой 97 % приходится на растения, а 3 % – на животных и микроорганизмы. В настоящее время на Земле известно несколько миллионов видов живых организмов. Вся биомасса представляет собой живое вещество, обладающее способностью расти, размножаться и расселяться по планете. Размножение определяет плотность жизни. Она неодинакова в различных средах и на поверхности Земли. Основная биомасса сосредоточена на континентах – 99,8 %. Если всю массу живого вещества распределить по всей поверхности планеты, то получится слой всего в полтора сантиметра. По В. И. Вернадскому эта "пленка жизни", составляющая менее 10^{-6} массы других оболочек Земли, является "одной из самых могущественных геохимических сил нашей планеты". В состав живого вещества входят как органические (в химическом смысле), так и неорганические, или минеральные, вещества. На протяжении органической эволюции живые организмы тысячекратно пропустили через свои органы, ткани, клетки, кровь всю атмосферу, весь объем мирового океана, огромную массу минеральных веществ.

Специфика живого вещества заключается в следующем:

- Живое вещество биосферы характеризуется огромной свободной энергией.

- Резкое отличие между живым и неживым веществом биосферы наблюдается в скорости протекания химических реакций: в живом веществе реакции идут в тысячи и миллионы раз быстрее.
- Отличительной особенностью живого вещества является то, что слагающие его индивидуальные химические соединения – белки, ферменты и пр. – устойчивы только в живых организмах (в значительной степени это характерно и для минеральных соединений, входящих в состав живого вещества).
- Живое вещество обладает произвольным движением, в значительной степени саморегулируемым. В.И. Вернадский выделял две специфические формы движения живого вещества: а) *пассивную*, которая создается размножением и присуща как животным, так и растительным организмам; б) *активную*, которая осуществляется за счет направленного перемещения организмов (она характерна для животных и в меньшей степени для растений). Живому веществу также присуще стремление заполнить собой все возможное пространство.
- Живое вещество обнаруживает значительно большее морфологическое и химическое разнообразие, чем неживое. При этом, вся совокупность тел живых организмов, населяющих Землю, физико-химически едина, вне зависимости от их систематической принадлежности (закон физико-химического единства живого вещества В. И. Вернадского).
- В отличие от неживого абиогенного вещества живое вещество не бывает представлено исключительно жидкой или газовой фазой. Тела организмов построены во всех трех фазовых состояниях.
- Живое вещество представлено в биосфере в виде дисперсных тел – индивидуальных организмов. Причем, будучи дисперсным, живое вещество никогда не находится на Земле в морфологически чистой форме – в виде популяций организмов одного вида: оно всегда представлено биоценозами.
- Характерным для живого вещества является наличие эволюционного процесса, т.е. воспроизводство живого вещества происходит не по типу абсо-

лутного копирования предыдущих поколений, а путем морфологических и биохимических изменений.

Функции живого вещества

Живое вещество в биосфере выполняет следующие функции: энергетическую, концентрационную, деструктивную, газовую, средообразующую.

Энергетическая функция

Энергетическая функция выполняется, прежде всего, растениями, которые в процессе фотосинтеза аккумулируют солнечную энергию в виде разнообразных органических соединений. Чтобы биосфера могла существовать и развиваться, ей необходима энергия. Собственных источников энергии она не имеет и может потреблять энергию только от внешних источников. Главным источником для биосферы является Солнце. Энергетический вклад других поставщиков (внутреннее тепло Земли, энергия приливов, излучение космоса) в функционирование биосферы ничтожно мал (около 0,5% от всей энергии, поступающей в биосферу). Почти 99% солнечной энергии, поступившей в биосферу, поглощается атмосферой, гидросферой и литосферой, а также участвует в вызванных ею физических и химических процессах (движение воздуха и воды, выветривание и др.) Только около 1% накапливается на первичном звене ее поглощения и передается потребителям уже в концентрированном виде. Без этого процесса накопления и передачи энергии живым веществом невозможно было бы развитие жизни на Земле и образование современной биосферы.

Основным процессом, в котором аккумулируется солнечная энергия, является фотосинтез. В результате этого процесса растительность земного шара ежегодно усваивает около двухсот миллиардов тонн углекислого газа и выделяет в атмосферу примерно сто сорок пять миллиардов тонн свободного кислорода, при этом образуется более ста миллиардов тонн органического вещества. Одновременно с накоплением органического вещества и продуцированием кислорода растения поглощают часть солнечной энергии и удерживают ее в био-

сфере. Ежегодно фотосинтезирующие организмы суши и океана связывают около $3 \cdot 10^{18}$ кДж солнечной энергии, что примерно в десять раз больше той энергии, которая используется человечеством.

В отличие от зеленых растений некоторые группы бактерий синтезируют органическое вещество за счет не солнечной энергии, а энергии, выделяющейся в процессе реакций окисления серных и азотных соединений. Этот процесс называется хемосинтезом. В накоплении органического вещества в биосфере он, по сравнению с фотосинтезом, играет ничтожно малую роль. Внутри экосистемы энергия в виде пищи распределяется между животными. Синтезированные зелеными растениями и хеmobактериями органические вещества, последовательно переходя от одних организмов к другим в процессе их питания, переносят заключенную в них энергию. Этот последовательный и упорядоченный поток энергии является следствием энергетической функции живого вещества в биосфере.

Концентрационная функция

Избирательное накопление в ходе жизнедеятельности живых организмов определенных веществ. Выделяют два типа концентраций химических элементов живым веществом: а) массовое повышение концентраций элементов в среде, насыщенной этим элементом, например, серы и железа много в живом веществе в районах вулканизма; б) специфическую концентрацию того или иного элемента вне зависимости от среды.

Концентрационная функция проявляется в биогенной миграции атомов, которые сначала концентрируются в живых организмах в процессе синтеза органических веществ, а затем, после их отмирания и минерализации, переходят вновь в неживую природу. Следствием концентрационной функции живых организмов являются скопления химических соединений в определенных местах земной коры, накопление полезных ископаемых, например, известняка, торфа, каменного угля.

Способность концентрировать элементы из разбавленных растворов – это характерная особенность живого вещества. Наиболее активными концентраторами многих элементов являются микроорганизмы. Например, в продуктах жизнедеятельности некоторых из них по сравнению с природной средой содержание марганца увеличено в 1200 тыс. раз, железа – в 65 тыс., ванадия – в 420 тыс., серебра – в 240 тыс. раз.

Для построения своих скелетов или покровов активно концентрируют рассеянные минералы морские организмы. Существуют кальциевые организмы – известковые водоросли, моллюски, кораллы, иглокожие, и т. п. и кремниевые – диатомовые водоросли, кремниевые губки, радиолярии. Особого внимания заслуживает способность морских организмов накапливать микроэлементы, тяжелые металлы, в том числе ядовитые (ртуть, свинец, мышьяк), радиоактивные элементы. В теле беспозвоночных и рыб их концентрация может в сотни тысяч раз превосходить содержание в морской воде. Вследствие этого морские организмы полезны как источник микроэлементов, но вместе с тем употребление их в пищу может грозить отравлением тяжелыми металлами или быть опасным в связи с повышенной радиоактивностью.

Деструктивная функция

Минерализация органических веществ, разложение отмершей органики до простых неорганических соединений, химическое разложение горных пород, вовлечение образовавшихся минералов в биотический круговорот определяет деструктивную (разрушительную) функцию живого вещества. Эту функцию в основном выполняют грибы, бактерии. Мертвое органическое вещество разлагается до простых неорганических соединений (углекислого газа, воды, сероводорода, метана, аммиака и т. д.), которые вновь используются в начальном звене круговорота. Этим занимается специальная группа организмов – редуценты (деструкторы).

Особо следует сказать о химическом разложении горных пород. Благодаря живому веществу биотический круговорот пополняется минералами, высво-

бождаемыми из литосферы. Сильнейшее химическое воздействие на горные породы растворами целого комплекса кислот – угольной, азотной, серной и разнообразных органических оказывают бактерии, сине-зеленые водоросли, грибы и лишайники. Разлагая с их помощью те или иные минералы, организмы избирательно извлекают и включают в биотический круговорот важнейшие питательные элементы – кальций, калий, натрий, фосфор, кремний, микроэлементы. Общая масса зольных элементов, вовлекаемая ежегодно в биотический круговорот только на суше, составляет около восьми миллиардов тонн, что в несколько раз превышает массу продуктов извержения всех вулканов мира на протяжении года. Благодаря жизнедеятельности организмов-деструкторов создается уникальное свойство почв – их плодородие.

Газовые функции

Газовые функции заключаются в участии живых организмов в миграции газов и их превращениях. В зависимости от того, о каких газах идет речь, выделяется несколько газовых функций.

1. Кислородно-диоксидуглеродная – создание основной массы свободного кислорода на планете. При фотосинтезе растения выделяют кислород, поглощая углекислый газ. А в процессе дыхания кислород идет на окисление органических веществ, при этом выделяется углекислый газ.

2. Диоксидуглеродная, не зависящая от кислородной – образование биогенной угольной кислоты как следствие дыхания животных, грибов и бактерий.

3. Озонная и пероксидводородная – образование озона (и, возможно, пероксида водорода). Биогенный кислород, переходя в озон, предохраняет жизнь от разрушительного действия радиации Солнца. Выполнение этой функции вызвало образование защитного озонового экрана.

4. Азотная – создание основной массы свободного азота тропосферы за счет выделения его азотовыделяющими бактериями при разложении органического вещества.

5. Углеводородная – осуществление превращений многих биогенных газов, к числу которых относятся, например, природный газ, терпены, содержащиеся в эфирных маслах.

Вследствие выполнения живым веществом газовых функций в течение геологического развития Земли сложились современный химический состав атмосферы с уникально высоким содержанием кислорода и низким содержанием углекислого газа, а также умеренные температурные условия.

Средообразующая функция

Живое вещество преобразует физико-химические параметры среды в условия, благоприятные для существования организмов. Например, леса регулируют поверхностный сток, увеличивают влажность воздуха, обогащают атмосферу кислородом.

Средообразующая функция – совместный результат всех рассмотренных выше функций живого вещества: энергетическая функция обеспечивает энергией все звенья биологического круговорота; деструктивная и концентрационная способствуют извлечению из природной среды и накоплению рассеянных, но жизненно важных для организмов элементов.

Средообразующие функции живого вещества создали и поддерживают баланс вещества и энергии в биосфере, обеспечивая стабильность условий существования организмов, в том числе человека. В результате средообразующей функции в географической оболочке произошли следующие важнейшие события: был преобразован газовый состав первичной атмосферы; изменился химический состав вод первичного океана; образовалась толща осадочных пород в литосфере; на поверхности суши возник плодородный почвенный покров.

Биогенная миграция химических элементов

В организмах содержатся все известные сегодня химические элементы. Если некоторые из них – водород, кислород, углерод, азот, фосфор и другие – являются основой жизни, то другие – рубидий, платина, уран – имеются в орга-

низмах в очень малых количествах. Организмы участвуют в миграции химических элементов как прямо (выделение кислорода в атмосферу, окисление и восстановление различных веществ в почвах и гидросфере), так и косвенно (восстановление сульфатов, окисление соединений железа, марганца и других элементов). Биогенная миграция атомов вызвана тремя основными процессами: обменом веществ, ростом и размножением организмов.

Работа живого вещества в биосфере достаточно многообразна. По Вернадскому, работа живого вещества в биосфере может проявляться в двух основных формах:

- а) химической (биохимической) – ***I род геологической деятельности;***
- б) механической – ***II род*** такой деятельности.

Биогенная миграция атомов I рода проявляется в постоянном обмене вещества между организмами и окружающей средой в процессе построения тела организмов, переваривания пищи. Биогенная миграция атомов II рода заключается в перемещении вещества организмами в ходе его жизнедеятельности (при строительстве нор, гнезд, при заглублении организмов в грунт), перемещении самого живого вещества, а также пропускание неорганических веществ через желудочный тракт грунтоедов, илоедов, фильтраторов.

Для понимания той работы, которую совершает живое вещество в биосфере, очень важными являются три основных положения, которые Владимир Иванович называл "биогеохимическими принципами". В формулировке В.И. Вернадского они звучат следующим образом:

- ***I принцип:*** "Биогенная миграция атомов химических элементов в биосфере всегда стремится к максимальному своему проявлению".
- ***II принцип:*** "Эволюция видов в ходе геологического времени, приводящая к созданию форм жизни устойчивых в биосфере, идет в направлении, увеличивающем биогенную миграцию атомов биосферы". В другой формулировке этот принцип звучит так: "При эволюции видов выживают те организмы, которые своею жизнью увеличивают биогенную геохимическую энергию".

- **III принцип:** "В течение всего геологического времени, с криптозооя, заселение планеты должно было быть максимально возможное для всего живого вещества, которое тогда существовало".

I биогеохимический принцип тесно связан со способностью живого вещества неограниченно размножаться в оптимальных условиях. Следствием этого и является максимальное проявление биогенной миграции атомов в биосфере.

II биогеохимический принцип затрагивает вопрос о направленности эволюции организмов. Преимущества в ходе эволюции получают те организмы, которые приобрели способность усваивать новые формы энергии или "научились" полнее использовать химическую энергию, запасенную в других организмах. В ходе биологической эволюции, таким образом, увеличивается КПД биосферы в целом. На основании расчетов В.В. Алексеев пришел к выводу о том, что "эволюция должна идти в направлении увеличения скорости обмена веществом в системе".

III биогеохимический принцип связан с повсеместным распространением или "давлением" жизни. Этот фактор обеспечивает безостановочный захват живым веществом любой территории, где возможно нормальное функционирование живых организмов.

В соответствие с обобщенным "законом Вернадского", сформулированным А.И. Перельманом "миграция химических элементов на земной поверхности и в биосфере в целом осуществляется или при непосредственном участии живого вещества (биогенная миграция) или же она протекает в среде, геохимические особенности которой (O_2 , CO_2 , H_2S и т.д.) преимущественно обусловлены живым веществом как тем, которое в настоящее время населяет данную систему, так и тем, которое действовало на Земле в течение всей геологической истории".

Круговорот веществ и поток энергии в биосфере

Специфическая черта биосферы как особой оболочки Земли – непрерывно происходящий в ней круговорот веществ, регулируемый деятельностью живых организмов.

Все живые организмы находятся во взаимосвязи с неживой природой и включаются в непрерывный круговорот веществ и энергии. В результате происходит биогенная миграция атомов. Необходимые для жизни организмов химические элементы переходят из внешней среды в организм. При разложении органических веществ эти элементы вновь возвращаются в окружающую среду.

Благодаря сбалансированному круговороту газов состав атмосферы поддерживается на постоянном уровне. Атмосфера имеет биогенное происхождение. В **воздушный круговорот** включается 98,3 % всех веществ.

Вода также втягивается в круговорот. В процессе фотосинтеза она используется для синтеза органических веществ, а при дыхании и разложении органических остатков выделяется в окружающую среду. В ней растворяются минеральные соли и органические вещества, необходимые для усвоения живыми организмами. Через водную среду проходит круговорот натрия, магния, кальция, железа, серы и других элементов, которые в общей сложности составляют 1,7 % от общего количества веществ, включаемых в круговорот.

В результате **круговорота веществ** происходит непрерывное перемещение химических элементов из живых организмов в неживую природу и обратно. Круговорот веществ состоит из двух противоположных процессов, которые связаны с **аккумуляцией** элементов в живых организмах и **минерализацией** в результате их разложения. Причем образование живого вещества преобладает на поверхности Земли, а минерализация – в почве и морских глубинах. Последовательные переходы вещества из одной фазы в другую совершаются бесчисленное число раз. Так, например, ежегодно проходит через органическую фазу и возвращается в неорганическую 1/7 часть всего углекислого газа и 1/4500 часть кислорода атмосферы; подсчитано, что вся вода оборачивается за 2 млн. лет.

Миграция веществ замкнута в циклы, компонентами которых являются тела живой и неживой природы. Цикличность процессов обеспечивает непрерывное существование биосферы. Круговороты веществ называются **биогеохи-**

мическими циклами. Существование этих циклов обеспечивается энергией Солнца.

Фотосинтез, хемосинтез, дыхание и брожение – основные процессы, благодаря которым поток энергии проходит через организмы. Первые два процесса обеспечивают синтез органических веществ за счет энергии света (фотосинтез) и окисления неорганических веществ (хемосинтез). В ходе дыхания и брожения органические вещества расщепляются, а заключенная в них энергия используется живыми организмами, но в конечном итоге переходит в тепло. Разность между скоростью фотосинтеза и скоростью дыхания фотосинтезирующих организмов называется чистой первичной продукцией. В чистую первичную продукцию переходит всего около 0,1% солнечной энергии, достигающей поверхности Земли. Однако за год абсолютное количество чистой первичной продукции составляет $6 \cdot 10^{20}$ калорий, что соответствует 165 млрд. т органического вещества.

Круговороты веществ составляют основу динамики биосферы. Согласованность скоростей круговоротов, высокая степень замкнутости циклов являются важным условием поддержания динамической устойчивости биосферы, т.е. такой устойчивости, благодаря которой биосфера ведет себя подобно живому существу.

Космические факторы развития биосферы

В.И. Вернадский в своих трудах о биосфере говорил, что Земля, будучи пространственно-временной ничтожной частью Млечного пути, материально и энергетически непрерывно в ходе времени связана и с Солнечной системой, и с галактикой.

Исходной основой существования биосферы и происходящих в ней биогеохимических процессов является астрономическое положение нашей планеты и в первую очередь ее расстояние от Солнца и наклон земной оси к эклиптике, или к плоскости земной орбиты. Это пространственное расположение Земли определяет в основном климат на планете, а последний в свою очередь – жиз-

ненные циклы всех существующих на ней организмов. Солнце является основным источником энергии биосферы и регулятором всех геологических, химических и биологических процессов на нашей планете.

Влияние космоса на развитие биосферы Земли и ее экологических систем определяется следующими факторами: гравитацией, поступлением на Землю космического вещества и солнечным излучением.

Солнечная система – гигантский механизм, в котором движением управляет сила гравитации. Под влиянием гравитации происходит движение Земли по орбите и ее вращение вокруг своей оси. От этого зависят земной год, времена года, смена дня и ночи и их длительность. Этим обуславливаются не только основные ритмы на планете, но и ее термодинамика.

Под влиянием притяжения Луны и Солнца происходят морские приливы и отливы, которые оказывают непосредственное воздействие на формирование прибрежных экосистем. В геологическом времени приливные силы изменяют орбитальные параметры Земли: сокращают время суточного вращения Земли (так, в кембрии было около 400 дней в году), увеличивают наклон эклиптики к экватору.

Гравитационное поле Земли – постоянно действующий фактор для всех процессов, происходящих на ней. Оно определяет распределение вещества Земли: более тяжелое опускается вниз, а легкое поднимается вверх; вода течет вниз по уклону; происходит выветривание горных массивов и накопление осадков. Движение атмосферы и океана контролируется силой градиента давления и эффектом вращения Земли. Формирование и эволюция оболочек планеты являются, главным образом, результатом гравитационной дифференциации вещества по плотности.

Поступление космического вещества на Землю, также обусловленное гравитацией, в ряде случаев объясняет возможность катастрофических изменений условий жизнеобитания на поверхности Земли. С метеоритом диаметром около 10 км, упавшим 65 млн. лет тому назад и образовавшим Мексиканский

залив, связывают вымирание динозавров. Выделившаяся при этом энергия в 10 млн. раз превысила энергию взрыва атомной бомбы в Хиросиме.

Наибольшее значение для биосферы Земли имеет солнечная энергия, которая возбуждает движение атмосферы и океанических течений, поддерживает все жизненные процессы.

На экологическую ситуацию Земли и отдельных ее регионов большое влияние оказывает совокупность физических процессов, происходящих на Солнце, в частности – изменение величины солнечной активности. Одно из ее проявлений – возникновение так называемых солнечных пятен – областей сильных магнитных полей, протуберанцев и хромосферных вспышек, представляющих собой мощное излучение возбужденных электронов, ионизированных металлов, атомов газов. Солнечная активность подвержена циклическим возбуждениям с периодом в среднем порядка 11 лет. Но существуют также и более длиннопериодные циклы, в частности 22-х, 80-90- летние. А. Л. Чижевский был первым, кто заговорил о таком виде солнечно-земных связей. Процессы, происходящие в биосфере Земли, зависят от величины и направленности процессов, происходящих на Солнце.



Александр Леонидович
Чижевский

С циклическими изменениями Солнечной активности связано проявление многолетних биологических циклов. Изучением влияния изменений Солнечной активности на живые организмы Земли занимается *гелиобиология* – наука, основы которой были заложены в начале 1920-х годов А.Л. Чижевским. Как показали обширные исторические исследования, проведенные Чижевским, имеется несомненная связь между циклами Солнечной активности и динамикой войн и других социальных потрясений, вспышек эпидемий и эпизоотий и массой других явлений на Земле.

Солнце влияет на следующие факторы:

- эпидемиологическую обстановку на Земле;
- количество разного рода стихийных бедствий (тайфуны, землетрясения, наводнения и т. д.);
- на количество автомобильных и железнодорожных аварий.

Максимум всего этого приходится на годы активного Солнца.

Вопросы для самоконтроля:

1. Почему учение Вернадского о биосфере на сегодняшний день столь актуально?
2. Почему человек рассматривается в качестве важнейшей геохимической силы?
3. Назовите основные типы вещества в биосфере и приведите примеры.
4. В чем вы видите различия между живым и косным веществом?
5. Перечислите основные функции, выполняемые живым веществом в биосфере. В чем важность этих функций?
6. Сформулируйте основные биогеохимические принципы.
7. Что понимают под биогенной миграцией атомов? Как она реализуется?
8. Какие круговороты протекают в биосфере? Составьте схемы известных вам круговоротов.
9. В чем проявляется влияние космических факторов на биосферу? Насколько оно велико?

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян Н.А. Человек и биосфера. – М.: Знание, 1987.
2. Баблюянец А. Молекулы, динамика и жизнь. – М.: Мир, 1990.
3. Баландин Р.К. В.И. Вернадский: жизнь, мысль, бессмертие. – М.: Наука, 1990.
4. Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. – М. 1965.
5. Вернадский В.И. Живое вещество. – М.: Наука, 1977.
6. Вечер А.С. Молекулярные носители жизни. – Минск.: Наука и техника, 1977.
7. Вилли К. Общая биология. – М.: Мир, 1966.
8. Вилли К., Детье В. Биология: биологические процессы и законы. – М.: Мир, 1974.
9. Войткевич Г.В. Возникновение и развитие жизни на Земле. – М.: Наука, 1988.
10. Гусев М.В. От антропоцентризма к биоцентризму. – Вестник МГУ. 1991. Сер. Философия, № 5, С. 71.
11. Дубнищева Т.Я. Концепции современного естествознания. – Новосибирск. 1997 – 2006.
12. Дюга Г., Пенни К. Биоорганическая химия. – М.: Мир, 1983.
13. Карпенков С.Х. Концепции современного естествознания. – М.: Культура и спорт, 1997 – 2005.
14. Кедров Б.М. Предмет и взаимосвязь естественных наук. – М.: Наука, 1967.
15. Кемп П., Армс К. Введение в биологию. – М.: Мир, 1986.
16. Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. – М.: Наука, 1994.
17. Концепции современного естествознания. Под ред. Лавриненко В.Н. – Культура и спорт, 1997 – 2009.
18. Кристиан де Дюв. Путешествие в мир живой клетки. – М.: Мир, 1987.

19. Кузнецов В.И. Эволюция представлений об основных законах жизни. – М.: Наука, 1994.
20. Кумачев А.И., Кузьменок Н.М. Глобальная экология и химия. – Минск, 1991.
21. Лункевич В.В. От Гераклита до Дарвина. Очерки по истории биологии. – М.: Наука, 1960.
22. Моисеев Н. Человек и биосфера. – М.: Прогресс, 1990.
23. Опаловский А.А. Планета Земля глазами химика. – М.: Наука, 1990.
24. Основы биохимии (в 3-х т.). Под ред. Ю.А. Овчинниковой. – М.: Мир, 1981.
25. Шарден П.Т. Феномен человека. – М.: Мысль, 2006.
26. Югай Г.А. Общая теория жизни. – М.: Мысль, 1985.
27. Юдасин Л. Перипетии жизни. – М.: Знание, 1991.
28. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высшая школа, 1988.
29. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: в 3-х т. Т. 3.: Пер. с англ./Под ред. Р. Сопера. – М.: Мир, 1990. – 376 с.
30. Бочков Н.П. Гены и судьбы. – М.: Мол. гвардия, 1990. – 255 с.
31. Богданов А.А., Медников Б.М. власть над геном. М.: Просвещение, 1989. – 208 с.
32. История философии (в 2-х т). Под ред. Г.Ф.Александрова. – М.: ОГИЗ. Госполитиздат, 1941.
33. Уиггинс А., Уинн Ч. Пять нерешенных проблем науки. – Пер. с англ. – М.: ФАИР-ПРЕСС, 2005
34. Мониин А.С. История Земли. – Л.: Наука, 1977.
35. Н.Н. Воронцов. Экологические кризисы в истории человечества. – Соросовский образовательный журнал № 10, 1999., стр. 2-10.
36. Вишняцкий Л.Б. История одной случайности или происхождение человека. – Фрязино, "Век 2", 2005.

37. Проблемы эволюции. [Электронный ресурс].

URL: <http://macroevolution.narod.ru/index.html>

38. Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. – Саратов: Научная книга, 2002.

39. Geographical Information Project. [Электронный ресурс].

URL: <http://www.gect.ru/project/pro.htm>

40. Practical science. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.sci.aha.ru/>

41. Энциклопедия доисторических животных. [Электронный ресурс].

URL: http://www.sbajdak.narod.ru/prehistoric_animals

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 1
Кодоны для аминокислот

Аминокислота	Кодоны (триплеты) нуклеотидов <i>и</i> -РНК
Метионин (Мет)	АУГ
Триптофан (Три)	УГГ
Цистеин (Цис)	УГЦ, УГУ
Аспарагиновая кислота (Асп)	ГАЦ, ГАУ
Глутаминовая кислота (Глу)	ГАА, ГАГ
Фенилаланин (Фен)	УУЦ, УУУ
Гистидин (Гис)	ЦАЦ, ЦАУ
Лизин (Лиз)	ААА, ААГ
Аспарагин (Асн)	ААЦ, ААУ
Глутамин (Глн)	ЦАА, ЦАГ
Тирозин (Тир)	УАЦ, УАУ
Изолейцин (Иле)	АУА, АУЦ, АУУ
Глицин (Гли)	ГГА, ГГГ, ГГЦ, ГГУ
Пролин (Про)	ЦЦА, ЦЦЦ, ЦЦГ, ЦЦУ
Треонин (Тре)	АЦА, АЦЦ, АЦГ, АЦУ
Валин (Вал)	ГУА, ГУЦ, ГУГ, ГУУ
Аланин (Ала)	ГЦА, ГЦЦ, ГЦГ, ГЦУ
Лейцин (Лей)	УУА, УУГ, ЦУА, ЦУЦ, ЦУГ, ЦУУ
Аргирин (Арг)	АГА, АГГ, ЦГА, ЦГЦ, ЦГГ, ЦГУ
Серин (Сер)	АГЦ, АГУ, УЦА, УЦЦ, УЦГ, УЦУ

Таблица 2

Хронологическая последовательность главных событий
истории жизни на Земле (по Шопфу)

№	События	Время, млрд. лет
1	Образование океанов и материков, к концу этого периода относят появление древнейших магматических пород	4,3 – 4,1
2	Высвобождение следовых количеств кислорода из неорганических источников (в скобках – период наибольшей интенсивности)	4,25 – 3,25 (3,8 – 3,5)
3	Древнейшие осадочные породы	3,75
4	Химическая эволюция, завершившаяся появлением первых анаэробных бактерий	3,7 – 3,2
5	Биохимическая эволюция, завершившаяся появлением эукариотов	3,5 – 1,5
6	Возникновение фотосинтезирующих анаэробных бактерий	3,3 – 2,9
7	Древнейшие строматолиты	3,0
8	Увеличение разнообразия прокариотов	2,9 – 2,4
9	Развитие аэробного фотосинтеза	2,4 – 2,15
10	Древнейшие микроископаемые из строматолитов, клетки типа гетероцист, главные формации полосчатого железняка	2,3 – 2,25
11	Развитие атмосферы, содержащей кислород; развитие аэробного дыхания. Вымирание некоторых анаэробов	2,4 – 2,15
12	Увеличение разнообразия аэробных прокариотов	– 1,4
13	Возникновение эукариотов	1,5 – 1,3
14	Увеличение разнообразия эукариотов, развитие полового размножения	1,4 – 1,1
15	Возникновение многоклеточных эукариотов и увеличение их разнообразия. Древнейшие следы беспозвоночных и крупных водорослей	0,75 – 0,6
16	Развитие твердых частей у водорослей и Metazoa. Древнейшие беспозвоночные с наружным скелетом, известковые водоросли	0,6 – 0,5
17	Возникновение разнообразия среди крупных многоклеточных организмов	0,5 – 0

Таблица 3

Основная геохронологическая схема (по А.С. Мониному)

Эоны		Эры	Возраст, млрд. лет
Фанерозой		Кайнозой, Kz	0,067 ± 0,003 0,24 ± 0,01 0,57
		Мезозой, Mz	
		Палеозой, Pz	
Протерозой, Pt	Верхний (Рифей)	Венд, V	0,675 ± 0,025
		Верхний, R ₃	0,95 ± 0,05
		Средний, R ₂	0,035 ± 0,05
		Нижний, R ₁	1,70 ± 0,05
	Афебий	Средний, Pt ₂	1,9 ± 0,1
		Нижний, Pt ₁	2,6 ± 0,1
Архей, А		A ₂	3,0 ± 0,1
		A ₁	3,5 ± 0,15
Катархей, КА			4,5 – 4,6

Таблица 4
Геохронологическая шкала времени

Эра	Период	Эпоха	Возраст, лет
КАТАРХЕЙ			От 5 до 3,5 млрд.
АРХЕЙ			От 3,5 до 2,6 млрд.
ПАЛЕОЗОЙ			От 570 до 230 млн.
	Кембрий		От 570 до 500 млн.
	Ордовик		От 500 до 440 млн.
	Силур		От 440 до 410 млн.
	Девон		От 410 до 350 млн.
	Карбон		От 350 до 285 млн.
	Пермь		От 285 до 230 млн.
МЕЗОЗОЙ			От 230 до 67 млн.
	Триас		От 230 до 195 млн.
	Юра		От 195 до 137 млн.
	Мел		От 137 до 67 млн.
КАЙНОЗОЙ	Палеоген		От 67 млн. до нашего времени
			От 67 до 27 млн.
		Палеоцен	От 67 до 54 млн.
		Эоцен	От 54 до 38 млн.
		Олигоцен	От 38 до 27 млн.
	Неоген		От 27 до 3 млн.
		Миоцен	От 27 до 8 млн.
		Плиоцен	От 8 до 3 млн.
	Четвертичный		От 3 млн. до нашего времени
		Плейстоцен	От 3 млн. до 20 тыс.
		Голоцен	От 20 тыс. до нашего времени

Таблица 5

Доминантные и рецессивные признаки человека

Признаки	Доминантные	Рецессивные, сцепленные с полом
1	2	3
Г л а з а размер цвет разрез тип	большие карие прямой монголоидный	маленькие голубые, серые косой европеодный
Острота зрения	близорукость	норма
Сумеречное зрение	куриная слепота	нормальное зрение
Цветовое зрение	нормальное	цветовая слепота (сцеплен с X-хромосомой)
Верхнее веко	нависающее	норма
Ямочки на щеках	есть	нет
Уши	широкие	узкие
Подбородок	длинный прямой широкий	короткий отступающий назад узкий и острый
Выступающие зубы и челюсти	имеются	отсутствуют
Щель между резцами	есть	нет
Волосы	с мелкими завитками жесткие, прямые «ежик» вьющиеся	волнистые вьющиеся мягкие прямые волнистые или прямые
Цвет волос	не рыжие	рыжие
Поседение волос	в возрасте 25 лет	после 40 лет
Облысение	у мужчин	у женщин
Белая прядь над лбом	имеется	отсутствует
Рост волос по средней линии лба	есть	нет
Мохнатые брови	есть	нет
Длина ресниц	длинные	короткие
Нижняя губа	толстая отвисающая	нормальная
Способность загибать язык на- зад	есть	нет
Способность свертывать язык трубочкой	есть	нет
1	2	3

Зубы при рождении	имеются	отсутствуют
Кожа	толстая	тонкая
Цвет кожи	смуглый	белый
Пигментирование кожи лица	веснушки	отсутствие веснушек
Кисть	с 6 или 7 пальцами (полидактилия)	с 5 пальцами
Преобладающая рука	правая	левая
Узоры на коже пальцев	эллиптические	циркулярные
Антигены системы АВ0	A, B	0
Тембр голоса у женщины у мужчины	сопрано бас	альт тенор
Абсолютный музыкальный слух	имеется	отсутствует
Наследственная глухота	отсутствует	имеется
Рост	карликовость	нормальный рост
Свертываемость крови	нормальная свертывае- мость	гемофилия (сцеплен с X-хромосомой)
Ногти на пальцах	отсутствие ногтей	норма

СОДЕРЖАНИЕ

№		Стр.
	ВВЕДЕНИЕ	3
1.	ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОГО УРОВНЯ ОРГАНИЗАЦИИ МАТЕРИИ	5
	Сущность живого, его основные признаки	5
	Уровни организации живой материи	10
	Вопросы для самоконтроля	12
2.	МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ЖИЗНИ	13
	Белки	13
	Нуклеиновые кислоты	22
	Кодирование генетической информации.	
	Свойства генетического кода	25
	Реализация генетической информации в клетке.	
	Синтез белка	28
	Вопросы для самоконтроля	29
3.	КЛЕТКА КАК ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ СТРУКТУРНЫЙ КОМПОНЕНТ ЖИВОЙ МАТЕРИИ	30
	Развитие представлений о клетке. Клеточная теория	30
	Клетка – единица живого вещества	31
	Химический состав клетки	34
	Строение клетки	40
	Вопросы для самоконтроля	48
4.	ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ	49
	Креационизм	50
	Самозарождение	50
	Стационарное состояние	53
	Панспермия	54
	Биохимическая эволюция	55
	Вопросы для самоконтроля	65
№		Стр.
5.	РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ	66
	Периодизация истории Земли	66
	Развитие жизни на планете	68
	Эволюция приматов	77
	Основные этапы эволюции гоминоидов	80
	Вопросы для самоконтроля	81
6.	ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА	82
	Предпосылки антропогенеза	86
	Факторы антропогенеза	87
	Этапы антропогенеза	89
	Хронологическая последовательность родов семейства гоминид	93
	Роль абиотических и биологических факторов в эволюции человека	98

	Роль социальных факторов в эволюции человека	99
	Происхождение рас	100
	Вопросы для самоконтроля	104
7.	ЭВОЛЮЦИОННЫЕ УЧЕНИЯ В БИОЛОГИИ	105
	Формирование эволюционных представлений	106
	Теория Ж.-Б. Ламарка	110
	Эволюционная теория Ч. Дарвина	112
	Современные представления об эволюции	115
	Факторы эволюционного процесса	116
	Доказательства эволюции	124
	Популяция – элементарная эволюционная единица	125
	Основные направления эволюционного процесса	127
	Законы эволюции	129
	Вопросы для самоконтроля	131
№		Стр.
8.	ГЕНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ	132
	Этапы становления генетики	132
	Основные понятия генетики. Уровни организации наследственного материала	134
	Работы Г. Менделя	137
	Хромосомная теория наследственности и ее развитие	141
	Изменчивость и ее виды	144
	Вопросы для самоконтроля	152
9.	ЭКОСИСТЕМЫ	153
	Биотическая структура экосистем	156
	Экологические факторы	158
	Трофическая структура экосистемы	166
	Динамика экосистем	170
	Вопросы для самоконтроля	172
10.	БИОСФЕРА	173
	Типы вещества в биосфере	174
	Функции живого вещества	177
	Биогенная миграция химических элементов	181
	Круговорот веществ и поток энергии в биосфере	183
	Космические факторы развития биосферы	185
	Вопросы для самоконтроля	188
	ЛИТЕРАТУРА	189
	ПРИЛОЖЕНИЯ	192

Охотникова Галина Генриховна,

доцент кафедры химии и естествознания АмГУ, канд. техн. наук

Родина Татьяна Андреевна,

доцент кафедры химии и естествознания АмГУ, канд. хим. наук

Лескова Светлана Анатольевна,

доцент кафедры химии и естествознания АмГУ, канд. хим. наук

Концепции современного естествознания. Часть V. Концепции биологии. Учебное пособие.