

57(075)
Б 634



УЧЕБНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Для студентов
медицинских институтов

БИОЛОГИЯ

УЧЕБНАЯ ЛИТЕРАТУРА
Для студентов медицинских институтов

57 (075)
Б 634

Биология

ПОД РЕДАКЦИЕЙ В. Н. ЯРЫГИНА

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



Москва. «Медицина». 1984

ББК 28.0
Б 63
УДК 57(075.8)

Ю. К. Богоявленский, Т. Н. Улиссова, И. М. Яровая, В. Н. Ярыгин

Биология / Под ред. В. Н. Ярыгина. — М.: Медицина, 1984. 560 с., ил.

В. Н. Ярыгин — проф., зав. кафедрой биологии И. МОЛГМИ им. Н. И. Пирогова.

В учебнике освещены основные разделы биологии и ее задачи в системе медицинского образования — общебиологические закономерности жизнедеятельности человека, человек и биосфера, биологические аспекты экологии человека, биологические основы паразитизма. Материал учебника изложен с учетом достижений биологической науки, показана взаимосвязь отдельных ее областей.

Учебник соответствует программе, утвержденной Министерством здравоохранения СССР, и предназначен для студентов медицинских институтов.

Рисунков 232, таблиц 27.

Рецензенты: Г. В. Хомулло — проф., зав. кафедрой биологии Калининского медицинского института; И. С. Баженков — проф., зав. кафедрой биологии Ростовского медицинского института.

*Юрий Константинович Богоявленский, Татьяна Николаевна Улиссова,
Ирина Моисеевна Яровая, Владимир Никитич Ярыгин*

БИОЛОГИЯ

Зав. редакцией С. Д. Крылов. Редактор Н. В. Войтехова
Художественный редактор Н. И. Синикова. Оформление художника В. С. Сергеевой
Технический редактор С. П. Гинцели. Корректор Ц. С. Филоппова

ИБ № 3571

Сдано в набор 06.01.84. Подписано к печати 30.08.84. Г. 024653. Формат бумаги 60×90¹⁶/₁₆. Бумага офс. № 1. Гарнитура «Тайме». Печать офсетная. Усл. печ. л. 37,0. Усл. кр.-отт. 40,0. Уч.-изд. л. 42,15. Тираж 150 000 (1-ый завод 1—50 000) экз. Заказ № 56. Цена 1 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Медицина» 103062 Москва, Петроверигский пер., 6/8
Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли 150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.

Б $\frac{2001000000-246}{039(01)-84}$ —16—84

© Издательство «Медицина», Москва, 1984

ПРЕДИСЛОВИЕ

Биология в естественнонаучной и мировоззренческой подготовке врача принадлежит ведущая роль. Будучи фундаментальной дисциплиной, она раскрывает закономерности развития жизни. Многие частные вопросы биологии имеют прикладной характер и учитываются при решении актуальных проблем профилактической и лечебной медицины. Большое внимание в учебнике уделено объекту врачебной деятельности — человеку. Человек является закономерным результатом процесса исторического развития органического мира и одновременно неотъемлемой частью природы планеты. Поэтому в учебнике важное место занимает изложение общебиологических предпосылок его жизнедеятельности, обсуждается роль человечества в биосфере. Широко представлен также материал, освещающий проблемы генетики, онтогенеза, популяционной генетики, экологии.

Авторы стремились отразить современное состояние тех отраслей биологии, идеи и факты которых привлечены ими при написании учебника. Они испытывают чувство глубокой благодарности к коллегам, труды которых были использованы в процессе работы. Современная биология — это строящееся здание. Каждый год увеличивается число новых фактов. Различные аспекты важнейших теоретических положений остаются предметом дискуссий специалистов. Многие фундаментальные концепции, остававшиеся незыблемыми на протяжении десятилетий, пересматриваются. В этих условиях авторам нередко приходилось делать выбор между различными точками зрения.

При подготовке настоящего учебника использован опыт преподавания биологии на кафедрах II Московского медицинского института им. Н. И. Пирогова, I Московского медицинского института им. И. М. Сеченова, Московского медицинского стоматологического института им. Н. А. Семашко. Дружеское участие и помощь сотрудников кафедр мы приняли с благодарностью. Искреннюю благодарность авторы приносят заведующим кафедрами биологии Калининского и Ростовского медицинских институтов профессорам Г. В. Хомулло и И. С. Баженову за полезные советы при обсуждении рукописи учебника.

Авторы признательны за все критические замечания и пожелания.

Проф. В. Н. Я р ы г и н

ВВЕДЕНИЕ

Термин «биология» (от греч. *bios* — жизнь, *logos* — наука) введен в начале XIX столетия независимо Ж. Б. Ламарком и Г. Тревинанусом для обозначения науки о жизни как особом явлении природы. В настоящее время его используют и в ином смысле, относя к группам организмов, вплоть до вида (биология микроорганизмов, биология северного оленя), биоценозам (биология арктического бассейна), отдельным живым структурам (биология клетки). В данном курсе этот термин употребляется прежде всего во втором своем значении (биология человека, биология возбудителей паразитарных заболеваний людей). Однако при рассмотрении биологических предпосылок развития, жизнедеятельности и экологии человека неизбежно затрагиваются общие вопросы сущности жизни, уровней ее организации, механизмов сохранения жизни во времени и эволюции. Наряду с физикой, химией, математикой биология относится к естественным наукам, предмет изучения которых — природа. Особенность предмета биологии в медицинском институте заключается в том, что в центре внимания находится человек. Закономерности же развития человека как личности и человеческого общества в целом изучаются социальными (общественными) науками. Указывая на то, что сущность людей социальна, К. Маркс подчеркивал, что естествознание включит в себя науку о человеке в такой же мере, в какой наука о человеке включит в себя естествознание. Обобщенная картина жизнедеятельности человека складывается в результате изучения биологии совместно с общественными дисциплинами.

В процессе поступательного развития и по мере обогащения новыми фактами биология преобразовалась в комплекс наук, исследующих закономерности, свойственные живым существам, с разных сторон. Некоторые из этих наук представлены в медицинских институтах самостоятельными дисциплинами — анатомией, физиологией, гистологией, биохимией, микробиологией. Особенность современной биологии заключается в утверждении принципа единства главных механизмов жизнеобеспечения, осознании роли эволюционного процесса в существовании и изменениях органического мира, который включает и человека, признании первостепенной важности экологических закономерностей с распространением их на человека. Это объясняет и делает необходимым преподавание будущим врачам наряду с антропологическими дисциплинами, названными выше, специального курса биологии.

Биология относится к ведущим отраслям естествознания. Высокий уровень ее развития, как это подчеркивается в Программе КПСС, служит необходимым условием подъема и повышения эффективности медицины.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ БИОЛОГИИ

Изучение мира живых существ началось одновременно с образованием человеческого общества. Биология как наука о закономерностях жизни прошла определенный путь, на отдельных этапах которого возникали новые способы познания биологических явлений и механизмов.

Практические запросы людей еще на заре возникновения человеческого общества стимулировали классифицирование живых форм. Гораздо позже возникла идея единства органического мира. Значение ее для медицины заключается в том, что она указывает на универсальность биологических закономерностей, распространение их на весь органический мир, включая человека. В известном смысле история современной биологии представляет собой цепь фундаментальных открытий и обобщений, обосновывающих эту идею. Важным аргументом в пользу единства всего живого послужила клеточная теория Т. Шванна и М. Шлейдена (1839). Открытие клеток, доказательство их гомологии, выяснение того, что все организмы состоят из клеток и продуктов их жизнедеятельности, дало толчок плодотворному изучению фундаментальных закономерностей строения, функционирования и развития живых существ.

Идея единства органического мира, вытекающая из того факта, что клетка является своего рода общим знаменателем живого, получила подкрепление в исследованиях биохимических (метаболических) основ физиологии клеток. Наиболее демонстративны достижения молекулярной биологии. Она приобрела положение самостоятельного направления биологической науки в пятидесятые годы нашего столетия. Хронологически это было связано с описанием Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953) макромолекулярной структуры ДНК. Молекулярная биология концентрирует внимание на связи процессов жизнедеятельности с биологическими макромолекулами и прежде всего на закономерностях хранения, использования и передачи в клетках наследственной информации. Молекулярно-биологические исследования открыли физико-химические механизмы, которые обуславливают такие свойства живого, как специфичность и структурированность биологических объектов, воспроизводимость клеток и организмов в ряду поколений, а также показали универсальность этих механизмов, их приложимость к существам разных типов организации.

Основные законы наследственности были установлены в прошлом (Г. Мендель, А. Вейсман) и начале текущего (Г. де Фриз, Т. Морган) столетия. Значение указанных законов для утверждения идеи единства органического мира состоит в том, что они

вскрыли всеобщий механизм передачи от особи к особи и перераспределения в пределах вида наследственной информации. Этим были созданы предпосылки к вскрытию биологической сущности полового размножения, индивидуального развития, смены поколений.

Клеточная теория, положения молекулярной биологии, законы наследственности обосновывают идею единства современного органического мира. То, что живое представляет собой единство в историческом плане, вытекает из сущности теории эволюции, созданной Ч. Дарвиным (1858), и получившей дальнейшее развитие в трудах А. Н. Северцева, Н. И. Вавилова, Р. А. Фишера, С. С. Четверикова, С. Райта, И. И. Шмальгаузена. Эволюционная теория объясняет единство органического мира общностью происхождения. Она описывает универсальный механизм, посредством которого возникает разнообразие живых форм, приспособленных к среде обитания и отличающихся прогрессивно повышающимся уровнем структурно-физиологической организации. Теория эволюции обращает внимание на генетическое родство живых форм, которое заключается в преемственности фундаментальных механизмов развития и жизнедеятельности. Она указывает на условность грани между живой и неживой природой. Результаты исследований молекулярного и атомарного состава тканей живых существ, синтез в искусственных условиях соединений, свойственных только живому, доказали возможность в истории Земли перехода от неживого к живому. Эволюционная теория поставила на научную основу проблему антропогенеза и указала на единство природы и человека. Принцип клеточной организации, молекулярные механизмы жизнедеятельности, генетические законы распространяются на человека. Эволюционная теория обосновывает представление о биологическом наследстве людей и описывает механизмы его формирования.

История свидетельствует о том, что каждый крупный шаг на пути познания фундаментальных законов жизни сказывался на состоянии медицины, приводил к изменениям в оценке сущности и механизмов развития патологических процессов. Соответственно пересматривались принципы и практика лечебной и профилактической медицины. Так, исходя из положений клеточной теории и способствуя ее упрочению, Р. Вирхов создал концепцию клеточной патологии (1858), которая на долгое время определила главные пути развития медицины. Используя генетико-биохимический подход в изучении болезней человека, врач А. Гаррод (1908) заложил основы молекулярной патологии, дал ключ к пониманию таких вопросов практической медицины как различная восприимчивость людей к болезням и вариабельность (индивидуальность) реакций на лекарства. Успехи общей и экспериментальной генетики, достигнутые к концу 20-х — началу 30-х годов, стимулировали исследования по генетике человека. В результате возник новый раздел патологии — наследственные заболевания, появилась особая служба практического здравоохранения — медико-генетические консультации. Молекулярная биология порождает принципиально новые подходы к лечению заболеваний и пороков развития, которые зависят от дефективности генов. На основе этих открытий возникла новая наука — генетическая инженерия.

История биологии, кроме доказательств влияния биологических открытий и теорий на состояние медицины, знакомит с мировоззренческими проблемами современной науки о человеке.

1.1. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ

В биологии существует два основных пути познания явлений и механизмов. Один из них заключается в расчленении сложных биологических процессов и объектов на составляющие части и анализе каждой составляющей части в отдельности. Указанный путь получил название *редукционизма*. Концентрация внимания на вычленимых в целостном организме тканях, клетках, отдельных клеточных органеллах, метаболических циклах, биополимерах обогатило биологию конкретными фактами, позволило подойти к пониманию субклеточных и физико-химических основ жизнедеятельности. Второй путь познания — *интегратизм* — заключается в поиске обобщенных характеристик биологического процесса или объекта с выделением черт, свойственных ему как целому. В названных путях познания отражена важная мировоззренческая проблема соотношения целого и его частей. На отдельных этапах развития биологии удельный вес в биологических исследованиях редукционизма и интегратизма менялся. Переход от простого наблюдения к широкому экспериментированию способствовал укреплению редукционизма. По мере накопления фактов возникла потребность в обобщениях. Примером этому служит клеточная теория. Как обобщение, описывающее отношение клетки к организму и живой природе в целом, она была сформулирована в 1839 г., тогда как первое профессионально выполненное описание клетки сделано Р. Гуком еще в 1665 г.

История биологии содержит многие доказательства тому, что для познания процессов жизнедеятельности и развития организма необходимо единство анализа и синтеза, редукционизма и интегратизма в соответствии с диалектико-материалистическим решением проблемы части и целого.

Познание биологических закономерностей происходит как путем изучения проявлений жизни конкретными науками, так и путем разработки общих теорий. Такие теории, как правило, отражают господство в тот или иной исторический период определенной философской системы. На протяжении своей истории биология неизменно была ареной борьбы идеалистического и материалистического мировоззрений. Принципиальное разногласие между идеализмом и материализмом заключается в понимании отношения между материей и сознанием. Идеализм утверждает первичность сознания, некоего духовного начала и подчинения ему материального. Материализм утверждает первичность материального мира, рассматривая сознание как свойство высокоорганизованной материи.

В биологии идеализм представлен *витализмом* (от лат. — *vis, vitalis* — жизненная сила). Витализм признает наличие особой, непознаваемой опытным путем духовной сущности, от которой зависит исключительность свойств жизни. Распространению витализма

способствовало то, что долгое время науке не были известны движущие силы эволюции, которая создает особей, удивительно приспособленных к среде обитания, и органы, в деталях отвечающие выполняемым функциям. Витализм был подвергнут критике французскими материалистами XVIII века. Развивая взгляды ученого и мыслителя первой половины XVII века Р. Декарта, врач и философ Ж. О. Ламетри создал учение о «человеке-машине». Он писал: «Если все может быть объяснено тем, что открывает в мозгу анатомия и физиология, к чему мне создавать фиктивную субстанцию? Если я отождествляю душу с органами тела, то потому, что все меня убеждает в этом»¹

Взгляды французских материалистов XVIII века формировались под влиянием успехов точных наук и, прежде всего, механики. Идея развития органического мира была им, как правило, чужда. Это объясняет их определенную ограниченность и непоследовательность.

Философские взгляды материалистов XVIII—XIX веков в биологии представлены м е х а н и ц и з м о м. Ему свойственно отрицание качественного своеобразия живого. Биологические закономерности он сводит к физическим явлениям и химическим превращениям. Некоторые представители механицизма все разнообразные проявления жизни объясняли наличием единого универсального биологического принципа.

Философской основой современной биологии служит д и а л е к т и ч е с к и й м а т е р и а л и з м — учение, созданное К. Марксом и Ф. Энгельсом во второй половине XIX века. Диалектический материализм глубоко и последовательно отражает всеобщие законы материального мира, вскрывает своеобразие и закономерности переходов различных форм движения материи. Фундамент диалектического материализма составляет идея развития. Ф. Энгельс подчеркивал решающее значение для утверждения принципов диалектического материализма великих открытий в области естественных наук: закона сохранения материи и энергии, клеточной теории, эволюционной теории Ч. Дарвина.

Конкретные философские системы, возникающие в тот или иной исторический период, оказавшись несостоятельными, в последующем не повторяются. Это относится и к теоретическим построениям виталистов и механицистов XVII—XIX веков. Остается, однако, опасность возрождения этих взглядов в иных формах. Особенно это относится к механицизму. Во-первых, механистический материализм создает видимость простого и рационального объяснения биологических явлений. При этом он порождает обманчивую перспективу проникнуть в самое их существо. Во-вторых, дифференциация естественных наук, широкое и плодотворное использование в современных биологических исследованиях редуccionистского пути познания способствует появлению выводов, в которых характеристики сложных процессов сводятся к свойствам простых элементов. Успехи молекулярной биологии, например, обострили проблему отношения высшей (биологической) и низших (химической, физической) форм движения

¹ Цит. по Бляхеру Л. Я. Курс общей биологии. 3-е изд., М.—Л.: Медгиз, 1938, с. 13.

материи, в неправильной оценке которых и заключается ошибка механицистов. Диалектический материализм отрицает понимание отношения высших и низших форм как главного и побочного. Физико-химические процессы нельзя рассматривать как побочное содержание жизнедеятельности организмов. Они являются именно фундаментальными процессами, а биологические — производными, возникшими на их основе и отличающиеся качественным своеобразием. Характеризуя соотношение химии и биологии, Ф. Энгельс писал, что «... химия подводит к органической жизни, и она продвинулась достаточно далеко вперед, чтобы гарантировать нам, что *она одна* объяснит нам диалектический переход к организму»¹. В дополнение к этому он отмечает, что «... форма движения в органическом теле отличается от механической, физической, химической, содержа их в снятом виде»². Таким образом, Ф. Энгельс подчеркивает не факт сосуществования или соподчинения, а своеобразие связи низших форм движения с высшей, которая возникла в результате их развития и на их основе. Для нашей планеты выделяют три основных этапа развития материи — неорганический, биологический и социальный, каждый из которых начинается с новой формы движения материи. С появлением высшей формы движения отмечается ускорение развития материи. При этом низшие формы движения сохраняются, но перестают играть ведущую роль в дальнейшем прогрессе. Так обстояло дело в переходные моменты истории земли, каковыми были появление жизни и человека.

Мировоззренческие вопросы, рассмотренные выше, касаются отношения биологии и наук о неживой природе. Еще большее значение в познании человека имеет методологическая проблема отношения биологии и общественных наук. Некоторые биологи и социологи пытаются распространить действие биологических закономерностей на социальную сферу жизни современных людей, вывести из этих закономерностей настоящее и будущее человека. Теории такого рода составляют содержание антропосоциологии и социал-дарвинизма. Они сводят проблему развития общества к конкуренции расовых типов, выделяют избранные расы, в частности европейские, считая их высшим продуктом естественного отбора. Антропосоциология и социал-дарвинизм реакционны по своей сути и служат идеологической основой расизма и фашизма. В своих псевдонаучных построениях авторы указанных теорий прибегают к аналогиям из области дарвинизма. При этом они игнорируют ограничения в отношении распространения закономерностей низшей формы движения материи (биологической) на высшую форму (социальную). Протестуя против необоснованного расширения сферы действия биологических законов, К. А. Тимирязев писал: «Останавливаясь на отношении дарвинизма к человеку, мы должны различать две точки зрения: отношение к его прошлому и к его настоящему. Дарвин никогда не предлагал своего учения в качестве кодекса для поведения человека в его настоящем; оно должно было

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 20, с. 564.

² Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 20, с. 597.

служить только ключом для объяснения его темного прошлого»¹. Биологизаторские тенденции в оценке природы человека несколько оживились в настоящее время. Это связано с развитием молекулярной биологии и генетики, которые открыли перед медициной перспективу генетической инженерии, возможности целенаправленно изменять содержание наследственной информации.

Лидирующей отраслью современной биологии, наряду с молекулярной биологией, является экология. Экологические исследования имеют выраженную практическую направленность. Поэтому их перспективность для решения вопросов медицинской паразитологии и эпидемиологии была оценена быстро. По результатам систематического исследования биологии и экологии червей — паразитов человека — и прежде всего их жизненных циклов К. И. Скрябин поставил на повестку дня задачу девакации (полного уничтожения) гельминтов. Экологической по своей сути является теория природной очаговости заболеваний, разработанная Е. П. Павловским, которая указывает пути высокоэффективных профилактических мероприятий. Лидирующее положение экологии зависит однако не от этого важного, но частного момента, а от широкого проникновения экологических представлений в научное познание мира в целом. Особая роль в развитии этих представлений принадлежит В. И. Вернадскому, который создал современное учение о биосфере, и В. Н. Сукачеву, сформулировавшему понятие о биогеоценозах как элементарных единицах биологического круговорота.

В условиях научно-технической революции традиционный взгляд на место в природе человека пересматривается. Причиной этому является переход биосферы планеты в ноосферу. Это состояние требует осознанного регулирования взаимоотношений между развивающимся обществом и окружающей средой. На повестку дня поставлен вопрос о том, чтобы не только биосфера включалась в общественное производство, что практикуется человечеством на протяжении всей его истории, но и производство соотносилось с законами развития биосферы. Экологические проблемы приобрели глобальный характер, что делает неизбежным процесс экологизации науки. Экологические представления становятся доминирующими и в медицине.

Знакомство с историей биологии как особой отрасли естествознания свидетельствует о той большой роли, которую биологические знания играют в прогрессе медицины. Эта роль обуславливается наличием в человеке биологического наследия в виде фундаментальных физико-химических, клеточных и системных механизмов жизнедеятельности и развития. Она вытекает из факта включенности человека в многообразные экологические связи. Столь же очевидно значение биологических знаний в формировании мировоззрения врача. Они обосновывают идею единства природы и человека, раскрывают на конкретных материалах соотношение низших и высшей форм движения материи. Эти знания показывают возможности редукционизма и интегратизма как ведущих путей познания живых объектов. Биологические знания являются важным элементом того фундамента, на котором строится обобщенное представление о человеке.

¹ Тимирязев К. А. Исторический метод в биологии. — М., 1922, с. 159.

Раздел I

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

Глава 2

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЖИВОГО

2.1. СВОЙСТВА И ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНИ

Жизнь в ее конкретных проявлениях отличается большим многообразием. Можно однако выделить совокупность свойств, которые присущи всем живым существам и отличают их от тел неживой природы. Для живых объектов¹ характерна особая форма взаимодействия с окружающей средой — обмен веществ. Основу его составляют взаимосвязанные и сбалансированные процессы ассимиляции (анаболизм) и диссимиляции (катаболизм). Эти процессы направлены на обновление структур организма, а также на обеспечение различных сторон его жизнедеятельности необходимыми питательными веществами и энергией. Обязательным условием обмена веществ служит поступление извне определенных химических соединений, т. е. существование организма как открытой системы².

Процессы ассимиляции и диссимиляции представлены объединенными в метаболические каскады и циклы химическими реакциями, которые строго упорядочены во времени и пространстве. Показательны расчеты для микоплазм — микроорганизмов, занимающих по размерам промежуточное положение между вирусами и типичными бактериями. Наиболее мелкие из них превосходят по диаметру атом водорода всего в 1000 раз, но их метаболический аппарат включает примерно 100 реакций (в клетке человека их более 10 000). Согласованное протекание большого количества реакций в малом объеме достигается путем закономерного распределения отдельных звеньев обмена веществ в протоплазме — структурированности, что является обязательным свойством живых объектов.

Для выяснения связей между структурированностью, обменом веществ и существованием живых форм как открытых систем следует обратиться к понятию энтропии.

В соответствии с первым началом термодинамики при химических и физических превращениях энергия не исчезает и не образуется вновь, а

¹ Под живым объектом (формой) понимается дискретная единица, наделенная совокупностью свойств, отличающих живое от неживого, — организм.

² Система (от греч. *systema* — целое, составленное из частей, соединенное) — множество элементов, находящихся в закономерных отношениях и связях друг с другом и образующих единство, целостность. Основные биологические категории (клетка, организм, популяция, биогеоценоз) отличаются системной организацией.

переходит из одной формы в другую (закон сохранения энергии). Поэтому теоретически каждый процесс мог бы протекать одинаково легко в прямом и в обратном направлениях. В природе же разнообразные процессы самопроизвольно, без воздействий со стороны окружающей среды (извне) идут всегда в одном направлении: теплота переходит от более теплого объекта к менее теплому, частицы в растворе перемещаются из зоны высокой концентрации в зону низкой концентрации и т. д. Мерой необратимости природных процессов служит энтропия. Закономерности изменения энтропии описываются вторым началом термодинамики, согласно которому в энергетически изолированной системе, если в ней происходят неравновесные процессы, количество энтропии изменяется в одну сторону, становясь максимальным по достижении состояния равновесия. Статистическое истолкование второго начала термодинамики (принцип Больцмана) говорит, что равновесное состояние является наиболее вероятным в естественных условиях и характеризуется наименьшей упорядоченностью элементов системы. Поэтому энтропию рассматривают и как меру упорядоченности (структурированности) природных систем. Живой организм сохраняет структурированность на протяжении жизни, противостоя всеобщей тенденции к возрастанию энтропии, что становится возможным благодаря постоянному притоку энергии извне, которая поддерживает состояние равновесия. Живой организм в отличие от тел неживой природы представляет собой энергетически открытую систему, т. е. активно организует поступление энергии за счет обмена веществ с окружающей средой. Это свойство обусловлено приспособленностью организма к условиям обитания. Перекачивая из внешней среды энергию и за счет этого понижая энтропию внутри себя, живые существа повышают энтропию окружающей среды.

Благодаря обмену веществ организм выполняет работу, направленную на объекты внешней среды. Результатом ее является, в частности, отыскание и поглощение пищи, что обеспечивает приток и усвоение необходимых для жизнедеятельности веществ. Часть субстратов и энергии, высвобождаемых в результате обмена веществ, используется на постоянное самообновление структур организма, которые в процессе жизнедеятельности и взаимодействия со средой обитания подвергаются неблагоприятным изменениям. Эти изменения в целом повышают энтропию, тогда как самообновление препятствует этому процессу. Постоянная работа по поддержанию в самих себе энтропии на достаточно низком уровне служит важным свойством живых форм.

В результате самообновления воссоздаются структуры, в точности соответствующие разрушаемым. Это происходит благодаря наличию в живых объектах и н ф о р м а ц и и (определенного знания), которая создавалась в процессе эволюции вида и содержится в наследственном веществе — ДНК. Использование биологической информации составляет еще одно свойство живых форм. Воплощение информации в структуру живого объекта происходит в процессе характерного для живых форм и н д и в и д у а л ь н о г о р а з в и т и я, в ходе которого наблюдается и такое свойство, как с п о с о б н о с т ь к р о с т у.

В структуры живых организмов входят уникальные по своим свойствам химические соединения — биополимеры, не имеющие аналогов в неживой природе. Речь идет о белках-ферментах, благодаря которым биохимические реакции протекают в требуемом направлении, с достаточными скоростями, при обычных условиях температуры и давления. Ферменты обладают специфичностью действия и катализируют превращения веществ определенного химического строения или даже отдельного вещества. Специфичность ферментов, равно как и белков, не выполняющих каталитических функций, зависит от постоянства их первичной структуры — определенной последовательности аминокислотных остатков в молекуле полимера. Белки клеток постоянно обновляются, вместо разрушающихся молекул синтезируются новые. Отдельные белковые молекулы воспроизводятся таким образом всякий раз заново, но сохраняют постоянство своей структуры. Источником информации служат нуклеиновые кислоты. Такое отношение между белками и нуклеиновыми кислотами соответствует двум формам существования биологической информации, отраженном которых на уровне организма служит наличие у него генотипа и фенотипа.

Обмен веществ в зависимости от состояния внешней среды способен к изменениям приспособительного характера. Адекватная реакция организма как целого на состояние окружающей, а также внутренней среды зависит от механизмов регистрации соответствующих изменений, анализа поступающих данных, выработки решений о содержании и интенсивности ответа. Это свойство роднит живые объекты с кибернетическими устройствами, которые подчиняются законам передачи и переработки информации. Термин информация употребляется здесь в широком смысле. Биологическая информация, о которой речь шла выше, количественно и качественно эквивалентна наследственной информации, в которой сконцентрирован многовековой опыт эволюционного развития. Информация в кибернетическом смысле включает и личный опыт конкретного организма. В биологии способность живого объекта воспринимать действие внешних факторов обозначается термином раздражимость, а осуществлять ответную реакцию — возбудимость. Еще одним важным свойством живых форм является способность к размножению, т. е. к воспроизведению себе подобных по типу обмена веществ и принципиальным чертам структурно-функциональной организации.

Совокупность свойств, перечисленных выше, обнаруживается в отдельных живых объектах (особях). Есть также свойства, распространяющиеся на область жизни в целом. Они отражают универсальные принципы ее существования во времени и пространстве. Одно из таких свойств — включенность организмов в процесс эволюции. Благодаря этому жизнь как особое явление материального мира сохраняется на протяжении вот уже 3 млрд. лет. Второе такое свойство — существование отдельных организмов лишь во взаимодействии с другими в составе особых сообществ — биоценозов. В зависимости от подходов,

используемых авторами, существуют общие, сущностные, описательные формулировки. Всеобщим является определение жизни как особой формы движения материи, которая возникла на определенном этапе ее развития. Важное в практическом отношении следствие из этого определения заключается в наделении живых объектов специфическими качествами, не сводимыми к закономерностям физики и химии. В сущностных определениях жизни на первый план выдвигаются отдельные свойства живых объектов. Жизнь определяли как «питание, рост и одряхление» (Аристотель), «стойкое единообразие процессов при различии внешних влияний» (Тревиранус), «совокупность функций, сопротивляющихся смерти» (Биша), «химическую функцию» (Лавуазье), «сложный химический процесс» (И. П. Павлов), систему по достижению низкоэнтропийных состояний. Классическое определение жизни дано Ф. Энгельсом. Он пишет: «Жизнь есть способ существования белковых тел, и этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей тел»¹. И далее: это такой способ, «существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка»². В определении Ф. Энгельса охарактеризован главный субстрат жизни — белок, важнейшее условие его сохранения во времени — самообновление и необходимая предпосылка к выполнению этого условия — обмен веществ на основе взаимодействия с внешней средой.

В практическом отношении полезны описательные определения. Одно из них, например, характеризует жизнь как макромолекулярную систему, которой свойственны иерархическая³ организация, способность к самовоспроизведению, обмен веществ, тщательно регулируемый поток энергии и которая представляет собой распространяющееся ядро упорядоченности в менее упорядоченной Вселенной.

2.2. УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ

Живая природа является неоднородной, целостной системой, которой свойственна иерархическая организация. В ней можно выделить ряд уровней. В практическом отношении полезно и широко используется классификация уровней в соответствии с объектами исследования биологических и антропобиологических наук. Нередко при определении уровней исходят из основных методов, используемых той или иной наукой — наблюдение невооруженным глазом, с помощью светооптического микроскопа, электронного микроскопа и т. д. Эти два подхода дают сходные картины иерархической организации живой природы (табл. 1).

В курсе биологии человек рассматривается в его взаимосвязях с другими элементами органического мира, современное состояние

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч., 2-е изд., т. 20, с. 82.

² Маркс К., Энгельс Ф. Соч., 2-е изд., т. 20, с. 616.

³ Иерархия (от греч. hieros — священный и arche — власть) — расположение частей или элементов целого в порядке от высшего к низшему.

Таблица 1. Уровни организации и исследования, выделяемые в многоклеточном организме (по Э. де Робертису, В. Новинскому, Ф. Сазсу, 1967, с изменениями)

| Типичные размеры изучаемого объекта | Объект изучения | Уровень организации (по объекту исследования) | Уровень исследования (по методу исследования) |
|-------------------------------------|---|---|---|
| 0,1 мм (100 мкм) и более | Органы, организм | Органный, организменный | Анатомический |
| 100–10 мкм | Ткани | Тканевой | Гистологический |
| 10–0,2 мкм (200 нм) | Клетки (эукариотические и прокариотические) | Клеточный | Цитологический |
| 200–1 нм | Клеточные компоненты | Субклеточный | Ультраструктурный |
| Менее 1 нм | Молекулы биополимеров | Макромолекулярный | Физико-химический (молекулярный) |

которого является результатом эволюции. Механизмы эволюции охватывают весь диапазон явлений жизни — от макромолекулярных до биосферных. Главные события происходят на молекулярно-генетическом, клеточном, организменном, популяционно-видовом, биогеоэкологическом уровнях организации живой природы¹. Биологическое наследство людей формировалось в ходе исторического развития органического мира, поэтому его содержание отражает процессы и результаты эволюционных преобразований на перечисленных уровнях. На каждом из этих уровней выделяются элементарная единица (основной элемент) и элементарные явления. Элементарная единица — это структура, закономерные изменения которой, обозначаемые как элементарные явления, составляют на соответствующем уровне содержание эволюционного процесса.

Элементарной единицей на молекулярно-генетическом уровне служит ген — фрагмент молекулы нуклеиновой кислоты, в котором записан определенный в качественном и количественном отношении объем биологической информации. Элементарное явление заключается в процессе конвариантной редупликации или самовоспроизведении с изменениями генов. Путем редупликации ДНК происходит копирование генов и заключенной в них биологической информации, что обеспечивает преемственность и сохранность (консерватизм) свойств организмов в ряду поколений. Редупликация, таким образом, является основой наследственности. В силу ограниченной стабильности молекул или ошибок синтеза в ДНК происходят изменения, которые искажают информацию генов. В последующих циклах редупликации эти изменения воспроизводятся в молекулах-копиях и переходят к особям дочерних поколений. Указанные изменения возникают и тиражируются закономерно, что делает редупликацию информационных макромолекул конвариантной, т. е. происходящей с некоторыми искажениями. В генетике последние

¹ Приводится по Н. В. Тимофееву—Ресовскому и др. (1977). Клеточный уровень выделен дополнительно.

получили название истинных мутаций. Конвариантность редупликации служит основой мутационной изменчивости.

Биологическая информация молекул ДНК непосредственно в процессах жизнедеятельности не участвует. В действующую форму она переходит в процессе биосинтеза белка, который происходит при наличии специальных структур, субстратов и энергии. Указанный процесс осуществляется на клеточном уровне организации живой природы, элементарной единицей которого служит клетка. Элементарные явления представлены реакциями клеточного метаболизма. Благодаря деятельности клетки поступающие извне вещества превращаются в субстраты и энергию, которые утилизируются в процессе биосинтеза белков в соответствии с существующей информацией. Таким образом на клеточном уровне сопрягаются механизмы передачи информации и превращения веществ и энергии. Элементарные явления на этом уровне создают энергетическую и вещественную основу жизни на других уровнях.

Элементарной единицей организменного уровня служит особь, которая рассматривается в развитии от момента зарождения до прекращения существования в качестве живой системы, что позволяет назвать этот уровень также онтогенетическим. Закономерные изменения организма в индивидуальном развитии составляют элементарные явления. В ходе онтогенеза, в результате реализации наследственной информации в определенных условиях внешней среды формируется фенотип организмов данного биологического вида.

Элементарной единицей популяционно-видового уровня служит популяция — совокупность особей одного вида. Объединение особей в популяцию происходит на основе общности генофонда. Популяция, в силу возможности межпопуляционных скрещиваний, представляет собой открытую генетическую систему. Действие элементарных эволюционных факторов приводит к эволюционно значимым изменениям генофонда популяции, что и принимается за элементарное явление на этом уровне.

Особи одного вида населяют территорию с известными абиотическими показателями (климат, химизм почв, гидрологические условия) и взаимодействуют с организмами других видов. В процессе совместного исторического развития организмов разных систематических групп образуются динамичные, устойчивые во времени сообщества — биогеоценозы, которые служат элементарными единицами биогеоценологического уровня. Видовой состав, а также характеристики местообитания для отдельных биогеоценозов обеспечивают вещественно-энергетические круговороты, которые представляют на рассматриваемом уровне элементарные явления. Ведущая роль в этих круговоротах принадлежит живым организмам. Биоценоз — это открытая в вещественном и энергетическом плане система. Благодаря этому биогеоценозы объединяются в единый комплекс — область распространения жизни или биосферу.

Рассмотренные уровни отражают общую структуру эволюционного процесса, закономерным результатом которого является человек.

Элементарные единицы и явления различных уровней организации жизни распространяются и на людей с некоторыми отклонениями в силу их социальной сущности.

Глава 3

БИОЛОГИЯ КЛЕТКИ

К л е т к а является основной единицей биологической активности. Она способна к самовоспроизведению в среде, не содержащей других живых систем. Это наименьшая по объему структура, которой присуща вся совокупность свойств жизни и которая может в подходящих условиях поддерживать эти свойства в самой себе, а также передавать их в ряду поколений. В природе планеты клетка играет роль элементарной структурно-функциональной и генетической единицы и составляет основу жизнедеятельности и развития всех живых форм. Клетка обеспечивает обмен веществ, размножение, наследственность, изменчивость, раздражимость, обуславливая тем самым присущие органическому миру качества единства, непрерывности, разнообразия.

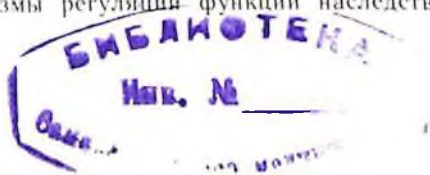
Занимая по отношению к миру живых существ положение элементарной единицы, клетка отличается сложной структурой. При этом определенные общие черты обнаруживаются во всех без исключения клетках, характеризуя наиболее существенные стороны клеточной организации как таковой.

3.1. ПРИНЦИПЫ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ КЛЕТКИ

В природе существует значительное разнообразие конкретных клеточных форм. Вместе с тем число основных типов клеточной организации ограничено. Выделяют прокариотический и эукариотический типы с подразделением второго на подтип клеток простейших организмов и подтип клеток многоклеточных (рис. 1).

Клетки прокариотического типа имеют особенно малые размеры — не более 0,5—3,0 мкм в диаметре. У них нет морфологически обособленного ядра, так как ядерный материал в виде ДНК не отграничен от цитоплазмы оболочкой. В клетке отсутствует развитая система мембран. Генетический аппарат образован единственной кольцевой хромосомой, которая лишена основных белков — гистонов¹.

¹ Гистоны являются белками клеточных ядер. Благодаря значительному количеству основных аминокислот аргинина и лизина они имеют щелочной характер и представлены пятью главными фракциями — Н1, Н2а, Н2б, Н3 и Н4, различающимися содержанием аргинина, лизина, глицина. В хромосомах эукариотических клеток гистоны, соединяясь с ДНК, подавляют процесс считывания биологической информации. Различия прокариотических и эукариотических клеток по содержанию гистонов указывают на разные механизмы регуляции функции наследственного материала.



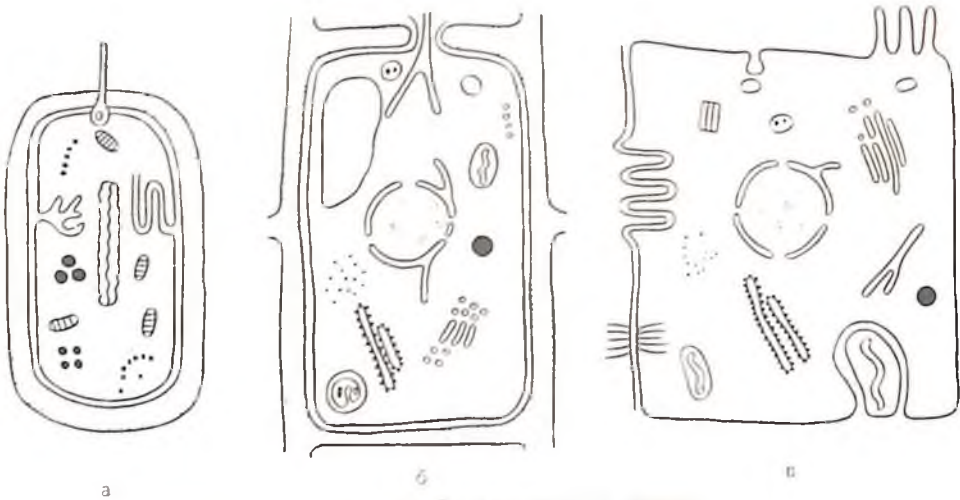


Рис. 1. Типичные черты структурной организации клеток.
 а — прокариотическая, б — эукариотическая растительная, в — животная

У прокариот отсутствует клеточный центр. Для них не типичны внутриклеточные перемещения цитоплазмы и амебоидное движение. Время, необходимое для образования двух дочерних клеток из материнской (время генерации), сравнительно мало и исчисляется десятками минут. Прокариотические клетки не делятся митозом. К этому типу клеток относятся бактерии и сине-зеленые водоросли.

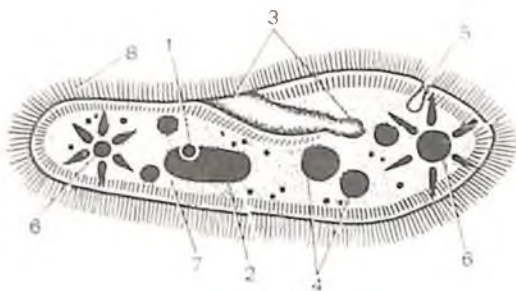
Эукариотический тип клеточной организации представлен двумя подтипами. Особенностью организмов простейших (рис. 2) является то, что они, исключая колониальные формы, в структурном отношении представляют собой клетку, в физиологическом — полноценную особь. В связи с этим в клетках некоторых простейших имеются миниатюрные образования, выполняющие на клеточном уровне функции органов, аппаратов и систем органов многоклеточного организма (цитостом, цитофарингс и порошица, сократительные вакуоли, генеративное и вегетативное ядра инфузорий).

Высокая упорядоченность внутреннего содержимого эукариотической клетки достигается путем компартиментализации ее объема — подразделением на «ячейки», отличающиеся деталями химического (ферментного) состава.

Компартиментализация (рис. 3) способствует пространственному разделению веществ или процессов в клетке. Отдельный компартмент представлен органеллой (лизосома) или ее частью (пространство, ограниченное внутренней мембраной митохондрии). Важная роль в осуществлении компартиментализации принадлежит биологическим мембранам, которые выполняют ряд функций: отграничивающую (барьерную), регуляционную и обеспечения избирательной проницаемости веществ, образования поверхностей раздела между водной (гидрофильной) и неводной (гидрофобной) фазами с размещением на этих поверхностях определенных ферментных комплексов. Благодаря присутствию липидов (жировых веществ) мембраны формируют гидро-

Рис. 2. Структурная организация одноклеточного организма (инфузория).

1 — генеративное ядро, 2 — вегетативное ядро, 3 — цитостом с цитофарингом, 4 — пищеварительные вакуоли, 5 — порошица, 6 — сократительные вакуоли, 7 — глизоплазма, 8 — реснички



фобную внутриклеточную фазу как компартмент для химических реакций в неводной среде. Молекулярный состав мембран, набор соединений и ионов, адсорбированных на их поверхностях неодинаков, что обуславливает их функциональную специализацию? Включение в мембрану молекул рецепторов делает ее восприимчивой к биологически активным соединениям, например гормонам.

Известно несколько схем взаимоотношений в мембране основных химических компонентов — белков и липидов, а также других веществ, адсорбируемых на мембранной поверхности.

В настоящее время большей популярностью пользуется точка зрения, согласно которой мембрана составлена из бимолекулярного слоя липидов. Гидрофобные участки их молекул повернуты друг к другу, а гидрофильные находятся на поверхности слоя. Разнообразные белковые молекулы встроены в этот слой или адсорбированы на его поверхностях (рис. 4).

Благодаря компартментализации клеточного объема в эукариотической клетке наблюдается разделение функций между разными структурами. Одновременно различные органеллы закономерно взаимодействуют друг с другом.

Клетки многоклеточных организмов (растительные и животные) имеют оболочку. Плазмолемма (клеточная оболочка) животных клеток образована мембраной, покрытой снаружи слоем гликокаликса толщиной 10—20 нм. Основными компонентами гликокаликса служат комплексы полисахаридов с белками (гликопротеиды) и жирами (гликолипиды). Плазмолемма выполняет отграничивающую и барьерную функцию. Благодаря свойству избирательной проницаемости она регулирует состав внутренней среды клетки. Наличие в плазмолемме молекул-рецепторов, специфически распознающих биологически активные вещества, например гормоны, обеспечивает целесообразную реакцию клетки на изменение ее окружения или состояния организма.

В клетке выделяют ядро и цитоплазму. В ядре, наряду с оболочкой и ядерным соком, обнаруживаются ядрышко и хроматин. Функциональное значение ядерной оболочки заключается в обособлении наследственного материала (хромосом) эукариотической клетки от цитоплазмы с присущими ей многообразными метаболическими реакциями, а также регуляции двухсторонних взаимодействий ядра и цитоплазмы. Ядерная оболочка состоит из двух мембран, разделенных околоядерным (перинуклеарным) пространством, которое может со-



Рис. 3. Компартиментализация объема клетки с помощью мембран.

1 — ядро; 2 — шероховатая цитоплазматическая сеть; 3 — транспортный цитоплазматический пузырек; 4 — пластинчатый комплекс; 5 — гранула секрета; 6 — митохондрия; 7 — лизосома.

наследственного материала. Наличие в нем фибриллярных белков указывает на выполнение им опорной функции.

Я д р ы ш к о представляет собой структуру, в которой происходит синтез и созревание рибосомных РНК (рРНК), а также соединение их с белками. Гены рРНК занимают определенные участки одной или нескольких хромосом (у человека 13—15 и 21—22 пары) — ядрышковые организаторы, в связи с которыми и образуется ядрышко. В последнем с помощью электронного микроскопа выявляются нитчатый и зернистый компоненты. Нитчатый (фибриллярный) компонент представлен комплексами белка и гигантских молекул РНК-предшественниц более мелких молекул зрелых рРНК. В процессе созревания фибриллы преобразуются в рибонуклеопротеидные зерна (гранулы), которыми представлен зернистый компонент. Х р о м а т и н является интерфазной формой существования хромосом клетки. Его организация рассматривается в 3.2.1.

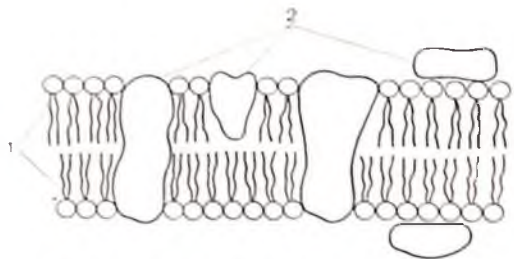
Ц и т о п л а з м а представлена основным веществом (матрикс, гиалоплазма), в котором распределены включения и органеллы. Основное вещество цитоплазмы заполняет пространство между плазмолеммой, ядерной оболочкой, органеллами и другими структурами. Даже электронный микроскоп не выявляет в нем

обшаться с канальцами цитоплазматической сети. Она пронизана порами диаметром около 120 нм. Пора или поровый комплекс имеет определенную организацию, что указывает на сложный характер регуляции ядерно-цитоплазматических транспортов. Количество пор зависит от функционального состояния клетки — чем выше активность наследственного материала, тем больше их число. В области поры начинается так называемая плотная пластинка — белковый слой, подстилающий на всем протяжении внутреннюю мембрану ядерной оболочки и выполняющей в отношении ядра скелетную функцию. Благодаря этому ядро сохраняет свою форму при разрушении ядерных мембран, но сохранении плотной пластинки. Предполагают, что закономерная связь хромосом с веществом этой пластинки способствует упорядоченному расположению хромосом в ядре.

Основу ядерного сока или матрикса составляют белки, включая фибриллярные. Ядерный сок представляет внутреннюю среду ядра и, по-видимому, играет немалую роль в обеспечении нормального функционирования

Рис. 4. Молекулярная организация биологической мембраны.

1 — бимолекулярный слой фосфолипидов, 2 — белки



какой-либо внутренней организации. Оно представлено множеством растворенных в воде органических и неорганических веществ, включая ферменты и другие белки. В основном веществе цитоплазмы сконцентрированы предшественники и промежуточные продукты многих биохимических циклов. В нем происходит гликолиз, которому принадлежит важная роль в образовании потока энергии.

В к л ю ч е н и я м и (рис. 5) называют относительно непостоянные компоненты цитоплазмы, которые служат запасными питательными веществами (крахмал, гликоген), продуктами, подлежащими выделению из клетки (гранулы секрета), балластными веществами (некоторые пигменты). О р г а н е л л ы — это постоянные структуры цитоплазмы, выполняющие в клетке определенные функции.

Выделяют органеллы общего значения и специальные. Последние встречаются в большинстве клеток, но в значительном количестве присутствуют только в клетках, специализированных к выполнению определенной функции. К ним относятся микроворсинки всасывающей поверхности эпителиальных клеток кишечника, реснички эпителия трахей и бронхов. Такие специальные органеллы, как синаптические пузырьки, транспортирующие медиаторы-переносчики нервного возбуждения с одного нейрона на другой или клетку рабочего органа, а также миофибриллы, обеспечивающие акт сокращения мышцы, имеются лишь в клетках определенной функциональной специализации. Детальное рассмотрение специальных органелл входит в задачу курса гистологии.

К органеллам общего значения относят элементы канальцевой и вакуолярной системы цитоплазмы в виде шероховатой и гладкой цитоплазматической сети, пластинчатый комплекс, митохондрии, рибосомы и полисомы, лизосомы, пероксисомы, микрофибриллы и микротрубочки, центриоли клеточного центра. В растительных клетках выделяют также хлоропласты, осуществляющие фотосинтез.

К а н а л ь ц е в а я и в а к у о л я р н а я с и с т е м а образована сообщающимися или изолированными трубчатыми и уплощенными цистернами, ограниченной мембраной и распространяющимися по всей цитоплазме клетки. Нередко цистерны имеют пузыревидные расширения. В этой системе выделяют шероховатую и гладкую цитоплазматическую сеть (см. рис. 3). Особенность строения шероховатой сети состоит в прикреплении к мембранам полисом. В силу этого ее функцией является синтез определенных белков, например, секретиремых клетками желез. Плотные упакованные слои цистерны шероховатой сети представляют собой участки наиболее активного белкового

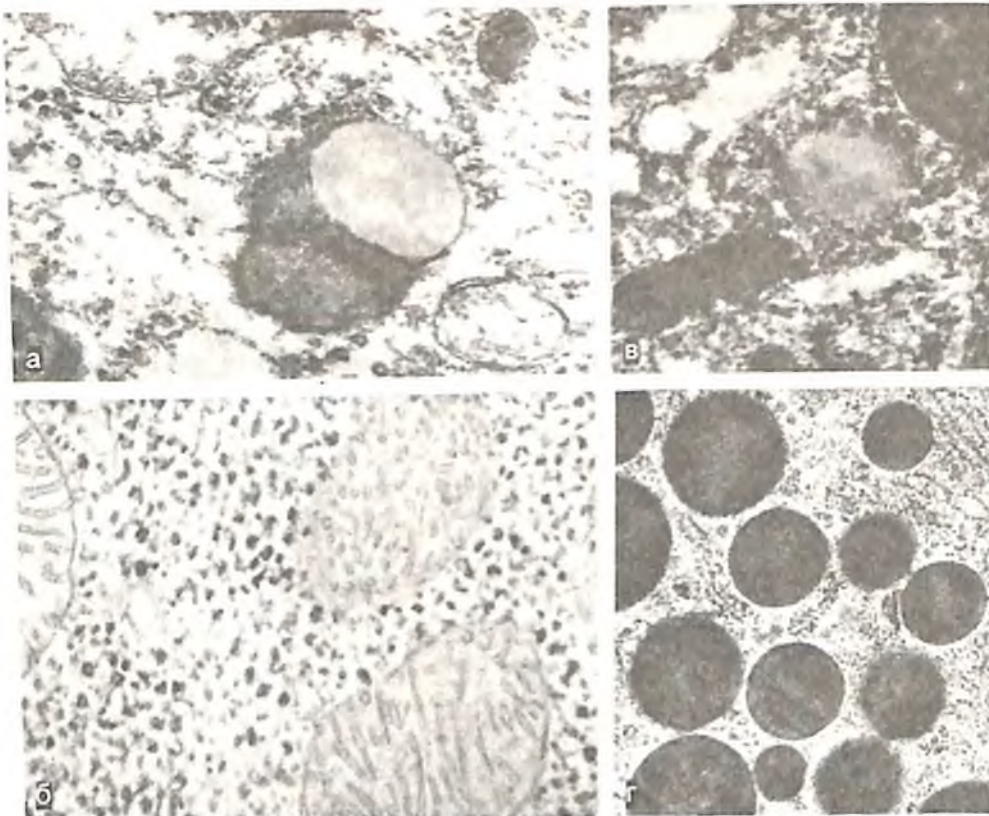


Рис. 5. Цитоплазматические включения эукариотической клетки.
 а — пигмент диффузии, б — гликоген, в — липидная капля, г — гранулы секрета.

синтеза и называются эргастоплазмой. Мембраны гладкой цитоплазматической сети лишены полисом. В ней происходят некоторые стадии обмена углеводов, жиров и других веществ небелковой природы. Предполагают, что в участках гладкой сети начинается процесс образования всех внутриклеточных мембран. По канальцам происходит транспорт веществ.

Р и б о с о м а — это округлая рибонуклеопротеидная частица диаметром 20—30 нм. Она состоит из малой и большой субъединиц, объединение которых происходит в присутствии информационной РНК (иРНК). Одна молекула иРНК нередко объединяет несколько рибосом наподобие нитки бус. Такая структура называется **п о л и с о м о й**. Полисомы свободно располагаются в основном веществе цитоплазмы или прикрепляются к мембранам шероховатой цитоплазматической сети. В обоих случаях они служат местом синтеза белка. При этом на свободных полисомах образуются белки, используемые в жизнедеятельности самой клетки, а на прикрепленных — белки, функционирующие вне тела клетки.

П л а с т и н ч а т ы й к о м п л е к с образован совокупностью диктиосом числом от нескольких сотен до нескольких тысяч на клетку.

Диктиосома (рис. 6,а) представлена стопкой из 3—12 уплощенных дискообразных цистерн, от краев которых отшнуровываются пузырьки. Локальные расширения цистерн приводят к образованию вакуолей. В дифференцированных клетках позвоночных животных диктиосомы обычно собраны в околоядерной зоне цитоплазмы. В пластинчатом комплексе образуются секреторные пузырьки или вакуоли, содержимое которых представлено так называемыми экспортируемыми белками и другими соединениями, подлежащими выводу из клетки. При этом просекрет, поступающий в диктиосому из мест синтеза, подвергается в ней некоторым химическим преобразованиям. Он также обособляется (сегрегируется) в виде «порций», которые здесь же приобретают оболочку из мембраны. В пластинчатом комплексе образуются первичные лизосомы. В цистернах диктиосом синтезируются полисахариды, образуются комплексы этих соединений с белками (гликопротеиды) и жирами (гликолипиды), которые затем можно обнаружить в гликокаликсе плазмолеммы.

Митохондрии (рис. 6,г) — это структуры округлой или палочковидной формы длиной обычно от 1,0 до 5,0 мкм, присутствующие в большинстве клеток в количестве 150—1500 экземпляров. Оболочка митохондрии состоит из двух мембран, отличающихся по химическому составу, набору ферментов и функциям. Внутренняя мембрана образует впячивания листовидной (кristы) или трубчатой (тубулы) формы. Пространство, ограниченное внутренней мембраной, заполнено матриксом органеллы, в котором с помощью электронного микроскопа обнаруживаются гранулы диаметром 20—50 нм, накапливающие ионы кальция и магния, частицы углеводов, например гликогена. В матриксе же находится собственный аппарат биосинтеза белка. Он представлен 2—6 копиями кольцевой, лишенной гистонов молекулы ДНК, рибосомами, транспортными РНК (тРНК), ферментами транскрипции и трансляции наследственной информации. По основным показателям, таким как размеры и внутренняя структура рибосом, организация собственного наследственного материала (ДНК) этот аппарат сходен с таковым у прокариот и отличается от аппарата биосинтеза белка цитоплазмы эукариотической клетки. Это говорит в пользу симбиотической гипотезы происхождения последней. Гены собственной ДНК митохондрии кодируют последовательности нуклеотидов митохондриальных рибосомных и транспортных РНК, а также первичную структуру некоторых белков, главным образом внутренней мембраны органеллы. Последовательность аминокислот большинства белков митохондрии закодирована в ДНК хромосом клеточного ядра и образуется вне органеллы в цитоплазме. Главная функция митохондрий состоит в извлечении из органических веществ энергии путем их окисления и накоплении энергии в биологически утилизируемой форме в молекулах аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). В осуществлении энергетической функции участвуют все структурные компоненты митохондрии, но ведущая роль принадлежит внутренней мембране. В ней размещены комплексы ферментов транспорта электронов (дыхательная цепь), дегидрогеназы, катализирующие окисление субстратов дыхания, ферменты, сопрягающие процесс транспорта элек-

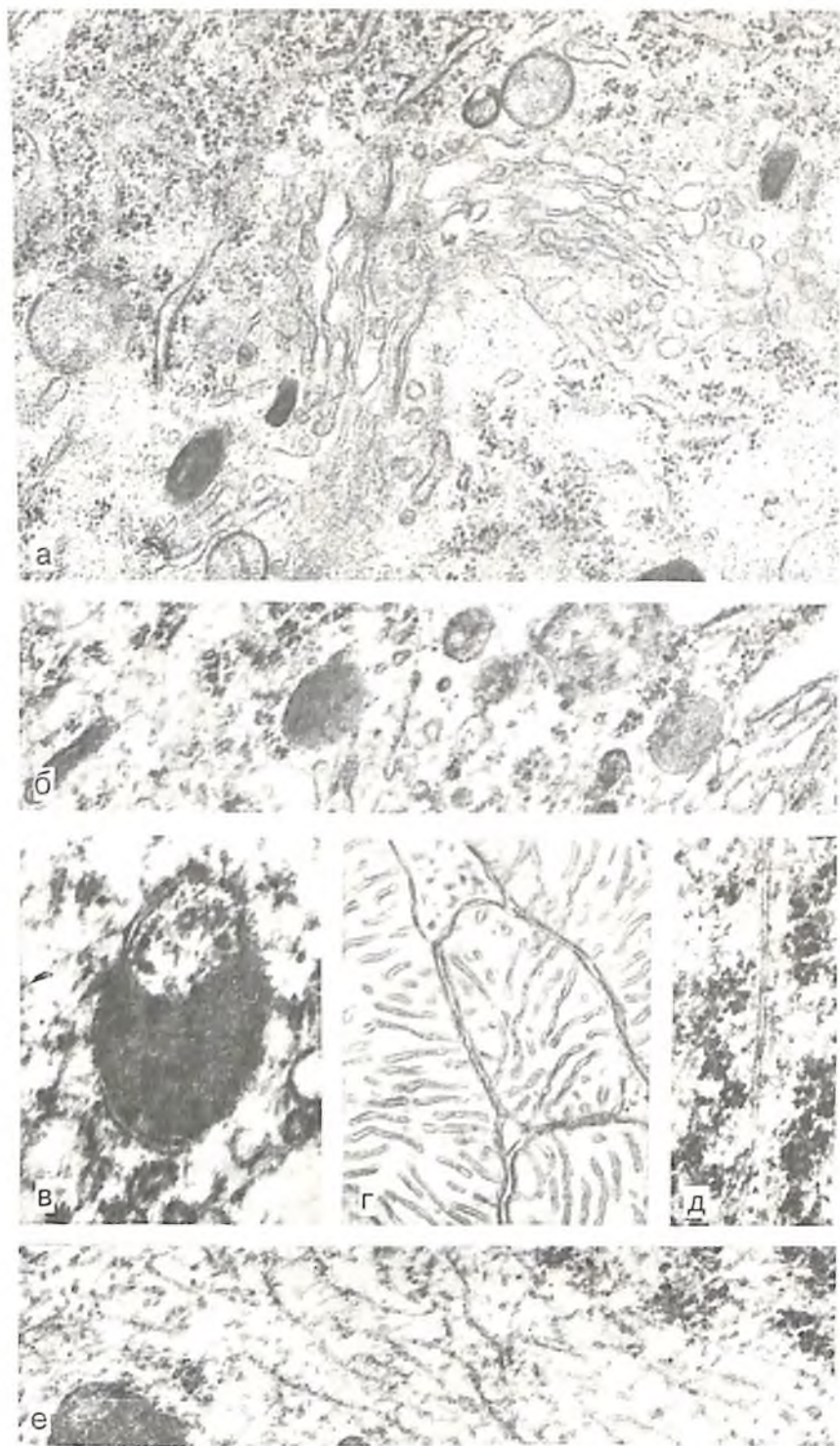


Рис. 6. Общеклеточные органеллы. Объяснение в тексте.

тронов, сопровождающийся выделением энергии, с процессом синтеза АТФ. Побочными функциями митохондрий являются синтез стероидных гормонов, некоторых аминокислот (глутаминовой).

Л и з о с о м ы (рис. 6, б) представляют собой пузырьки диаметром до 2 мкм, которые содержат набор ферментов кислых гидролаз, катализирующих гидролитическое (в водной среде) расщепление нуклеиновых кислот, белков, жиров, углеводов. Они имеют оболочку из одной мембраны, покрытой иногда снаружи волокнистым слоем белка. Функция лизосом — внутриклеточное переваривание различных химических соединений и структур. Первичными лизосомами называют неактивные органеллы, вторичными — органеллы, в которых происходит процесс переваривания. Вторичные лизосомы образуются из первичных. Они подразделяются на гетеролизосомы (фаголизосомы) и аутолизосомы (цитоллизосомы) (рис. 6, в). В первых переваривается материал, поступающий в клетку извне путем пиноцитоза или фагоцитоза, во вторых разрушаются собственные структуры клетки. Вторичные лизосомы, в которых процесс переваривания завершен, называют остаточными тельцами. В них отсутствуют гидролазы и содержится непереваренный материал.

Сборную группу органелл составляют **м и к р о т е л ь ц а**. Это ограниченные одной мембраной пузырьки диаметром 0,1—1,5 мкм с мелкозернистым матриксом и нередко кристаллоидными или аморфными белковыми включениями. К этой группе относятся пероксисомы. Они содержат ферменты оксидазы, катализирующие образование перекиси водорода, которая затем разрушается под действием фермента пероксидазы. Эти реакции используются в различных метаболических циклах, например в обмене мочевой кислоты в клетках печени и почек.

К органеллам общего значения относятся некоторые постоянные структуры цитоплазмы, лишенные мембран. **М и к р о т р у б о ч к и** (рис. 6, д) — трубчатые образования различной длины диаметром 24 нм, которые обнаруживаются в свободном состоянии в цитоплазме или как структурные элементы центриолей, митотического веретена, жгутиков и ресничек. Свободные микротрубочки и микротрубочки жгутиков, ресничек и центриолей имеют разную устойчивость к разрушающим воздействиям. В свободном состоянии микротрубочки выполняют опорную функцию, определяют направления перемещения внутри клетки пузырьков и других структур. **М и к р о ф и л а м е н т а м и** (рис. 6, е) называют длинные, тонкие образования, обнаруживаемые по всей цитоплазме, но нередко концентрирующиеся под плазмолеммой и вблизи ядерной оболочки. По-видимому, существует несколько разных классов микрофиламентов. Микрофиламенты из сократительного белка актина обуславливают ток цитоплазмы, например в растительных клетках вокруг центральной вакуоли, внутриклеточные перемещения пузырьков, хлоропластов, ядер, амeboидное движение, деление клеточных тел перетяжкой.

Для животных клеток, делящихся митозом, части клеток растений, грибов и водорослей характерен **к л е т о ч н ы й ц е н т р**, важным элементом которого являются центриоли. Центриоль имеет вид полоого

цилиндра диаметром около 150 нм и длиной 300—500 нм. Ее стенка образована 27 микротрубочками, сгруппированными в 9 триплетов. В функцию центриолей входит образование нитей митотического веретена. Они поляризуют процесс деления клетки, обеспечивая закономерное расхождение хроматид (дочерних хромосом) в анафазе митоза.

Жизнедеятельность клетки как единицы биологической активности обеспечивается совокупностью взаимосвязанных, приуроченных к определенным внутриклеточным структурам, упорядоченных во времени и пространстве метаболических процессов. Эти процессы образуют три потока — информации, энергии и вещества.

3.1.1. Поток информации

Благодаря наличию потока информации клетка, используя многовековой эволюционный опыт предков, создает организацию, соответствующую критериям живого, сохраняет и поддерживает эту организацию во времени, несмотря на меняющиеся условия внешней среды, передает ее в ряду поколений. В потоке информации участвуют ядро (ДНК хромосом), макромолекулы, переносящие информацию в цитоплазму (иРНК), цитоплазматический аппарат транскрипции (рибосомы и полисомы, тРНК, ферменты активации аминокислот). На завершающем этапе этого потока информации, синтезированные на полисомах, приобретают третичную и четвертичную структуру и используются в качестве катализаторов или структурных блоков (рис. 7). Кроме ядерного генома, основного по объему заключенной информации, в эукариотических клетках функционируют также геномы митохондрий, а в зеленых растениях и хлоропластов.

Из приведенной схемы видно, что в рассматриваемом потоке происходит перенос информации с ДНК на белок. Что представляют собой коды, с помощью которых записана информация в ДНК и белке? Каков механизм перекодирования?

Кодирование заключается в записи определенных сведений при помощи специальных символов с целью придать информации компактность, обеспечить ее использование неоднократно и по частям, создать удобства при транспортировке. Типичный пример кодирования — фиксация человеческой мысли в виде письменного текста. В процессе кодирования путем сочетаний символов составляют кодовые группы, служащие для обозначения существенного элемента информации. Весь объем сообщения представлен определенной последовательностью кодовых групп. Совокупность символов составляет алфавит, а совокупность кодовых групп словарь кода.

Символами кода ДНК служат дезоксирибонуклеотиды, различающиеся по азотистому основанию (адениловое, гуаниловое, тимидиловое, цитидиловое), поэтому алфавит четырехбуквенный. Кодовой группой служит кодон — участок молекулы ДНК, состоящий из трех нуклеотидов. Это делает код триплетным. Информация записывается в линейном порядке по длине молекулы ДНК в виде последовательности кодонов. Код ДНК неперекрывающийся, так как каждый нуклеотид

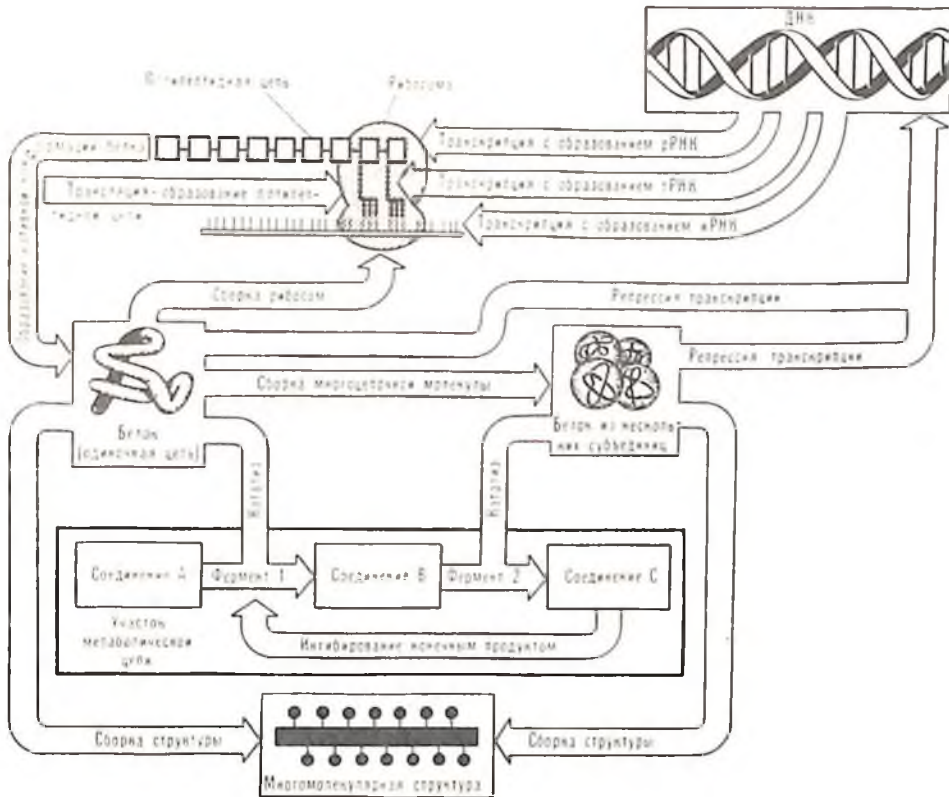


Рис. 7. Поток биологической информации в клетке.

входит в один кодон. Он не имеет запятых и в пределах блока информации, соответствующего, например, одному полипептиду, кодоны следуют друг за другом без перерывов.

Символом кода белка служат аминокислоты. Они же соответствуют и кодовым группам. Информация также записывается в линейном порядке по длине молекулы полипептида в виде последовательности аминокислот.

Сопоставление участка молекулы ДНК как начального пункта и отвечающего ему по содержанию полипептида как завершающего пункта потока информации указывает на коллинеарность кодов ДНК и белка: кодоны следуют в том же порядке, что и остатки аминокислот, кодируемых ими.

Положение конкретного аминокислотного остатка в молекуле полипептида может быть обозначено в ДНК при помощи одного из нескольких кодонов-синонимов, что свидетельствует о вырожденности кода ДНК. Указанное свойство вытекает из соотношения объемов словарей кодов ДНК и белка. Сочетанием по три из четырех возможных дезоксирибонуклеотидов образуются 64 различных кодона, тогда как в состав белка входит 20 аминокислот. Вырожденность кода ДНК носит регулярный характер: большая часть

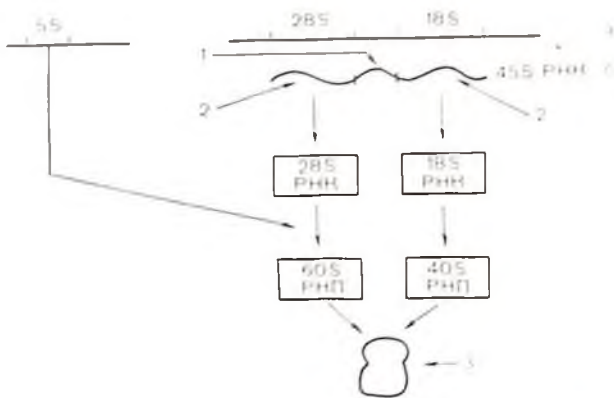


Рис. 8. Процессинг крупной молекулы рРНК предшествующий рРНК.

а — молекула ДНК, б — крупная молекула рРНК, синтезируемая первоначально 1 — утрачиваемый фрагмент, 2 — не поддающиеся для построения рибосомы фрагменты рРНК, 3 — рибосома. Цифры дают представление об относительных размерах фрагментов рРНК в единицах измерения Сведберга.

информации приходится на первые два нуклеотида кодона. Каждой аминокислоте соответствует не более двух таких начальных дуплета, тогда как число кодонов-синонимов может доходить до шести (например для аргинина). Вырожденность кода и информационная неравнозначность нуклеотидов в кодоне влияют на фенотипическое выражение точковых мутаций. Действительно, наряду с изменениями, приводящими к замене одного аминокислотного остатка другим, возможны «безмолвные» мутации, если изменение переводит кодон в синоним. Хотя замена кодона синонимом не нарушает последовательности аминокислот в полипептиде, она может повлиять на скорость его синтеза. Три кодона из 64, названные бессмысленными, не кодируют аминокислот. Они служат терминаторами и обозначают точку прекращения считывания информации. Код ДНК универсален в том смысле, что он тождествен у всех организмов. Единичные факты, не согласующиеся с таким заключением, касаются деталей пунктуации (например, обозначения начала считывания у кишечной палочки и в клетке млекопитающего) и считывания бессмысленных кодонов.

Перекодирование информации происходит в процессе биосинтеза белка. На первом этапе, обозначаемом как транскрипция, исходная информация ДНК считывается путем синтеза рибонуклеиновых кислот. Последние комплементарны лишь одной из полинуклеотидных цепей ДНК, место тимина в них занимает близкое к нему азотистое основание — урацил. В эукариотической клетке этот этап осуществляется в ядре, а также независимо в митохондриях и хлоропластах. В результате транскрипции образуется несколько разновидностей аминокислот в полипептидах, а рРНК и тРНК обеспечивают перенос информации с иРНК на полипептиды.

Особенность транскрипции с ядерной ДНК эукариотической клетки заключается в образовании первоначально большего количества рРНК, чем то, которое затем примет в синтезе полипептидов непосредственное участие. Избыточная рРНК, природа и функции которой не ясны, разрушается в ходе преобразования (процессинга) рРНК (рис. 8) перед транспортом ее из ядра в цитоплазму.

Считывание информации иРНК с переносом ее на белок (этап т р а н с л я ц и и) происходит в цитоплазме. Центральная роль здесь принадлежит различным тРНК, которых в клетке имеется несколько десятков. Каждый образец тРНК способен присоединять определенную аминокислоту в активированном состоянии (обогащенную энергией). В результате активации аминокислоты и присоединения ее к тРНК образуется комплекс «аминоацил-тРНК». Благодаря наличию антикодона — последовательности из трех нуклеотидов, комплементарных нуклеотидам кодона данной аминокислоты — тРНК узнает место этой аминокислоты в полипептиде в соответствии с последовательностью кодонов иРНК. Так как перенос информации на белок осуществляется не с ДНК, а с иРНК, кодоны определенных аминокислот обозначают в соответствии с нуклеотидным составом РНК (табл. 2). Таким образом, именно тРНК считывает информацию с иРНК.

Таблица 2. Генетический код, универсальный для всех организмов
Вторая буква

| | | У | Ц | А | Г | | |
|-------------|---|---------|---------|---------|---------|---|---|
| П е р | У | УУУ Фен | УЦУ Сер | УАУ Тир | УГУ Цис | У | Г |
| | | УУЦ | УЦЦ | УАЦ | УГЦ | Ц | Р |
| | | УУА Лей | УЦА | УАА | УГА | А | |
| | | УУГ | УЦГ | УАГ | УГГ Три | Г | е |
| в а я | Ц | ЦУУ Лей | ЦЦУ Про | ЦАУ Гис | ЦГУ | У | т |
| | | ЦУЦ | ЦЦЦ | ЦАЦ | ЦГЦ | Ц | ь |
| | | ЦУА Иле | ЦЦА | ЦАА Гли | ЦГА | А | |
| | | ЦУГ | ЦЦГ | ЦАГ | ЦГГ | Г | я |
| б у к | А | АУУ | АЦУ Тре | ААУ Асп | АГУ Сер | У | |
| | | АУЦ Иле | АЦЦ | ААЦ | АГЦ | Ц | б |
| | | АУА | АЦА | ААА Лиз | АГА | А | |
| | | АУГ Мет | АЦГ | ААГ | АГГ | Г | у |
| к в а | Г | ГУУ | ГЦУ Ала | ГАУ Асп | ГГУ | У | к |
| | | ГУЦ Вал | ГЦЦ | ГАЦ | ГГЦ | Ц | в |
| | | ГУА | ГЦА | ГАА Глю | ГГА | А | |
| | | ГУГ | ГЦГ | ГАА | ГГГ | Г | а |

Примечание. Подчеркнуты кодоны терминаторы.

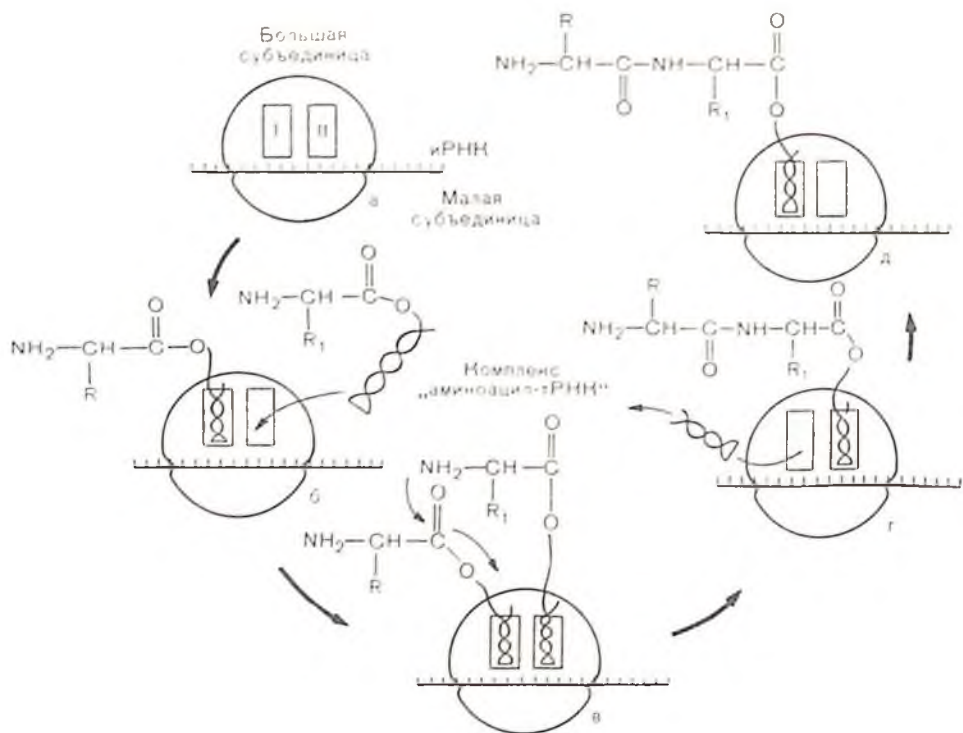


Рис. 9. Рибосомный цикл синтеза белка. Объяснение в тексте.

Сборка молекул полипептида происходит на рибосоме, которая обеспечивает требуемое расположение участников процесса трансляции: иРНК, комплексов «аминоацил-тРНК» и «тРНК-строющийся полипептид». Представление о функции рибосом дает рибосомный цикл синтеза белка (рис. 9).

Функционирующая рибосома состоит из большой и малой субъединиц и молекулы иРНК (а). В одном из двух ее активных участков — пептидальном (I) происходит наращивание полипептида, а к другому — аминокацильному (II) прикрепляются тРНК с активированными аминокислотами. Комплекс «аминоацил-тРНК», прибывший первым, инициирует считывание и занимает участок I (б). В участке II фиксируется второй аналогичный комплекс, соответствующий первому смысловому коду иРНК (в). После образования между аминокислотами пептидной связи тРНК участка I высвобождается (г). На ее место в виде комплекса с двумя аминокислотными остатками перемещается тРНК, занимающая участок II (д). К участку II присоединяется очередной комплекс «аминоацил-тРНК», отвечающий следующему смысловому кодону иРНК. Описанный цикл повторяется, пока не будет достигнут терминирующий кодон иРНК (УАА, УАГ или УГА), по отношению к которому тРНК не существует. На этой стадии рибосома распадается на субъединицы с высвобождением иРНК и полипептида.

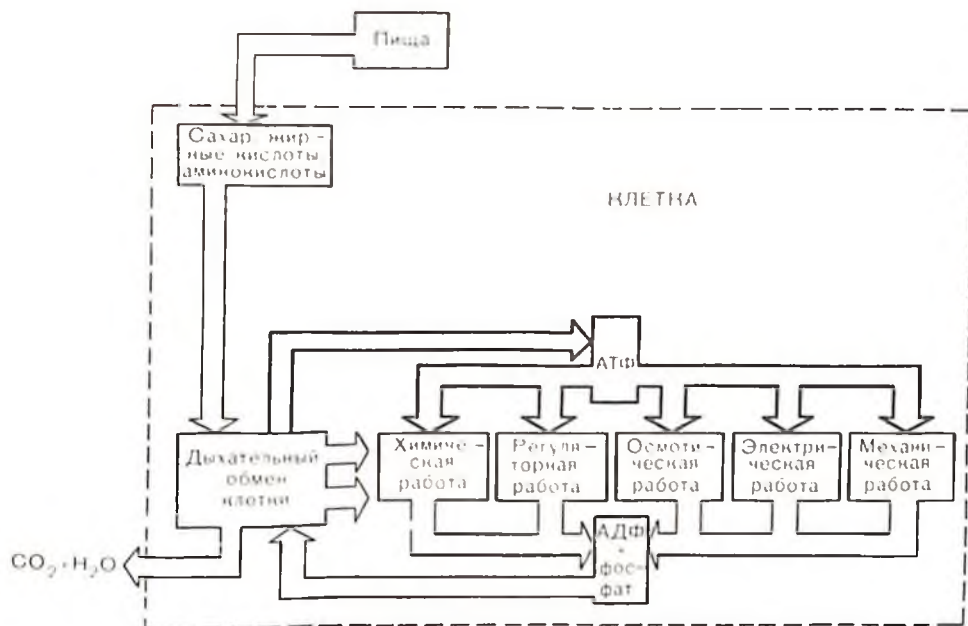


Рис. 10. Поток энергии в клетке.

3.1.2. Поток энергии

Поток энергии у представителей разных групп организмов представлен внутриклеточными механизмами энергообеспечения — брожением, фото- или хемосинтезом, дыханием.

Центральная роль в биоэнергетике клеток животных принадлежит дыхательному обмену. Он включает реакции расщепления низкокалорийного органического «топлива» в виде глюкозы, жирных кислот, аминокислот и использования выделяемой энергии для синтеза высококалорийного клеточного «топлива» в виде АТФ. АТФ и другие соединения, богатые энергией в биологически утилизируемой форме, называются макроэргическими. Энергия АТФ, непосредственно или будучи перенесенной на другие макроэргические соединения, например креатинфосфат, используемый в мышцах, в разнообразных процессах преобразуется в тот или иной вид работы — химическую (синтезы), осмотическую (поддержание градиентов веществ), электрическую, механическую, регуляторную. Представление о потоке энергии в животной клетке дает рис. 10.

Среди органелл такой клетки особое место в дыхательном обмене принадлежит митохондриям, с внутренней мембраной которых связаны ферменты дыхательной цепи, а также матриксу цитоплазмы, в котором протекает процесс бескислородного расщепления глюкозы — анаэробный гликолиз. Из преобразователей энергии химических связей АТФ в работу наиболее изучена механохимическая система поперечнополосатой мышцы. Она состоит из сократительных белков и фермента, расщепляющего макроэргические соединения с высвобождением энергии.

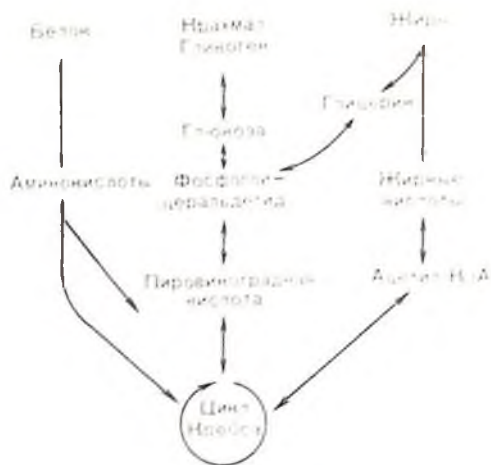


Рис. 11. Взаимосвязь внутриклеточного обмена белков, жиров и углеводов через цикл Кребса.

Особенностью потока энергии растительной клетки служит фотосинтез — механизм преобразования энергии солнечного света в энергию химических связей органических веществ.

Механизмы энергообеспечения клетки высокоэффективны. Коэффициенты полезного действия хлоропласта достигают 25%, а митохондрии — 45—60%, существенно превосходя аналогичный показатель паровой машины (8%) или двигателя внутреннего сгорания (17%).

3.1.3. Поток вещества

Реакции дыхательного обмена не только поставляют энергию, но и снабжают клетку строительными блоками для синтеза разнообразных молекул. Ими служат многие продукты расщепления пищевых веществ. Особая роль в этом принадлежит центральному звену дыхательного обмена — циклу Кребса, осуществляемому в митохондриях. Через этот цикл проходит путь углеродных атомов (углеродных скелетов) большинства соединений, служащих промежуточными продуктами синтеза химических компонентов клетки, а также переключение метаболизма клетки с одного преобладающего пути на другой, например, с углеводного на жировой. Таким образом, дыхательный обмен одновременно составляет ведущее звено потока веществ, объединяющего метаболические пути расщепления и синтеза углеводов, белков, жиров, нуклеиновых кислот (рис. 11).

3.1.4. Другие внутриклеточные механизмы

Потоки информации, энергии и вещества осуществляются непрерывно и составляют необходимое условие существования клетки как живой системы.

Кроме структур и процессов, прямо включенных в названные потоки, в клетке функционируют механизмы, которые, хотя и могут быть названы дополнительными, так же являются жизненно необходимыми. Так, лизосомы, воздействуя ферментами на пиноцитированный или аутофагированный материал, обеспечивают гидролитическое расщепление макромолекул до низкомолекулярных соединений. Они же разрушают структуры, утратившие свое функциональное значение. Пероксисомы ликвидируют возникающие в клетке перекиси, токсичные для живой протоплазмы. Организация внутриклеточных транспортных потоков обуславливается активностью микротрубочек и микрофирилл.

3.1.5. Клетка как целостность.

Коллоидная система протоплазмы

Принципы структурно-функциональной организации клетки, изложенные выше, в основном сформулированы по результатам применения в биологических исследованиях редуccionистского подхода. Однако, взаимодействуя с окружающей средой и отвечая на регуляторные стимулы, клетка ведет себя как целостность. Об этом свидетельствует стереотипность реакций разных видов клеток на действие разнообразных по природе раздражителей, вызывающих переход клетки в возбужденное состояние¹.

Важная роль в функциональном объединении структурных компонентов и компартментов клетки принадлежит свойствам живой протоплазмы². В целом ее принято рассматривать как особую полифазную коллоидную систему. От банальных коллоидных систем биокolloид отличается сложностью дисперсной фазы, основу которой составляют макромолекулы, присутствующие в составе плотных, микроскопически видимых структур (органелл) или в диспергированном состоянии, близком к растворам или рыхлым сетевидным структурам типа гелей. Будучи коллоидным раствором в физико-химическом смысле, биокolloид благодаря наличию липидов и крупных частиц проявляет одновременно свойства эмульсии и суспензии. На обширных поверхностях макромолекул адсорбируются разнообразные примеси, что вызывает изменение агрегатного состояния протоплазмы. При этом совершается работа, в результате которой осуществляются различные внутриклеточные превращения — сборка мембран или микротрубочек из субъединиц, выброс из клетки секрета, изменение конфигурации белковых молекул, приводящее к торможению или усилению ферментативной активности. Особенностью биокolloида является также то, что в физиологических условиях переходы протоплазмы из одного агрегатного состояния в другое обратимы благодаря наличию особого ферментативного механизма. Свойства биокolloида обеспечивают клетке способность при наличии энергии в ответ на действие стимулов многократно совершать работу.

Представления о биокolloиде соответствуют интегративному подходу в анализе клетки и рисуют ее в виде сгустка живого вещества, своеобразной упорядоченной совокупности молекул, макромолекул и надмолекулярных комплексов, объединяемых в единое целое возможностью взаимопереходов.

3.2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ СУЩЕСТВОВАНИЯ КЛЕТКИ ВО ВРЕМЕНИ

Закономерные изменения структурно-функциональных характеристик клетки во времени составляют содержание ее жизненного цикла (клеточного цикла). К л е т о ч н ы й ц и к л — это период существо-

¹ Под клеточным возбуждением понимают обратимые изменения протоплазмы, служащие пусковым механизмом и основой той или иной клеточной деятельности.

² Протоплазма — содержимое живой клетки, включающее ее ядро и цитоплазму.

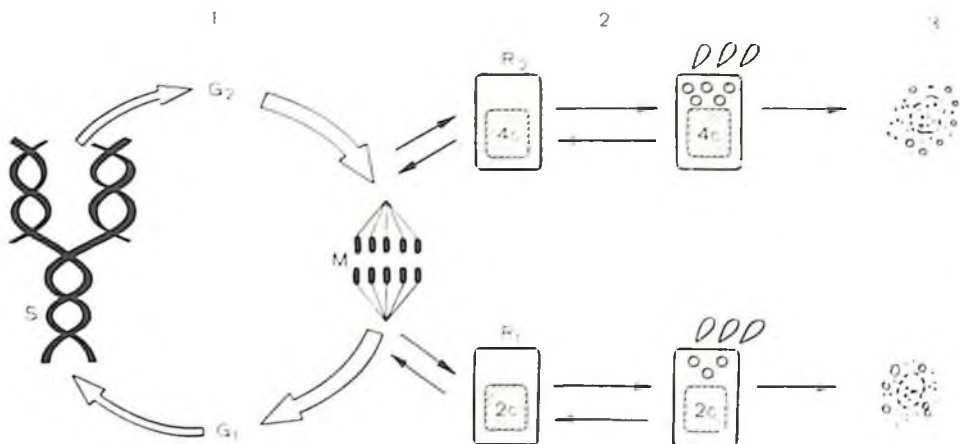


Рис. 12. Жизненный цикл клетки многоклеточного организма.

М — митоз, G₁ — пресинтетический период, G₂ — постсинтетический период, S — синтетический период, R₁ и R₂ — периоды покоя клеточного цикла, 1 — митотический цикл, 2 — переход клетки в дифференцированное состояние, 3 — гибель клетки. 2c — количество ДНК и диплоидный набор хромосом; 4c — удвоенное количество ДНК.

вания клетки от момента ее образования путем деления материнской клетки до собственного деления или смерти.

Обязательным компонентом клеточного цикла является митотический (пролиферативный) цикл — комплекс взаимосвязанных и детерминированных хронологически событий, происходящих в процессе подготовки клетки к делению и на протяжении самого деления. Кроме того, в жизненный цикл включается период выполнения клеткой многоклеточного организма специальных функций, а также периоды покоя. В периоды покоя ближайшая судьба клетки неопределенна: она может либо начать подготовку к митозу, либо стать на путь специализации (рис. 12).

Морфология и фазы процесса разделения ядерного вещества материнской клетки между дочерними (собственно митоз) известны со второй половины прошлого столетия (И. Д. Чистяков, В. Флемминг, Э. Страсбургер). Представления о митотическом цикле оформились после 1953 г., когда было установлено, что предмитотический синтез ДНК происходит в интерфазе и отделен во времени от начала и окончания митоза. В митотическом цикле выделены четыре периода — митоз (М), а также постмитотический (G₁), синтетический (S) и предмитотический (G₂) периоды интерфазы. Продолжительность митотического цикла для большинства клеток составляет от 10 до 50 ч. Длительность цикла регулируется путем изменения продолжительности всех его периодов. У млекопитающих длительность М составляет 1—1,5 ч, G₂ — 2—5 ч, S — 6—10 ч.

Биологическое значение митотического цикла состоит в том, что он обеспечивает преемственность хромосом в ряду клеточных поколений, образование клеток, равноценных по объему и содержанию наслед-

ственной информации. Таким образом цикл служит универсальным механизмом воспроизведения клеточной организации эукариотического типа.

Главные события митотического цикла заключаются в следующем: 1) р е д у п л и к а ц и я (самоудвоение) наследственного материала материнской клетки; 2) р а в н о м е р н о е р а с п р е д е л е н и е этого материала между дочерними клетками. При этом закономерно изменяются химическая и морфологическая организация хромосом — ядерных структур, в которых сосредоточено более 90% наследственного материала эукариотической клетки.

3.2.1. Химическая и структурная организация хромосом

Хромосомы во взаимодействии с внехромосомными механизмами обеспечивают: 1) хранение наследственной информации; 2) использование этой информации для создания и поддержания клеточной организации; 3) регуляцию считывания наследственной информации; 4) самоудвоение генетического материала; 5) передачу его от материнской клетки дочерним.

Главные химические компоненты хромосом представлены ДНК, основными (гистоновые) и кислыми (негистоновые) белками, на долю которых приходится соответственно 40% и около 20%. В хромосомах содержатся РНК, липиды, полисахариды, ионы металлов.

В молекулах ДНК закодирована наследственная информация, что делает их ведущим функциональным компонентом хромосом. ДНК эукариотических клеток представлена следующими фракциями: 1) уникальные нуклеотидные последовательности; 2) повторы определенной последовательности (от 10^2 до 10^4 — 10^5 копий); 3) повторы (10^4 — 10^6 копий). У н и к а л ь н ы е п о с л е д о в а т е л ь н о с т и присутствуют в гаплоидном наборе в единственном экземпляре и образуют активно транскрибируемую часть наследственного материала, т. е. основную массу структурных и регуляторных генов. К ф р а к ц и и с о с р е д н и м ч и с л о м п о в т о р о в относятся некоторые структурные гены, например кодирующие последовательность аминокислот в молекулах гистонов или нуклеотидов в рРНК и тРНК. По расчетам в клетке человека находится не менее 450 генов рРНК. Наличие повторов повышает количество единиц транскрипции определенной информации и, возможно, служит фактором защиты генов, жизненно важных для всех клеток, против мутаций. В эту же группу входит и часть регуляторных генов. Ф р а к ц и я м н о г о к р а т н о п о в т о р я ю щ и х с я п о с л е д о в а т е л ь н о с т е й образована нетранскрибируемой сателлитной (спутничной) ДНК. Роль ее в физиологии наследственного материала неизвестна. Она, возможно, выполняет функцию спейсеров, т. е. фрагментов, разделяющих структурные и регуляторные гены, или обуславливает взаимоузнавание гомологичных хромосом. В ДНК хромосом человека, по ориентировочным данным, уникальные последовательности составляют более 56%, многократно повторяющиеся — 12%, среднеповторяющиеся — 8%.

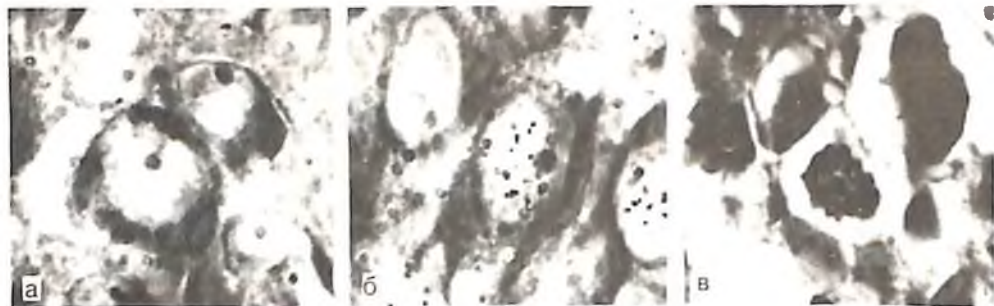


Рис. 13. Интерфазная и митотическая формы структурной организации хромосом.

а — хроматин в интерфазных ядрах, б — включение в ядра радиоактивного предшественника синтеза ДНК в синтетическом периоде митотического цикла, в — клетка в метафазе митоза.

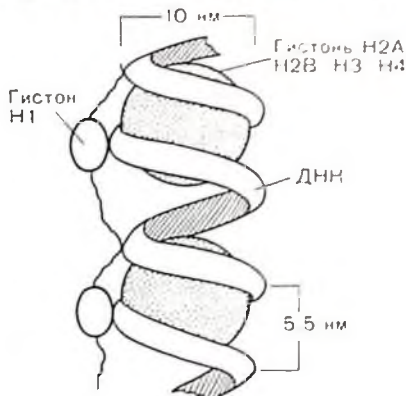


Рис. 14. Нуклеосомная организация элементарной нити хромосомы.

Г и с т о н ы как уже говорилось, представлены пятью главными фракциями и выполняют структурную и регуляторную роль. Число фракций негистоновых белков превышает 100. Среди них ферменты синтеза и процессинга РНК, редупликации и репарации ДНК. Кислые белки хромосом выполняют также структурную и регуляторную роль. РНК хромосом представлена отчасти продуктами транскрипции, еще не покинувшими место синтеза. Некоторым фракциям свойственна регуляторная функция. Регуляторная функция компонентов хромосом заключается в «запрещении» или «разрешении» считывания информации с молекулы ДНК.

Осуществление хромосомой отдельных функций приурочено к фазам и периодам митотического цикла и сопровождается изменением ее морфологии. Различают митотическую и интерфазную формы структурной организации хромосом, взаимопереходящие друг в друга в митотическом цикле. Первая свойственна периоду митоза, когда под микроскопом хромосомы видны как отдельные интенсивно окрашенные, плотные тельца. Вторая соответствует хроматину ядер интерфазных клеток, который виден под микроскопом как совокупность более или менее рыхло расположенных нитчатых образований и глыбок (рис. 13).

Элементарной структурой хромосомы, различимой с помощью электронного микроскопа, является нить диаметром 10—13 нм¹, представляющая собой комплекс ДНК и гистоновых белков (нуклеоги-

¹ 1 нм = 10⁻³ мкм = 10⁻⁶ мм.

стон). Толщина нити зависит от располагающихся по ее длине телец — нуклеосом. Диаметр межнуклеосомных участков менее 1,5 нм, что совпадает с толщиной биоспирали ДНК (рис. 14). Ядра телец образованы 8-ю молекулами гистонов 4-х разных типов — Н2а, Н2б, Н3 и Н4. Они служат основой, на которую «накручены» фрагменты ДНК длиной примерно в 200 пар нуклеотидов. Гистон Н1 «сшивает» витки ДНК. Функциональное значение нуклеосом неясно. Есть данные, что транскрибируемые фрагменты ДНК, кодирующие рРНК, не имеют нуклеосомной структуры. В отношении других генов есть указания, что при транскрипции нуклеосомная структура утрачивается. Закручивание молекул ДНК на гистоновые тельца уменьшает длину биоспирали ДНК в 7 раз, т. е. служит целям упаковки наследственного материала.

Данные микроскопического и электронно-микроскопического изучения хроматина и митотических хромосом дают следующую схему структурной организации хромосомы. Биоспираль ДНК диаметром 1,5 нм в результате скручивания и присоединения белка преобразуется в нуклеогистоновый комплекс с нуклеосомной структурой. Он имеет вид нити диаметром 10—13 нм. При дальнейшем скручивании и присоединении белков возникает нить диаметром 20—25 нм. Она обнаруживается с помощью электронного микроскопа как в интерфазных, так и в митотических хромосомах. В результате дальнейшего скручивания этой нити, происходящего многократно и дополняемого складыванием, образуются митотические хромосомы. Эта схема носит предварительный характер, она объединяет области интереса цитогенетика медико-генетической консультации (микроморфология митотических хромосом) и специалиста по функциональной организации хромосомы на ультраструктурном и молекулярном уровнях.

Реорганизация нити нуклеогистона с образованием более компактной структуры называется спирализацией (конденсацией), процесс, обратный описанному, — деспирализации (деконденсацией). Благодаря спирализации достигается плотная упаковка наследственного материала, что важно при перемещениях хромосом в процессе митоза. О плотности упаковки свидетельствуют следующие цифры. Ядро соматической диплоидной клетки человека содержит около 6 пг ДНК, что соответствует нити нуклеогистона длиной почти 2 м. Совокупная же длина всех хромосом клетки человека в метафазе митоза равна 150 мкм. Биоспираль из 100 г ДНК человека, если ее вытянуть в одну нить, покроет расстояние $2,5 \times 10^{10}$ км, что более чем в 100 раз превосходит расстояние от Земли до Солнца.

Изложенные сведения об укладке нити нуклеогистона согласуются с генетическими представлениями о непрерывности и линейности расположения генов по длине хромосом. Они соответствуют допущению, что каждая хромосома содержит одну двойную спираль ДНК. В особых, так называемых политепных хромосомах клеток насекомых одновременно присутствует несколько двойных спиралей ДНК. Так как они уложены «бок в бок», такая конструкция совместима с принципом линейного и непрерывного размещения генов.

Для изучения кариотипа особое значение имеют митотические

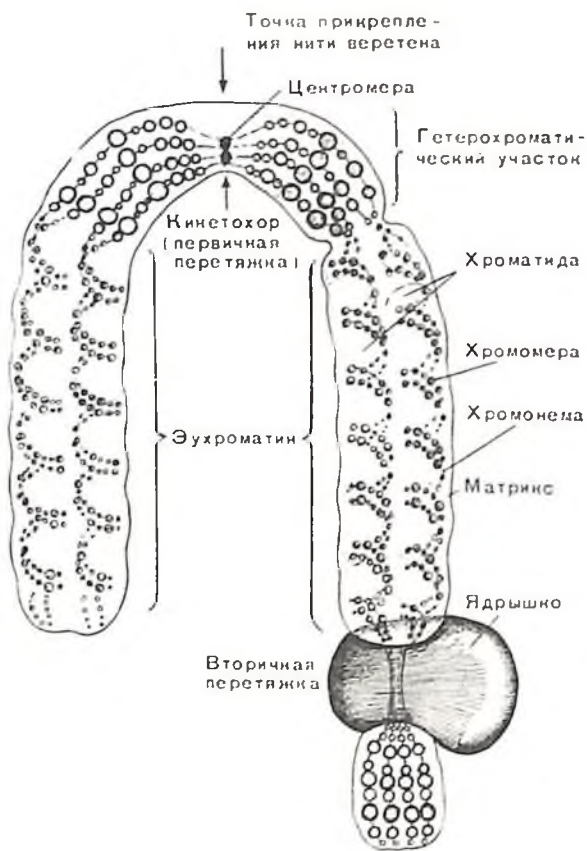


Рис. 15. Метафазная хромосома.

являются хромосомы 1 и 3 пар, X-хромосома, субметацентрическими 2,6—12, 16—20 пары, акроцентрическими и субacroцентрическими — 4—5, 13—15, 21—22 пары и Y-хромосома. При использовании некоторых методов приготовления препаратов в хромосомах видны полухроматиды, однако вопрос об их присутствии в клетке нельзя считать решенным. Возможно они являются результатом воздействия на вещество хромосомы материала, используемого для приготовления препарата. Некоторые хромосомы имеют вторичные перетяжки. Они возникают в участках неполной конденсации хроматина, например, в околоцентромерных участках длинного плеча 1, 9 и 16 хромосом человека. Вторичные перетяжки отделяют концевые участки коротких плеч 13—15, 21—22 хромосом человека в виде спутников. В области вторичных перетяжек некоторых хромосом располагаются ядрышковые организаторы. Они содержат гены, кодирующие рРНК, и служат местом образования ядрышка. Описанные структурные особенности используют для идентификации хромосом.

Хотя для интерфазных хромосом в целом свойственно деспирализованное состояние, степень спирализации отдельных фрагментов

метафазные хромосомы (рис. 15). Они образованы двумя хроматидами. Последние являются дочерними хромосомами, которые в процессе митоза разойдутся в дочерние клетки. Хроматиды соединены в области первичной перетяжки (центромеры, кинетохора), к которой прикрепляются нити веретена деления. Фрагменты, на которые первичная перетяжка делит хромосому, называются плечами, а концы хромосомы — теломерами. В зависимости от положения первичной перетяжки различают метацентрические (равноплечие), субметацентрические (умеренно неравноплечие), акроцентрические и субacroцентрические (выраженно неравноплечие) хромосомы. У человека метацентрическими

варьирует. Выделяют эухроматин, структурный гетерохроматин и факультативный гетерохроматин. Эухроматин образован участками хромосом, которые деспирализуются в конце митоза. В интерфазных ядрах — это слабо окрашивающиеся нитчатые структуры. В области эухроматина располагаются структурные гены. Структурный гетерохроматин отличается высокоспирализованным состоянием, которое сохраняется на протяжении всего митотического цикла. Он занимает постоянные участки, сходные в гомологических хромосомах. Обычно это фрагменты, прилегающие к области центромеры, а также расположенные на свободных концах (теломерах) хромосом. Этот вид гетерохроматина структурных генов, по-видимому, не содержит и функция его не ясна. В каждой хромосоме свой порядок расположения эу- и гетерохроматиновых участков. Это используется для идентификации отдельных хромосом в цитогенетических исследованиях человека. Факультативный гетерохроматин образуется при спирализации одной из двух гомологических хромосом. Типичный пример — генетически неактивная X-хромосома соматических клеток женских особей млекопитающих и человека (тельца полового хроматина). Функциональная роль факультативной гетерохроматизации заключается в компенсации (снижении) дозы определенных генов.

3.2.2. Изменения наследственного материала в митотическом цикле

По двум главным событиям митотического цикла в нем выделяют репродуктивную и разделительную фазы, соответствующие интерфазе и митозу классической цитологии.

В начальный отрезок интерфазы — в постмитотический (пресинтетический или G_1) период, вслед за митозом восстанавливаются черты организации интерфазной клетки, завершается формирование ядрышка. Из цитоплазмы в ядро поступает значительное (до 90%) количество белка. В цитоплазме, параллельно реорганизации ультраструктуры, интенсифицируется синтез белка, что способствует увеличению массы клетки. Если дочерней клетке предстоит вступить в митотический цикл, синтезы приобретают направленный характер: образуется запас предшественников ДНК, ферменты, катализирующие реакцию редупликации, синтезируется белок, включающий эту реакцию. Таким образом, осуществляются процессы подготовки следующего периода интерфазы — синтетического.

В синтетическом или S-периоде удваивается количество наследственного материала клетки. За малыми исключениями редупликация¹ ДНК осуществляется полуконсервативным способом. Он заключается в расхождении биспирали ДНК на 2 молекулы с последующим синтезом возле каждой из них комплементарной молекулы. В результате возникают 2 идентичные биспирали. Молекулы ДНК, комплементарные материнским, образуются фрагментами по длине хромосо-

¹ Иногда удвоение ДНК обозначают термином репликация, оставляя термин редупликация для обозначения удвоения хромосом.

мы, асинхронно в разных участках одной хромосомы, а также в разных хромосомах. Такие фрагменты составляют единицы репликации или репликоны. Затем фрагменты новообразованной ДНК «сшиваются» в одну макромолекулу. В клетке млекопитающего содержится более 20 000 репликонов, причем количество их меняется в онтогенезе. Участки хромосом, в которых начинается синтез ДНК, называют точками инициации. Возможно ими являются точки прикрепления интерфазных хромосом к внутренней мембране ядерной оболочки. Можно думать, что ДНК отдельных фракций, о которых речь шла выше, редулицируется в строго определенной части S-периода, например большая часть генов рРНК удваивает ДНК в начале его. Редулициация запускается поступающим в ядро из цитоплазмы сигналом, природа которого не выяснена. Синтезу ДНК в репликоне предшествует синтез РНК. Скорость редуликации составляет 0,2—2 мкм/мин. Она возрастает к концу синтетического периода. В клетке, прошедшей S-период интерфазы, хромосомы содержат удвоенное количество наследственного материала. Наряду с ДНК в синтетическом периоде интенсивно образуется РНК и белок, а количество гистонов точно удваивается. Около 10% ДНК животной клетки находится в митохондриях. Незначительная часть митохондриальной ДНК редулицируется в синтетическом, тогда как основная — в постсинтетическом периоде интерфазы.

Отрезок времени от окончания синтетического периода до начала митоза занимает предмитотический (постсинтетический) или G₂-период интерфазы. Он характеризуется интенсивным синтезом РНК и особенно белка. В итоге завершается удвоение массы цитоплазмы по сравнению с началом интерфазы, что необходимо для перехода клетки в период митоза. Часть образуемых белков (тубулины) используется в дальнейшем для построения микротрубочек веретена деления. Синтетический и предмитотический (постсинтетический) периоды связаны с митозом непосредственно. Это позволяет выделить их в особый период интерфазы — прерофазу.

Митоз делят на 4 фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

Наряду с реорганизацией морфологии и упорядоченными перемещениями хромосом обязательным для разделительной фазы цикла является построение митотического аппарата. Он состоит из системы микротрубочек, которые образуют ахроматиновое веретено или веретено деления, и структур, поляризующих митоз¹. В клетках млекопитающих и человека роль поляризующих структур выполняют центриоли.

Митотический аппарат обеспечивает направленное перемещение дочерних хромосом в анафазе. Для этого необходим контакт микротрубочек со специализированными участками хромосом — центромерами (кинетохорами). При разрушении центромер в эксперименте расхождения хромосом к полюсам клетки не происходит. Природа сил, обеспечивающих расхождение, не известна. Предположительно в основе функционирования митотического аппарата лежит

¹ Ряд авторов включают в митотический аппарат также хромосомы.

механохимическая система, аналогичная обнаруженной в поперечнополосатой мышце. Она включает сократимые белки и фермент, катализирующий расщепление АТФ для обеспечения процесса энергией.

Данные генетики и цитологии указывают на сохранение структурной индивидуальности хромосом в клеточном цикле. Есть свидетельства в пользу упорядоченного размещения хромосом в объеме интерфазного ядра. Особенности взаиморасположения хромосом могут иметь функциональное значение. Так, пространственная близость в клетках человека хромосом 13, 14, 15, 21 и 22 пар, содержащих гены рРНК, объясняется, по-видимому, их участием в формировании ядрышка и образования рибосом. Есть указания на то, что в клетках разных типов расположение хромосом неодинаково.

На основе митотического цикла возник ряд механизмов, с помощью которых в том или ином органе количество наследственного материала может быть увеличено при сохранении постоянства числа клеток. Так, удвоение ДНК иногда не сопровождается разделением цитоплазмы. Поскольку механизм такого удвоения идентичен механизму редупликации ДНК в митотическом цикле и оно сопровождается кратным увеличением числа хромосом, это явление получило название эндомитоза. С генетической точки зрения результат эндомитоза следует рассматривать как геномную соматическую мутацию, о чем будет сказано ниже. Политения заключается в увеличении содержания ДНК в отдельных хромосомах при сохранении их диплоидного числа. И эндомитоз, и политения приводят к образованию полиплоидных клеток, отличающихся кратным увеличением объема наследственного материала. Таким образом, в таких клетках в отличие от диплоидных гены повторены более чем 2 раза. Пропорционально увеличению генов увеличивается масса клеток, что, в свою очередь, повышает функциональные возможности органа.

Наряду с непрямым делением или митозом существует прямое деление клеток — амитоз. Последний заключается в разделении ядра путем перетяжки без сложной перестройки наследственного материала в виде конденсации хромосом и их точного распределения между дочерними клетками с помощью митотического аппарата. Предполагают, хотя это строго не доказано, что вслед за ядром делится цитоплазма. Обычно амитоз рассматривают как неполноценное деление, происходящее вследствие отсутствия механизма закономерного и точного разделения ДНК. Измерения показали, что на двуядерной стадии предполагаемого амитотического деления ядра содержат, как правило, равное и кратное гаплоидному набору хромосом количество ДНК. Это снимает вопрос об их генетической неравнозначности. Исследование с помощью современных методов показало, что все двуядерные клетки в печени мелких грызунов появляются в результате незавершенного митоза. Бытовавшая ранее точка зрения, согласно которой двуядерные печеночные клетки образуются вследствие амитотической перешнуровки ядер, не подтверждается. Применение современных методов исследования в отношении клеток других органов и тканей даст ответ, существуют ли митоз и амитоз как 2 самостоятельных способа клеточного размножения.

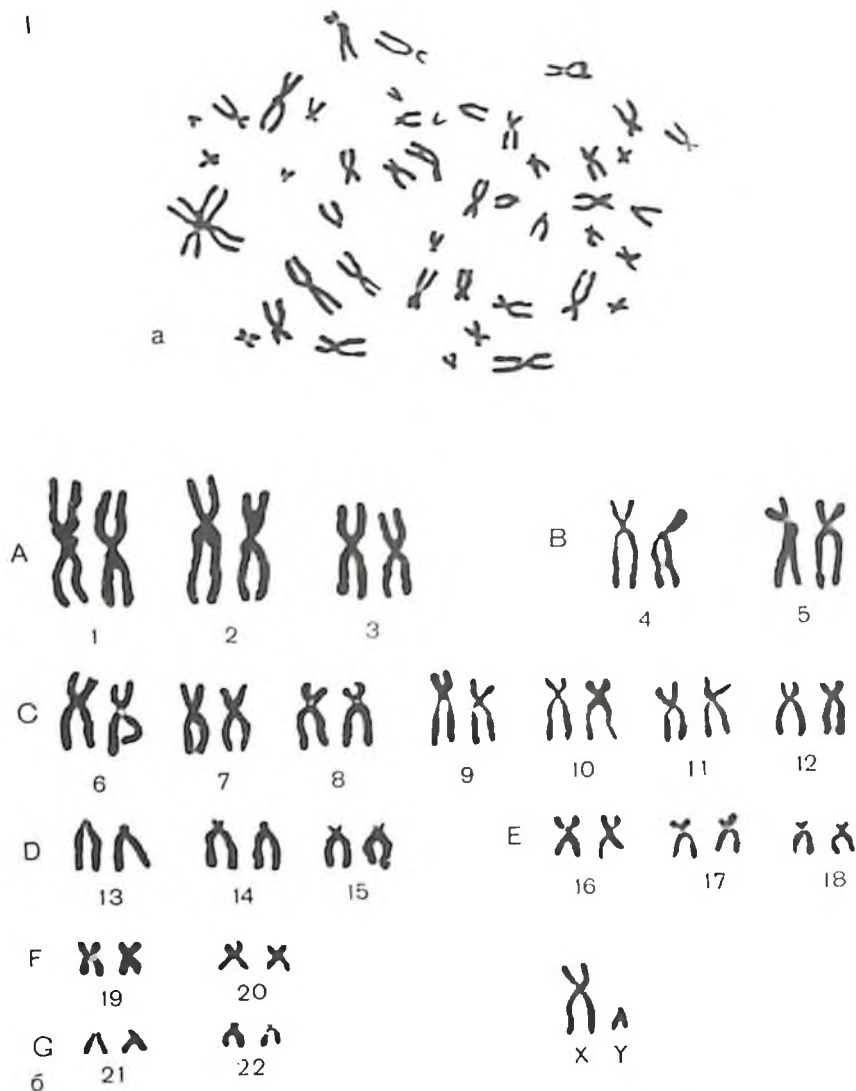


Рис. 16. Хромосомные наборы мужчины (I) и женщины (II) согласно денверской классификации.

а — метафазная пластинка, б — кариотип; в — идиограмма; А—Г: группы аутосом; X,Y — половые хромосомы; 1—22: отдельные аутосомы. Метацентрическая (в, 1), субметацентрическая (в, 4—5), акроцентрическая (в, 21—22) хромосомы.

3.3. ПОНЯТИЕ О КАРИОТИПЕ

Исследованиями цитологов установлен факт специфичности хромосомного набора клеток организмов одного вида. Специфичность проявляется в постоянстве числа хромосом, их относительных размеров, формы, деталей строения. Хромосомный комплекс клеток конкретного вида растений и животных с присущими ему морфологическими особенностями, называется к а р и о т и п о м. Важнейшим показателем кариотипа служит число хромосом (табл. 3).

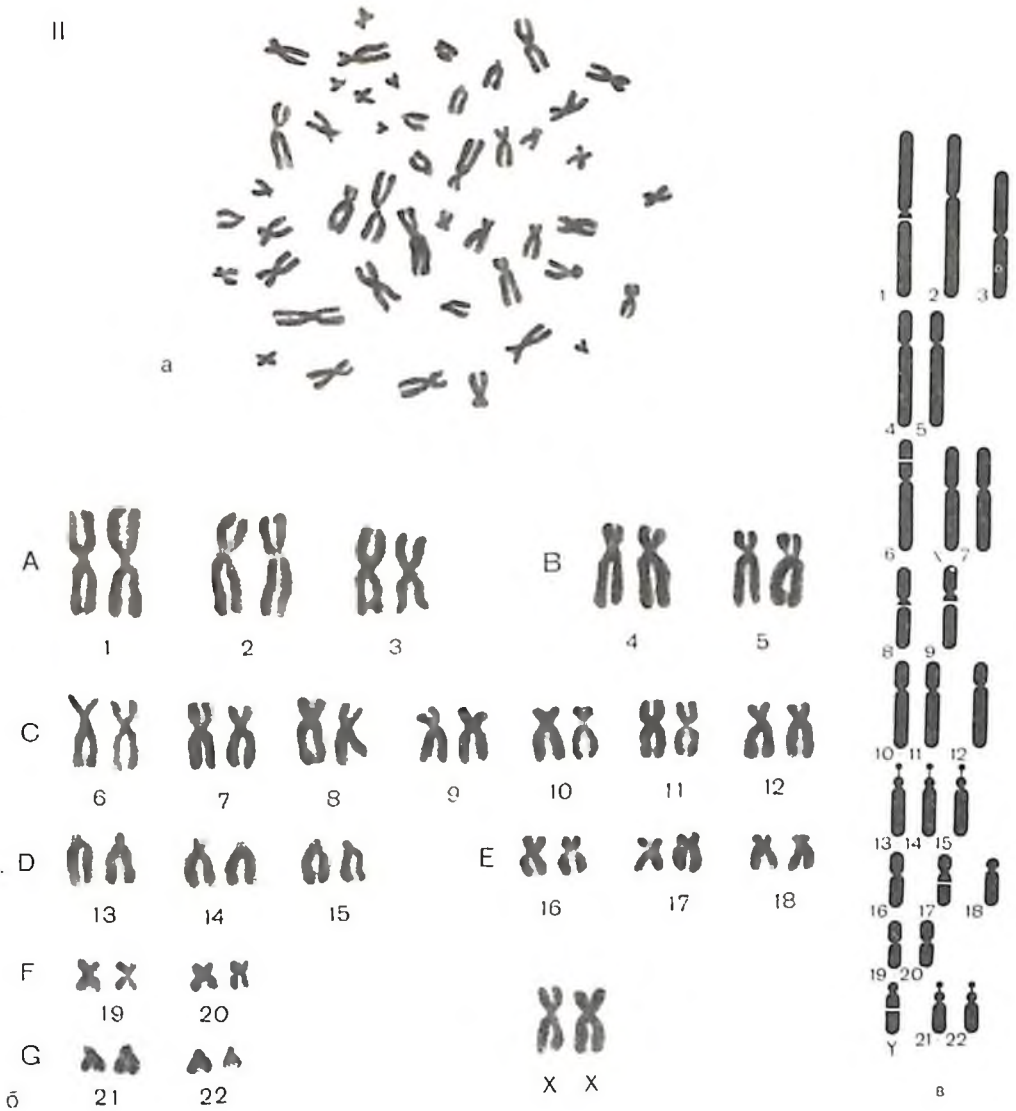


Рис. 16. Продолжение.

Для соматических клеток многоклеточных организмов характерен диплоидный (удвоенный) хромосомный набор. В нем каждая хромосома имеет парного себе гомологичного партнера, повторяющего в деталях размеры и особенности ее морфологии. Таким образом, в хромосомном наборе соматических клеток выделяют гомологичные (из одной пары) и негомологичные (из разных пар) хромосомы.

Половые клетки отличаются вдвое меньшим — гаплоидным числом хромосом. Хромосомный набор гамет включает по одному партнеру каждой гомологичной пары.

Хромосомному комплексу свойственны половые различия. Наборы

хромосом самца и самки отличаются по одной паре. Поскольку эти хромосомы участвуют в определении пола организмов, они называются половыми (гетерохромосомами). Остальные пары представлены аутосомами и неразличимы по своей структуре у самца и самки.

Таблица 3. Число хромосом соматических клеток некоторых видов организмов

| Виды | Число хромосом |
|---|----------------|
| Малярийный плазмодий (<i>Plasmodium malariae</i>) | 2 |
| Гидра (<i>Hydra vulgaris</i>) | 32 |
| Таракан (<i>Blata orientalis</i>) | 48 |
| Комнатная муха (<i>Musca domestica</i>) | 12 |
| Сазан (<i>Cyprinus carpio</i>) | 104 |
| Окунь (<i>Perca fluviatilis</i>) | 28 |
| Зеленая лягушка (<i>Rana esculenta</i>) | 26 |
| Голубь (<i>Columba livia</i>) | 80 |
| Кролик (<i>Lepus cuniculus</i>) | 44 |
| Шимпанзе (<i>Antropopithecus</i>) | 48 |
| Человек (<i>Homo sapiens</i>) | 46 |

Исследование кариотипа человека проводится путем микрофотографирования препаратов метафазных хромосом (рис. 16). Для такого исследования необходимо иметь большое количество клеток, делящихся митозом. Этому условно удовлетворяет, например, пунктат костного мозга. Чаще прибегают к непрямому способу получения интенсивно размножающихся клеток. Клетки соединительной ткани кожи, различных тканей абортированных эмбрионов или околоплодной жидкости, лимфоциты периферической крови выращивают вне организма в культуре ткани. Высокой митотической активности лимфоидных клеток добиваются, воздействуя на них особым веществом растительного происхождения — фитогемаглютинином (ФГА). Делящиеся клетки обрабатывают алкалоидом колхицином, который, разрушая микротрубочки веретена деления, вызывает торможение митоза в метафазе, чем способствует накоплению метафазных клеток. В условиях обработки колхицином облегчается также разброс хромосом по плоскости предметного стекла в процессе приготовления гистологических препаратов. Затем на клетки в культуре действуют гипотоническим раствором, чтобы добиться лучшего разобщения хромосом. После фиксации в растворе, содержащем уксусную кислоту и этиловый спирт, взвесь клеток наносят на предметное стекло и высушивают. В результате обработки клеток колхицином, гипотоническим раствором и высушивания получают достаточный разброс хромосом метафазных пластинок. Это позволяет проводить индивидуальный анализ их размеров и морфологии. Полученные препараты окрашивают такими красителями, как азур, основной фуксин, орсеин, дающими сплошное окрашивание вещества хромосом. Для изучения отбирают цельные метафазные пластинки без налегающих друг на друга хромосом (см. рис. 16, а). Последние должны иметь среднюю степень

конденсации. Для индивидуальной идентификации хромосом используют следующие признаки: размер, положение первичной перетяжки, наличие вторичных перетяжек и спутников. Результат представляется в виде идиограммы, на которой хромосомы располагаются в порядке убывания размеров (см. рис. 16, б, в).

В случае применения метода, описанного выше, идентификацию хромосом человека проводят согласно денверской классификации 1960 г. (табл. 4).

Таблица 4. Классификация хромосом по размеру и расположению центромеры

| Группа хромосом | Номер по карiotипу | Характеристика хромосом |
|--------------------------------------|--------------------|---|
| A (I) | 1, 2, 3 | 1 и 3 — почти метацентрические; 2 — крупная субметацентрическая |
| B (II) | 4, 5 | Крупные субметацентрические |
| C (III) | 6—12 | Средние |
| D (IV) | 13—15 | Средние акроцентрические |
| E (V) | 16—18 | Мелкие субметацентрические |
| F (VI) | 19—20 | Самые мелкие метацентрические |
| G (VII) | 21—22 | „ акроцентрические |
| X-хромосома (относится к группе III) | 23 | |
| Y-хромосома | 23 | Мелкая акроцентрическая |

Недостатком денверской классификации является то, что разграничение гомологичных пар внутри группы хромосом встречает зачастую непреодолимые трудности.

В настоящее время используются дифференциальные методы окрашивания метафазных хромосом с избирательным выявлением их отдельных фрагментов. Топография окрашиваемых участков по длине хромосомы зависит от локализации определенных фракций ДНК, например сателлитной, распределения участков структурного гетерохроматина и ряда других факторов.

Применяют 4 основных метода дифференциальной окраски: Q, G, R и C. Все они выявляют закономерную линейную неоднородность фрагментов по длине метафазных хромосом. Характер окрашивания специфичен для каждой негомологичной хромосомы, что дает их точную идентификацию (рис. 17). Постоянство локализации окрашиваемых фрагментов позволяет составить «химические» карты хромосом. Сопоставление этих карт с генетическими используется для расшифровки функционально-генетических особенностей различных районов хромосом. На основе избирательной окраски в 1971 г. в Париже были разработаны карты линейной дифференцированности хромосом человека и предложена система их обозначения.

Латинскими буквами *p* и *q* обозначаются, соответственно, короткое и длинное плечо хромосомы. От центромеры к теломере по имеющимся

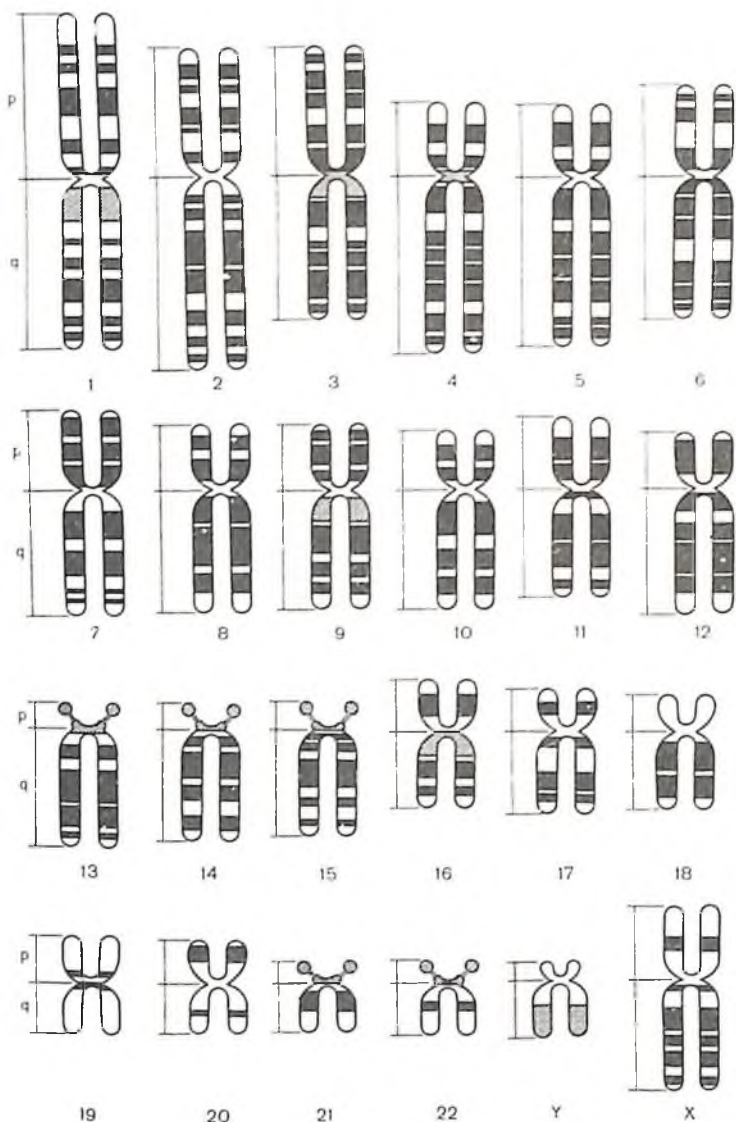


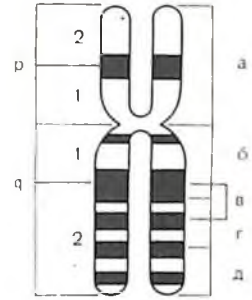
Рис. 17. Схематическое изображение расположения локусов в хромосомах человека при их дифференциальной окраске.

отчетливым морфологическим указателям (маркерам) в каждом плече выделяют районы, обозначаемые арабскими цифрами. В пределах районов идентифицируют сегменты — регулярные участки, отличающиеся по интенсификации окраски. Они также обозначаются арабскими цифрами. Так, символ $1p22$ означает 2-й сегмент 2-го района короткого плеча хромосомы 1.

Дифференциальная окраска позволяет построить цитологические карты «групп сцепления» с точной локализацией генов и их комплексов («пучков») в соответствующей хромосоме. Так, для X-хромосомы

Рис. 18. Карта X-хромосомы человека.

Справа показано расположение генов: а — сцепленных с локусами группы крови X_g; б — синтеза некоторых ферментов; г — цветовой слепоты и гемофилии А; слева: р — короткое плечо хромосомы, q — длинное плечо хромосомы, 1, 2 — сегменты плечей хромосом.



человека известны 96 локусов, некоторые из которых картированы. Имеются «пучки» сцепленных генов, концентрирующихся вокруг локусов цветовой слепоты, группы крови X_g и др. (рис. 18). К настоящему времени установлена хромосомная локализация более 200 генов человека.

3.4. КЛЕТочная ТЕОРИЯ

Клеточная теория служит фундаментальным обобщением биологии. Она устанавливает связь всех проявлений жизни на Земле с клеткой, отмечает универсальность принципов клеточной организации, определяет клетку одновременно и как целостную самостоятельную единицу биологической активности, и как составную часть существ высшего порядка — многоклеточных растительных и животных организмов.

Клеточная теория сформулирована немецким исследователем — зоологом Т. Шванном (1839). В своих теоретических построениях Т. Шванн широко использовал работы ботаника М. Шлейдена, которого по праву считают соавтором клеточной теории. Исходя из предположения об общей природе или гомологичности растительных и животных клеток, доказываемой одинаковым механизмом их возникновения, Т. Шванн обобщил многочисленные данные в виде теории, согласно которой клетки являются структурной и функциональной основой живых существ. В конце прошлого столетия клеточная теория получила дальнейшее развитие в трудах патолога Р. Вирхова. Он сделал важный вывод о том, что клетки образуются лишь путем деления предсуществующих клеток. Им также создана вызвавшая критику концепция «клеточного государства». Согласно последней многоклеточный организм состоит из относительно самостоятельных единиц (клеток), поставленных в своей жизнедеятельности в тесную зависимость друг от друга. Указанная концепция принижала значение интеграции клеток в единую систему организма. Она не воспринимала организм как целостность.

Клеточная теория в современном виде включает три главных положения. Первое положение соотносит клетку с живой природой планеты в целом. Оно утверждает, что жизнь, какие бы сложные или простые формы она ни принимала, в ее структурном, функциональном и генетическом отношении обеспечивается в конечном

итоге только клеткой. Выдающаяся роль клетки как первоисточника жизни обуславливается тем, что она является биологической единицей извлечения из внешней среды, превращения и использования организмом энергии и веществ. В клетке сохраняется и используется биологическая информация.

Согласно второму положению в настоящих условиях новые клетки возникают только путем деления предсуществующих клеток. В обосновании клеточной природы жизни на Земле тезису о единообразии путей возникновения клеток принадлежит особое место. Он был использован М. Шлейденом и Т. Шванном для доказательства гомологии разных типов клеток¹. Современная биология расширила круг доказательств этому положению. Независимо от индивидуальных морфофункциональных особенностей все клетки одинаковым образом: 1) хранят биологическую информацию; 2) редуцируют наследственный материал с целью его передачи в ряду поколений; 3) используют информацию для осуществления своих функций на основе синтеза определенных белков-ферментов; 4) хранят и переносят энергию; 5) превращают энергию в работу; 6) регулируют обмен веществ.

Третье положение клеточной теории соотносит клетку с многоклеточными формами, для которых характерен принцип целостности и системной организации. Для системы свойственно наличие новых качеств, благодаря взаимному влиянию и взаимодействию единиц, составляющих эту систему. Структурно-функциональными единицами многоклеточных существ являются клетки. Вместе с тем многоклеточный организм характеризуется рядом специфических свойств, которые нельзя свести к свойствам и качествам отдельной клетки. В третьем положении клеточной теории мы встречаемся с уже знакомой проблемой соотношения части и целого, редукционизма и интегратизма. Системный подход как научное направление используется в биологических исследованиях с начала текущего столетия.

3.5. ЭВОЛЮЦИЯ КЛЕТКИ

Прокариотические клетки появились на Земле ранее эукариотических. По данным палеонтологии первые существовали 3,0—3,5 млрд. лет тому назад, тогда как ископаемые останки вторых встречаются в породах, датируемых не ранее чем 1,0—1,4 млрд. лет. Это обстоятельство, а также сходство основных биохимических процессов заставляет думать о происхождении эукариотической клетки от прокариотической предковой формы.

Согласно симбиотической гипотезе (рис. 19), популярной в настоящее время, корпускулярные органеллы эукариотической клетки, имеющие собственный геном, характеризуются независимым происхождением и ведут начало от прокариотических клеток-симби-

¹ Авторы клеточной теории, утверждая верное положение о единообразии пути возникновения клеток, непосредственный механизм их образования представляли неверно. М. Шлейден считал, что молодые клетки возникают путем конденсации слизистого вещества первоначально в ядро с дальнейшим наслаиванием и отграничением цитоплазмы. Т. Шванн разделял эту точку зрения.

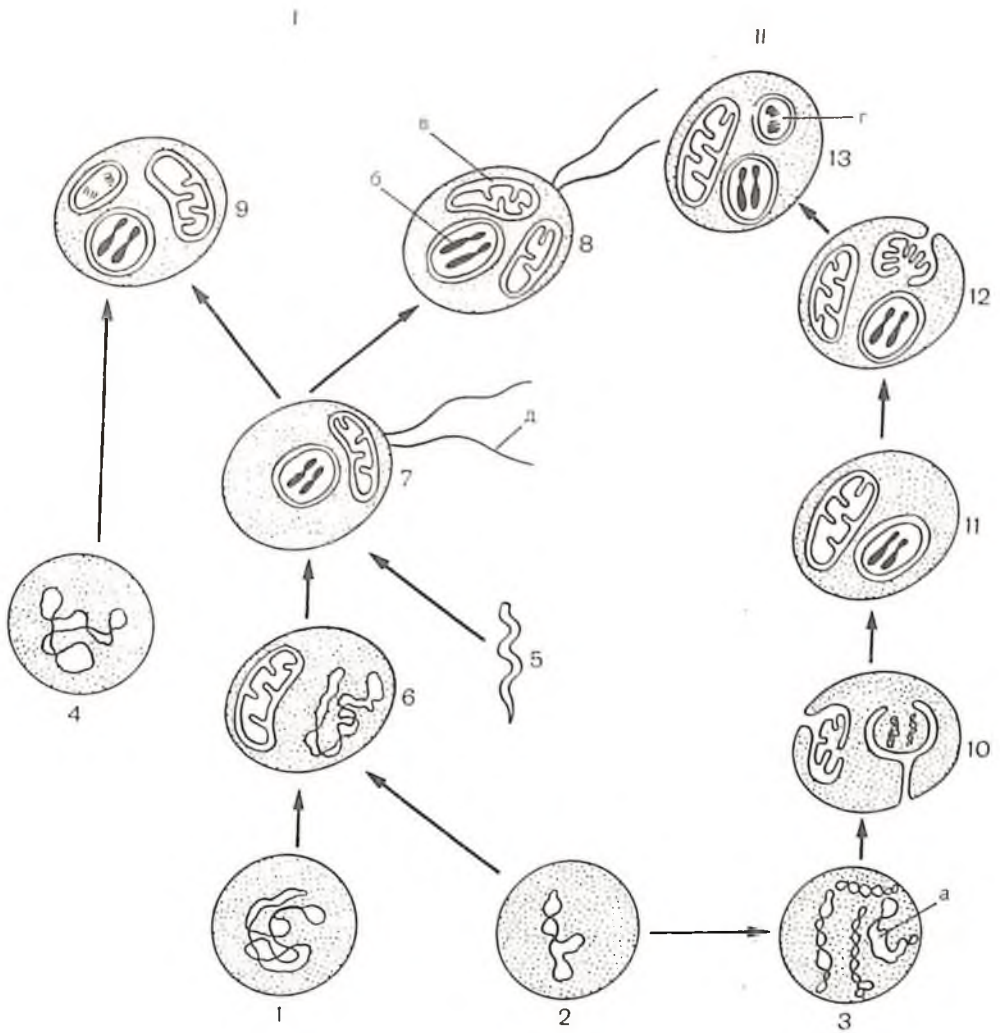


Рис. 19. Происхождение эукариотической клетки согласно симбиотической (I) и инвагинационной (II) гипотезам.

а — ДНК прокариотической клетки; б — ядро эукариотической клетки; в — митохондрии; г — хлоропласт; д — жгутик; 1 — анаэробный прокариот (клетка-хозяин); 2 — аэробный прокариот (предсумптивная митохондрия); 3 — аэробный прокариот (клетка-родоначальница согласно гипотезе II); 4 — сине-зеленая водоросль (предсумптивный хлоропласт); 5 — спирохетоподобная бактерия (предсумптивный жгутик); 6 — прокариоты, имеющие митохондрии; 7 — примитивный эукариот со жгутиком; 8 — животная клетка со жгутиком; 9 — растительная клетка; 10 — инвагинация клеточной оболочки, давшая ядро и митохондрии; II — примитивный эукариот; 12 — инвагинация клеточной оболочки, давшая хлоропласт; 13 — растительная клетка.

онтов. Предположительно клеткой-хозяином служил анаэробный прокариот, способный лишь к амебоидному движению. Митохондрии и жгутики произошли путем изменений проникших в клетку-хозяина симбионтов — аэробных прокариотов и бактерий, напоминающих современных спирохет. Хлоропласты клеток зеленых растений возникли из симбионтов — прокариотических клеток сине-зеленых водорослей. Особое значение имело приобретение клеткой в процессе

эволюции жгутиков с базальными тельцами, близкими к центриолям. Это позволило интенсифицировать двигательную активность и создать механизм митоза.

Трудным является вопрос о происхождении ядра. Первоначально объем информации в геномах клетки-хозяина, с одной стороны, и симбионтов — презумптивных¹ митохондрий, центриолей и хлоропластов, с другой, был, по-видимому, сопоставим. В дальнейшем могла произойти утрата геномами симбионтов части генетических функций с перемещением блоков генов в геном клетки-хозяина. Это сопровождалось ростом объема ядерного генома, централизацией генетической регуляции функций клетки и потерей митохондриями и другими корпускулярными органеллами их автономности. Нельзя однако исключить, что ядро также представляет собой производное внутриклеточного симбионта. Происхождение внутриплазматических мембран шероховатой и гладкой цитоплазматической сети, пластинчатого комплекса и везикуло-вакуолярных структур объясняют эволюционными преобразованиями наружной мембраны ядерной оболочки. Симбиотическая гипотеза не объясняет ряд фактов. Так, белок бациллин, из которого состоят реснички и жгутики современных прокариот, отличен от белка тубулина эукариот. У бактерий не обнаружено структур с типичным для жгутиков, ресничек, базальных телец или центриолей эукариотической клетки составом микротрубочек «9+2» или «9+0».

Инвагинационная гипотеза (см. рис. 19) происхождения эукариотической клетки исходит из того, что предковый формой был аэробный прокариот. Он содержал несколько геномов, каждый из которых прикреплялся к клеточной оболочке. Корпускулярные органеллы, имеющие ДНК, а также ядро, возникли в результате впячивания и отшнуровки фрагментов оболочки вместе с геномом с последующей функциональной специализацией в ядро, митохондрии, хлоропласты, усложнением ядерного генома, развитием цитоплазматических мембран. Эта гипотеза удовлетворительно объясняет наличие 2 мембран в оболочке ядра, митохондрий и хлоропластов. Она встречается с трудностями в объяснении различий в деталях процесса биосинтеза белка в корпускулярных органеллах и цитоплазме эукариотической клетки. В митохондриях и хлоропластах этот процесс в точности соответствует таковому в современных прокариотических клетках. Симбиотическая и инвагинационная гипотезы не исчерпывают все точки зрения на происхождение эукариотического типа клеточной организации.

Эволюционные возможности эукариотического типа клеточной организации превосходят таковые у прокариот. Указанную особенность объясняют прежде всего увеличением размеров ядерного генома. Количество генов в геноме бактерии и клетки человека соотносится как 1:100—1000. Известное значение могли иметь наличие в клетке двух аллелей каждого гена (диплоидность), многократное повторение некоторых генов. Все это расширяет масштабы мутационной изменчи-

¹ От лат. praesumptio — предположение, наметка.

вости, совместимой с выживанием, и способствует образованию резерва наследственной изменчивости.

При переходе к эукариотическому типу усложнился также механизм регуляции жизнедеятельности клетки. На уровне генетического материала это проявилось в увеличении относительного числа регуляторных генов, замене единичных «голых» молекул ДНК¹ множественными хромосомами, в которых ДНК комплексируется с белками. В итоге оказалось возможным считывать информацию по частям с разных блоков генов в разных клетках и в разное время. В бактериальной клетке, например, одновременно транскрибируется 80—100% информации генома. В клетках человека в зависимости от органа считывается от 8—10% (печень, почка, селезенка) до 44% (головной мозг). Использованию информации по частям принадлежит исключительная роль в образовании многоклеточных живых форм. Определенное значение для перехода к многоклеточности имело, по-видимому, и приобретение клетками эукариотического типа эластичной оболочки, что позволяет образовывать стабильные комплексы клеток. В условиях усложнения генетического аппарата эукариот важным эволюционным приобретением стал митоз как механизм воспроизведения в поколениях генетически сходных клеток. Возникший путем эволюции митоза мейотический процесс интенсифицировал комбинативную изменчивость. Благодаря отмеченным особенностям за 1 млрд. лет своего существования эукариотическая клетка обеспечила развитие разнообразных живых форм от простейших до млекопитающих и человека.

Глава 4

РАЗМНОЖЕНИЕ

Продолжительность жизни особи меньше продолжительности существования вида, к которому она принадлежит. Поэтому история видов — это история сменяющихся поколений организмов. Очередное (дочернее) поколение образуется в результате размножения особей предшествующего (родительского, материнского) поколения. Способность к размножению является неотъемлемым свойством живых форм. С его помощью сохраняются во времени биологические виды и жизнь как таковая. Различия, закономерно наблюдаемые в фенотипах особей разных поколений, делают возможным естественный отбор и видообразование. Размножение возникло в ходе исторического развития органического мира вместе с клеткой. В процессе биологического размножения решение задачи увеличения числа особей сочетается с обеспечением развития в каждом поколении организмов определенного вида, т. е. воспроизведением себе подобных. Последнее зависит от того, что в процессе размножения происходит передача в ряду поколений наследственного материала (ДНК), т. е. определенной по объему и содержанию биологической информации.

¹ Учитывая особенности структурной организации, для обозначения наследственного материала прокариот предложен специальный термин «генофор».

4.1. КЛАССИФИКАЦИЯ СПОСОБОВ РАЗМНОЖЕНИЯ

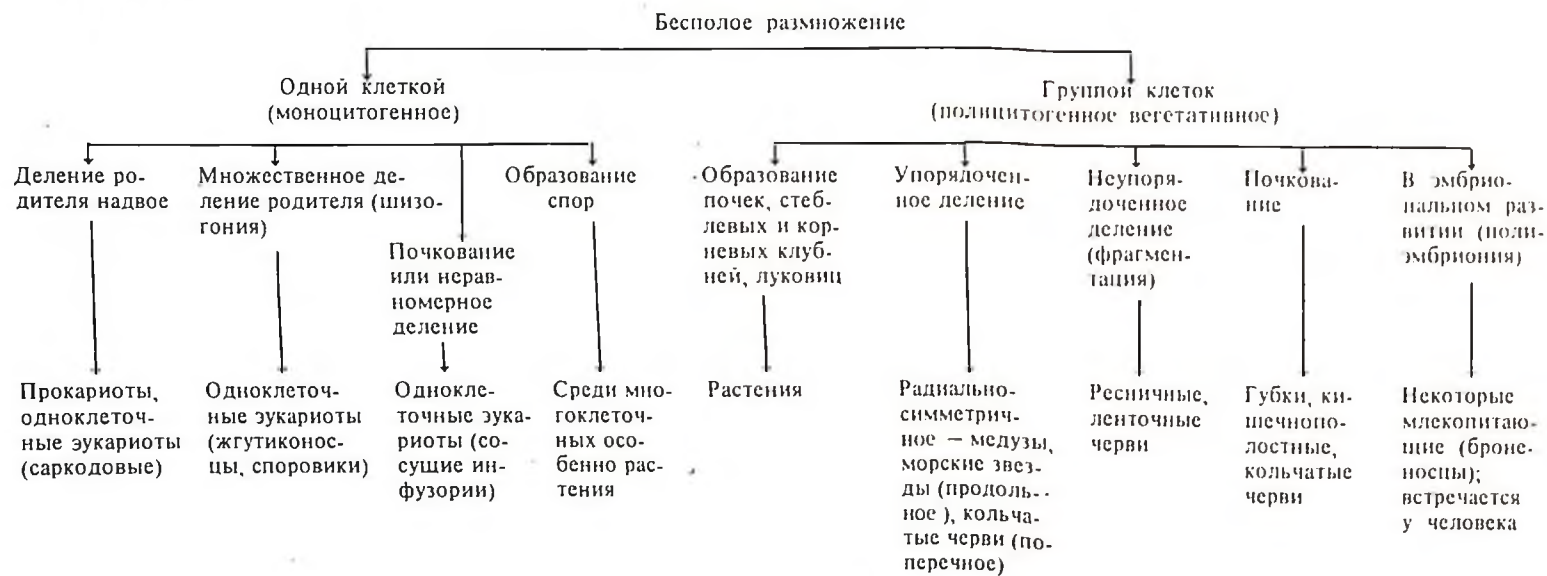
Способы размножения разнообразны. По широко принятой классификации выделяют бесполое и половое размножение (табл. 5).

Таблица 5. Общая характеристика бесполого и полового размножения

| Показатели | Способ размножения | |
|--|--|--|
| | бесполое | половое |
| Родители Клеточные источники наследственного материала для развития потомка | Одна особь Многоклеточные: одна или несколько соматических (телесных) клеток родителя; простейшие: клетка-организм как целое | Обычно две особи Родители продуцируют половые клетки (гаметы), специализированные к выполнению функции размножения. Каждый родитель представлен в потомке исходно одной клеткой |
| Потомство | Генетически точные копии родителей, т. е. составляют клон организмов (при отсутствии соматических мутаций) | Генетически отличны от каждого из родителей |
| Основной клеточный механизм развития | Митоз | Мейоз |
| Эволюционное значение | Усиливает роль стабилизирующей функции естественного отбора, способствует сохранению наибольшей приспособленности в меняющихся условиях обитания | Способствует генетическому разнообразию особей вида, создает предпосылки к освоению разнообразных условий обитания, дает эволюционные перспективы |

Типичные формы бесполого размножения приведены на схеме 1. Деление надвое приводит к возникновению из одного родительского организма двух дочерних и преобладает у прокариот и простейших, но встречается и у многоклеточных: продольное у медуз, поперечное у кольчатых червей. Множественное деление (шизогония) одноклеточных характерно для некоторых паразитов человека (малярийный плазмодий). При размножении почкованием потомок формируется первоначально как вырост на теле родителя. Фрагментация заключается в распаде тела многоклеточного организма на части, которые далее превращаются в полноценные особи. Она описана у плоских червей, иглокожих. У видов, размножающихся с помощью спор, дочерний организм развивается из специализированной клетки — споры, которая содержит наследственный материал одной родительской особи. При бесполом размножении дочерняя особь возникает из одной клетки (деление, шизогония, спорообразование) или группы клеток материнского организма.

Схема 1



В последнем случае размножение называют вегетативным. Оно распространено среди растений. Бесполое размножение встречается у животных на сравнительно низких уровнях структурно-физиологической организации, к которым принадлежат многие паразиты человека. У паразитирующих форм бесполое размножение не только обуславливает увеличение численности вида, но и является средством расселения, помогает пережить неблагоприятные условия.

В процессе развития жизни бесполое размножение возникло раньше полового, которое существует уже более 3 млрд. лет, и обнаруживается в жизненных циклах всех основных групп организмов. Универсальность полового размножения объясняется тем, что оно обеспечивает значительное генетическое разнообразие и, следовательно, фенотипическую изменчивость потомства. Этим создаются большие эволюционные и экологические перспективы. Предполагают, что в процессе эволюции половому размножению предшествовало размножение спорами.

В основе полового размножения лежит половой процесс, суть которого сводится к объединению в наследственном материале для развития потомка генетической информации из двух разных источников — родителей. Представление о половом процессе дает процесс конъюгации инфузорий. Он заключается во временном соединении двух особей с целью обмена (рекомбинации) наследственным материалом, в результате чего появляются особи, генетически отличные от родительских организмов. В дальнейшем они осуществляют бесполое размножение. Поскольку количество инфузорий в результате конъюгации остается неизменным, говорить о размножении в прямом смысле нет основания. У Protozoa половой процесс осуществляется также в виде копуляции которая заключается в слиянии двух особей в одну, объединении и рекомбинации наследственного материала. На определенном этапе эволюции у многоклеточных организмов половой процесс как способ обмена генетической информацией между особями в пределах вида оказался связанным с размножением.

Для осуществления полового размножения особи родителей вырабатывают гаметы — клетки, специализированные к обеспечению генеративной функции. Слияние материнской и отцовской гамет приводит к возникновению зиготы — клетки, представляющей собой дочернюю особь на наиболее ранней стадии развития.

У некоторых организмов зигота образуется в результате объединения гамет, морфологически неотличимых. В таких случаях говорят об изогамии. У большинства видов по структурным и функциональным признакам половые клетки делятся на материнские (яйцеклетки) и отцовские (сперматозоиды). Как правило, яйцеклетки и сперматозоиды вырабатываются разными организмами — женскими и мужскими, самками и самцами. Они отличаются друг от друга по ряду признаков. В подразделении гамет на яйцеклетки и сперматозоиды, а особей на самок и самцов заключается явление полового диморфизма (рис. 20, 21). Наличие его в природе отражает

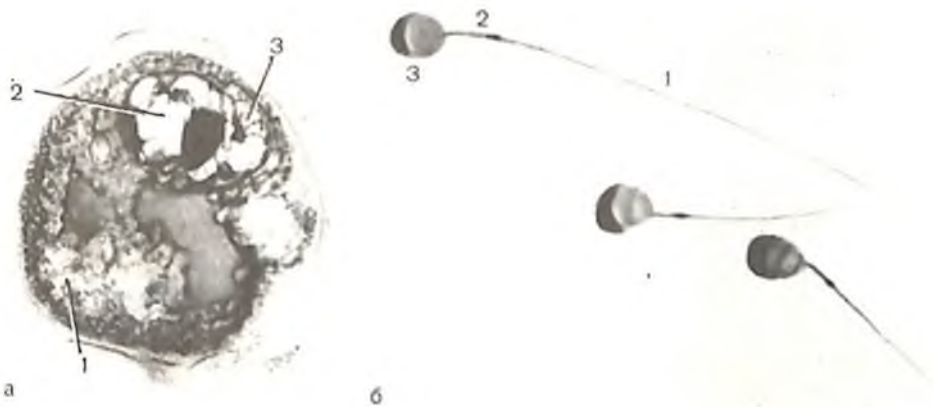


Рис.20. Половой диморфизм на уровне половых клеток.

а — яйцеклетка 1 — цитоплазма, 2 — шейка, 3 — головка. б — сперматозонды: 1 — жгутик, 2 — шейка, 3 — головка

различия в задачах, решаемых в процессе полового размножения мужской или женской гаметой, самцом или самкой.

Образование гамет обоих видов в одном организме, имеющем и мужскую и женскую половые железы, называется гермафродитизмом¹. Гермафродитизм характерен для некоторых паразитов человека, например плоских и ленточных червей. Несмотря на продукцию гермафродитом и мужских и женских гамет, самооплодотворение для них не типично, что связано в несовпадении времени созревания яйцеклеток и сперматозондов. Истинный гермафродитизм описан у человека. Чаще он развивается в результате нарушения эмбриогенеза при одинаковом наборе половых хромосом — XX или XY во всех соматических клетках. У некоторых людей-гермафродитов обнаружен мозаицизм по половым хромосомам. Одни соматические клетки имеют пару XX, другие — XY (см. табл. 12).

Хотя оплодотворение представляет характерный признак полового размножения, дочерний организм иногда развивается из неоплодотворенной яйцеклетки. Это явление называется партеногенезом. Источником наследственного материала для развития потомка в этом случае обычно служит ДНК яйцеклетки (гиногенез). Реже наблюдается андрогенез — развитие потомка из клетки с цитоплазмой ооцита и ядром сперматозоида. Ядро женской гаметы в случае андрогенеза погибает. Партеногенез представляет модификацию полового размножения в процессе эволюции определенных видов животных. У пчел, например, он используется как механизм генотипического определения пола: женские особи (рабочие пчелы и царицы) развиваются из

¹ От истинного гермафродитизма, о котором здесь идет речь, следует отличать гермафродитизм ложный, заключающийся в сочетании в одной особи наружных половых органов и вторичных половых признаков обоих полов при наличии половых желез одного типа — мужского или женского.

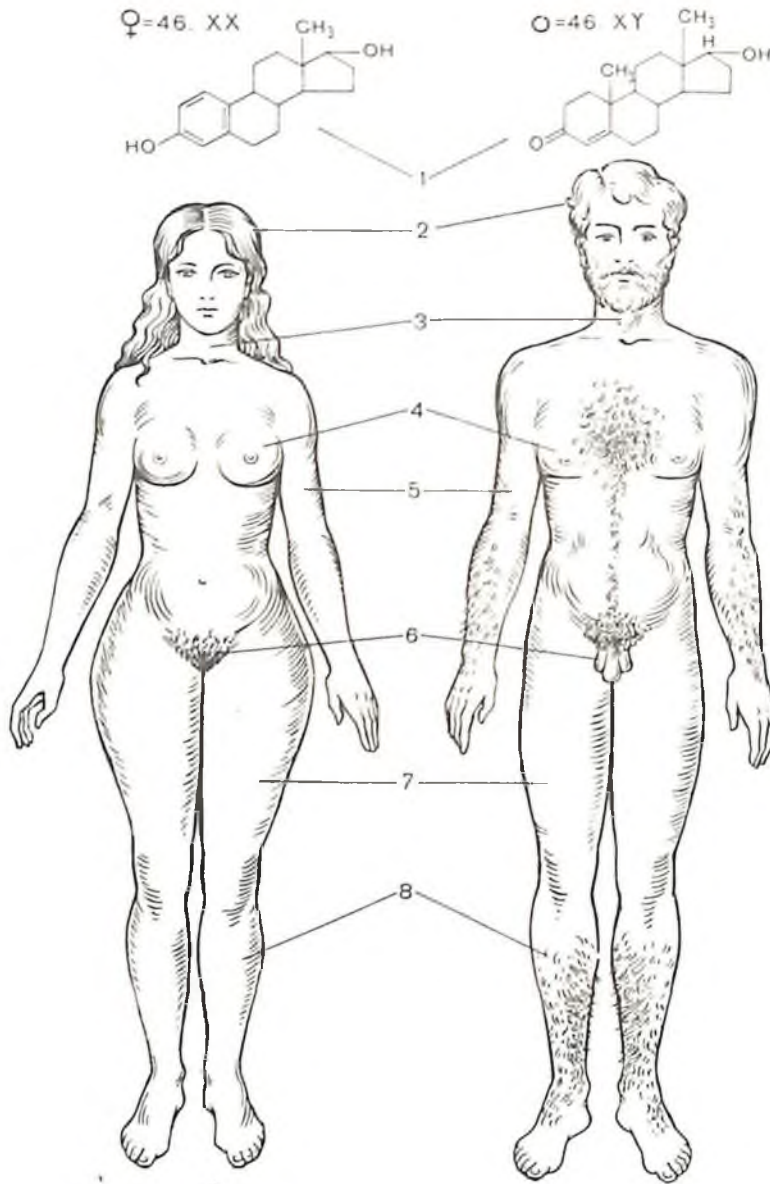


Рис. 21. Половой диморфизм у людей на организменном уровне.

Характерны различия по: 1 — карнотику и главному половому гормону; 2 — структуре волос и характеру оволосения; 3 — строению гортани; 4 — развитию молочных желез; 5 — развитию мускулатуры; 6 — строению половых органов; 7 — распределению жировой ткани; 8 — показателям роста длинных трубчатых костей.

оплодотворенных яйцеклеток, а мужские (трутни) — партеногенетически. Партеногенез включен в жизненные циклы многих паразитов. Он обеспечивает рост численности особей в условиях, затрудняющих встречу партнера противоположного пола. Имеются указания на возможность девственного развития у человека. В яичниках девушек,

погибших при случайных обстоятельствах, в отсутствие предшествующего осеменения находили зародыши на ранних этапах дробления. Наблюдения завершённого эмбриогенеза с партеногенетическим развитием в отношении человека отсутствуют. При партеногенезе, как и типичном половом размножении, развиваются особи с диплоидными соматическими клетками. Восстановление диплоидного набора хромосом происходит обычно путем слияния ооцита и редукционного тельца во втором делении мейоза.

У некоторых видов закономерно наблюдается полиэмбриония — бесполое размножение зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза животных, размножающихся половым способом. Полиэмбриония типична для броненосцев и заключается в разделении на стадии бластулы клеточного материала первоначально 1 зародыша между 4—8 зародышами, из которых развиваются полноценные особи. В результате полиэмбрионии у человека рождаются однайцевые близнецы.

4.2. СМЕНА ПОКОЛЕНИЙ

Большинство организмов, размножающихся бесполом путем, способно к половому размножению. При этом обычно ряд поколений с бесполом размножением сменяется поколением особей, размножающихся с помощью гамет или же осуществляющих половой процесс. Смена (чередование) половых и бесполок поколений происходит у разных видов с разной периодичностью, регулярно или же через неодинаковые промежутки времени.

Первичное чередование поколений заключается в смене полового размножения спорообразованием. Оно наблюдается у представителей классов споровиков, жгутиконосцев, некоторых растений и отражает сохранение в филогенезе соответствующей (половой) форм как более древней (бесполой), так и более прогрессивной (половой) размножения. Вторичное чередование поколений заключается в переходе на некоторых стадиях жизненного цикла к бесполому или партеногенетическому размножению животных, освоивших половое размножение. Оно распространено у кишечнополостных, членистоногих.

Включение в цикл развития организмов, размножающихся преимущественно бесполом путем, полового поколения, активизирует комбинативную изменчивость, способствует преодолению генетического однообразия потомков, расширяет эволюционные перспективы группы.

4.3. ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ

По сравнению с другими клетками функция гамет уникальна. Они обеспечивают передачу наследственной информации между особями разных поколений, чем сохраняют особенности проявлений жизни во времени. Длительное время половые и соматические клетки противопоставляли друг другу, наделяя лишь первые всей полнотой свойств жизни, проносимых ими через поколения. В настоящее время экспери-

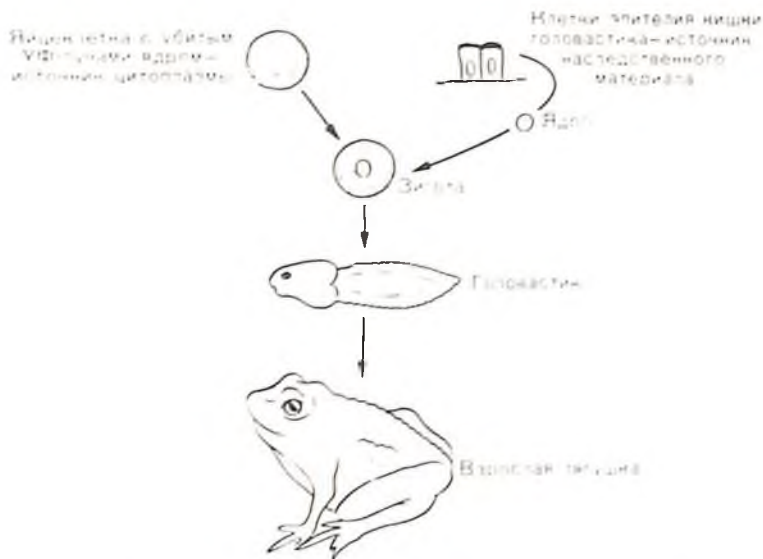


Рис. 22. Развитие пятнистой лягушки из лишнего ядра яйца, в которое пересадили ядро клетки кишечного эпителия.

ментально доказана возможность развития полноценного организма на основе наследственной информации ядра дифференцированной соматической клетки, например кишечного эпителия (рис. 22).

Гаметы представляют собой одно из многих направлений дифференцировки клеток развивающегося организма. Они образуют «клеточную линию», специализированную к выполнению репродуктивной функции. Предполагают, что клетки указанной линии возникают из бластомеров, имеющих на вегетативном полюсе цитоплазму особого рода — так называемую зародышевую плазму¹, богатую РНК.

В сравнении с другими линиями соматических клеток (эпителиальные, нервные, мышечные) гаметы характеризуются рядом отличий. Важнейшая из них — гаплоидный набор хромосом в ядрах, что обеспечивает воспроизведение в зиготе типичного для организмов данного вида диплоидного числа хромосом.

Действительно, оплодотворение сперматозоидом яйцеклетки, ядра которой содержат 23 хромосомы, обуславливает формирование зиготы с 46 хромосомами, что типично для соматических клеток человека. Гаметы отличаются нетипичным для других клеток значением ядерно-цитоплазматического отношения. У яйцеклеток оно снижено благодаря увеличенному объему цитоплазмы, в которой размещен питательный материал (желток) для развития зародыша. У сперматозоида благодаря малому количеству

¹ Термин «зародышевая плазма» был ранее использован А. Вейсманом, но в совершенно ином смысле — для обозначения наследственного вещества ядра клетки (хромосом).

цитоплазмы ядерно-цитоплазматическое отношение высокое. Это находится в соответствии с главной функциональной задачей мужской гаметы — транспортировкой наследственного материала к яйцеклетке. Половые клетки отличаются низким уровнем обменных процессов, близким к состоянию анабиоза. Мужские гаметы не вступают в митотический цикл. У яйцеклеток эта способность восстанавливается при оплодотворении или действии фактора, активирующего партеногенез.

По ряду признаков женские и мужские гаметы отличаются друг от друга, что связано с различными функциями яйцеклетки и сперматозоида в процессе размножения. Яйцеклетки имеют оболочки, которые выполняют защитную функцию, обеспечивают требуемый уровень обмена веществ, препятствуют проникновению в яйцеклетку более одного спермия, способствуют внедрению (имплантации) зародыша в стенку матки у плацентарных животных, поддерживают форму зародыша. Для яйцеклетки характерна цитоплазматическая сегрегация. После оплодотворения (у асцидий уже через 5 мин) в еще не дробящемся яйце происходит закономерное перераспределение цитоплазмы. В дальнейшем цитоплазма разного состава распределяется по клеткам разных тканевых зачатков. По-видимому, способность blastomeres развиваться в определенном направлении зависит от наследования ими веществ, концентрирующихся в разных участках цитоплазмы яйцеклетки.

Сперматозоид имеет аппарат движения в виде жгутика. В семенной жидкости мужская гамета человека развивает скорость до 5 см/ч¹. Яйцеклетка, лишенная аппарата активного движения, преодолевает расстояние до полости матки, равное примерно 10 см, за 4—7 сут. Сперматозоиды некоторых видов животных имеют акросомный аппарат, выбрасывающий при контакте с яйцеклеткой длинную нить. Он обеспечивает проникновение ядра мужской гаметы в цитоплазму яйцеклетки. Описаны и другие приспособления, способствующие оплодотворению.

4.4. ГАМЕТОГЕНЕЗ

Гаметогенез — процесс образования яйцеклеток (оогенез) и сперматозоидов (сперматогенез) — подразделяется на ряд стадий (рис. 23).

Диплоидные клетки, из которых образуются гаметы, называются сперматогониями и овогониями. Стадия размножения сводится к серии последовательных митотических делений сперматогоний и овогоний, в результате чего их количество существенно возрастает. Сперматогонии размножаются на протяжении всего периода половой зрелости мужской особи. Размножение овогоний приурочено главным образом к периоду эмбриогенеза. В женском организме этот процесс наиболее интенсивно протекает между 3-м и 7-м

¹ Если учесть соотношение преодолеваемого расстояния и длины движущегося объекта, то при названной скорости сперматозоид человека перемещается в 1,5 раза быстрее, чем пловец олимпийского ранга.

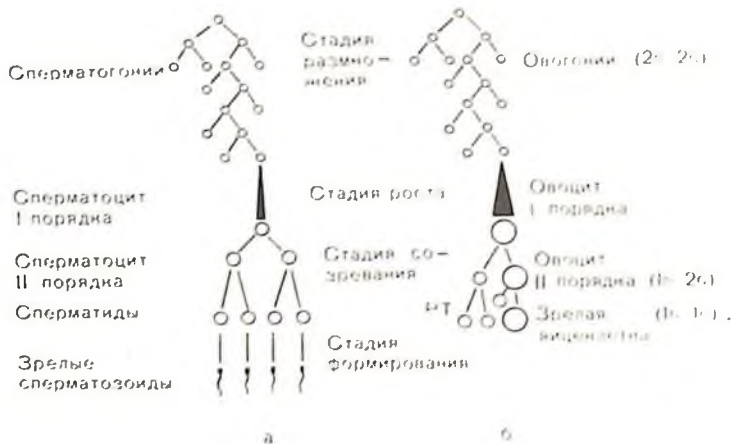


Рис. 23. Схема гаметогенеза:

а — сперматогенез; б — овогенез. n — количество хромосомных наборов; c — количество ДНК; РТ — редукционные тельца.

месяцами эмбриогенеза и завершается на 3-м году жизни. На стадии роста происходит увеличение клеточных размеров и превращение мужских и женских половых клеток в сперматоциты и овоциты I порядка, причем последние достигают больших размеров, чем первые. Основными событиями стадии созревания являются два последовательных деления — редукционное и эквационное, представляющее собой обычный митоз. После первого деления образуются сперматоциты и овоциты II порядка, имеющие редуцированное вдвое число хромосом, а после второго — сперматиды и зрелая яйцеклетка. В результате делений на стадии созревания каждый сперматоцит II порядка дает 4 сперматиды, тогда как каждый овоцит II порядка — 1 полноценную яйцеклетку и 3 редукционных тельца, которые в размножении не участвуют. Благодаря этому в женской гамете концентрируется максимальное количество питательного материала желтка. Процесс сперматогенеза завершается стадией формирования или спермиогенеза. Ядра сперматид уплотняются вследствие гиперспирализации хромосом, которые становятся функционально инертными. Пластинчатый комплекс перемещается к одному из полюсов ядра, образуя акросому, играющую большую роль в оплодотворении. Центриоли занимают место у противоположного полюса ядра, причем от одной из них отрастает жгутик, у основания которого в виде спирального чехлика концентрируются митохондрии. На этой стадии почти вся цитоплазма сперматиды отторгается, так что головка зрелого сперматозоида практически лишена ее.

Центральным событием гаметогенеза является мейоз. Это способ клеточного размножения, обуславливающий возникновение гаплоидных клеток. В мейозе наблюдается также перераспределение (рекомбинация) наследственного материала между гомологичными

хромосомами, устанавливаются разные соотношения хромосом отцовского и материнского происхождения в гаплоидных наборах гамет.

Мейоз состоит из двух последовательных делений, которым предшествует однократная редупликация ДНК. Важная особенность профазы первого мейотического деления заключается в синапсисе или пространственном объединении гомологичных хромосом, образовании между ними хиазм и обмене гомологичными (взаимосоответствующими) участками. Своеобразие анафазы первого деления мейоза состоит в случайном расхождении гомологов из каждой пары хромосом. Рассмотрим последовательность событий мейоза в процессе овогенеза у человека.

Цитогенетический результат мейоза, который заключается в образовании гаплоидных клеток и рекомбинации наследственного материала, зависит от особенностей первого деления. В профазе этого деления выделяют ряд стадий (рис. 24). В лептотене (а) происходит спирализация хромосом диплоидного набора ооцита в плотные, интенсивно окрашиваемые тельца. К концу названной стадии степень спирализации снижается. Хромосомы, образующие в совокупности клубок, имеют вид нитей с утолщениями по длине. В последующей стадии — зиготене (б) — гомологичные хромосомы спирализуются, сближаются по длине и образуют пары. Происходит синапсис хромосом. Число пар равно гаплоидному — 23. В стадии пахитены (в) в ооцитах видны попарно расположенные гомологичные хромосомы или биваленты, причем каждая хромосома образована двумя хроматидами. Таким образом, комплекс из пары гомологичных хромосом (бивалент) представлен четырьмя морфологическими структурами (хроматидами). Поэтому его называют тетрадой. На этой стадии отмечается дальнейшая спирализация и особенно тесный контакт между хроматидами. Видимо, в пахитене осуществляется кроссинговер — реципрокный (взаимный) обмен генетическим материалом между спаренными хромосомами. В диплотене (г) гомологичные хромосомы частично деспирализуются и несколько отходят друг от друга. Вместе с тем они сохраняют взаимосвязь при помощи мостиков — хиазм, которые служат структурным выражением кроссинговера, имевшего место в предыдущую стадию (рис. 25).

Особенностью мейоза в овогенезе является наличие специальной стадии — диктиотены, отсутствующей в сперматогенезе. На этой стадии, достигаемой у человека еще в эмбриогенезе, хромосомы, приняв особую морфологическую форму «ламповых щеток»¹, прекращают какие-либо дальнейшие структурные изменения на многие годы. По достижении женским организмом репродуктивного возраста под влиянием лютеинизирующего гормона гипофиза, как правило, один ооцит ежемесячно возобновляет мейоз. Он проходит завершающую

¹ Особая форма хромосом, выявляемая на известной стадии мейоза и соответствующая периоду интенсивного синтеза РНК на определенных генах.



Рис. 24. Стадии мейоза (показана одна пара гомологичных хромосом). Объяснение в тексте.

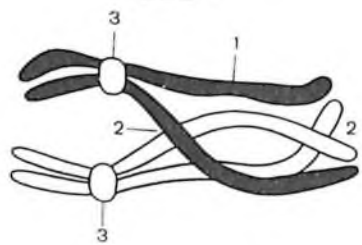


Рис. 25. Бивалент на стадии диплотены.
1 — хроматиды; 2 — хиазмы; 3 — центромеры

стадию профазы первого деления — **диакинез** (см. рис. 24, д). На этой стадии хромосомы высоко спирализованы, ядерная оболочка и ядрышко исчезают, образуется веретено деления. В **метафазе** (е) первого деления гомологичные хромосомы, сгруппированные в биваленты, располагаются в плоскости экватора клетки. В этой фазе может быть определено число хиазм. В среднем в ооците женщины их насчитывается 42—50. Существует мнение, что у человека кроссинговер происходит в оогенезе чаще, чем в сперматогенезе, однако это предположение требует подтверждения. В **анафазе** (ж) первого деления к полюсам расходятся не дочерние хроматиды гомологичных хромосом, как в митозе, а непосредственно гомологичные хромосомы. Таким образом, на полюсах клетки собирается по одной из гомологичных хромосом каждой пары. Так как они состоят из двух хроматид, их называют **диадами**. В процессе цитотомии в **телофазе** (з) первого деления образуется первое редукционное (направительное, полярное) тельце. Оно содержит полный гаплоидный комплект хромосом, но погибает. Вторая клетка, также гаплоидная, продолжает оогенез.

Интерфаза (и) между двумя делениями редуцирована. Второе деление мейоза фактически начинается с **метафазы** (к). Хромосомы на этой стадии оогенеза представлены диадами. Это деление завершается после **овуляции**, т. е. выхода ооцита из яичника в женские половые пути, и для его завершения необходимо, чтобы произошло оплодотворение клетки сперматозоидом. В **анафазе** (л) второго деления к полюсам клетки расходятся дочерние хроматиды, из которых на более ранних стадиях состоят диады. В последующей **телофазе** (м) отделяется второе редукционное тельце, которое погибает. Гаплоидные наборы хромосом яйцеклетки и оплодотворившего ее сперматозоида объединяются в диплоидном наборе хромосом зиготы.

Таким образом, рекомбинация генетического материала между гомологичными хромосомами происходит в пахитене, а рекомбинация отцовских и материнских хромосом — в анафазе первого деления мейоза. В анафазе этого деления образуются гаплоидные клетки.

Последние стадии оогенеза воспроизводятся и вне организма женщины в искусственной питательной среде. Это позволило осуществить зачатие человека «в пробирке». Перед овуляцией хирургическим путем яйцо извлекается из яичника и переносится в среду со сперматозоидами. Возникающая в результате оплодотворения зигота, будучи помещена в подходящую среду, осуществляет дробления. На стадии 8—16 бластомеров зародыш переносится в матку женщины-реципиента. Число успешных опытов такого рода в последнее время возрастает.

В сперматогенезе происходят сходные цитогенетические события — рекомбинация генетического материала путем кроссинговера и независимого расхождения гомологичных хромосом в анафазе первого деления, а также образование гаплоидных клеток. Так как сперматогенез начинается в организме, достигшем половой зрелости, закономерно отсутствие стадии диктиотены. Вместе с тем хорошо выражен период



Рис. 26. Фазы жизненного цикла многоклеточных животных.

железы насчитывается 6 000 000 клеток-предшественниц яйцеклеток. К началу репродуктивного периода в яичниках обнаруживается примерно 100 000 ооцитов. От момента полового созревания до прекращения гаметогенеза в яичниках созревает 300—400 ооцитов.

4.5. ЧЕРЕДОВАНИЕ ГАПЛОИДНОЙ И ДИПЛОИДНОЙ ФАЗЫ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

Организмы с половым размножением в результате мейоза образуют гаплоидные гаметы. В момент оплодотворения благодаря слиянию двух таких клеток возникает диплоидная зигота. Многократные митотические деления зиготы и ее потомков приводят к увеличению числа диплоидных клеток, которые строят тело организма в процессе его развития. По достижении последним половой зрелости возобновляется процесс образования гаплоидных гамет. Таким образом, в жизненных циклах организмов, размножающихся половым способом, выделяются 2 фазы — гаплоидная и диплоидная (рис. 26). Относительная продолжительность этих фаз варьирует у представителей различных групп живых существ. У простейших и грибов преобладает первая, у высших растений и животных — вторая фаза.

Удлинение диплофазы в историческом развитии объясняется преимуществами диплоидного состояния перед гаплоидным. Благодаря гетерозиготности и рецессивности в диплоидном состоянии укрываются от естественного отбора, сохраняются и накапливаются разнообразные аллели. Это повышает объем генетической информации в генофондах популяций и видов, ведет к образованию резерва наследственной изменчивости, от которого зависят эволюционные перспективы. В то же время у гетерозигот вредные рецессивные аллели, не оказывая влияния на развитие фенотипа, не снижают жизнеспособность.

4.6. ПУТИ ПРИОБРЕТЕНИЯ ОРГАНИЗМАМИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

Благодаря генетической рекомбинации, которая закономерно происходит в процессе гаметогенеза и при оплодотворении, половое размножение представляет собой эволюционно обусловленный механизм обмена наследственной информацией между организмами одного биологического вида. Некоторые факты из

формирования, когда мужская половая клетка приобретает свою окончательную структуру.

Гаметогенез отличается высокой производительностью. За время половой жизни мужчина продуцирует не менее 500 млрд. сперматозоидов. На пятом месяце эмбриогенеза в зачатке женской половой

области зоологии и особенно вирусологии и микробиологии указывают на то, что имеются пути приобретения биологической информации и от организмов других видов. Эта информация воспроизводится в фенотипе организма и обуславливает развитие признаков, незакодированных в наследственном материале родителей. Так, в клетках пищеварительного дивертикула брюхоногого моллюска (*Elysia viridis*) сохраняются хлоропласты поедаемой водоросли (*Codium fragile*), в результате чего моллюск приобретает способность к фотосинтезу. Стрекательные капсулы гидроидных полипов, которые поедаются некоторыми турбелляриями, не перевариваются, а перемещаются в эпителиальный пласт и используются червем в качестве орудия защиты. В классической зоологии такие примеры получили название **к л е п т о г е н е з а** или эволюции путем воровства.

Явление **т р а н с д у к ц и и** заключается в том, что в генетический материал клетки-хозяина (бактериальной или эукариотической) встраивается нуклеиновая кислота вируса с фрагментом генома другой клетки. Превносимая таким путем биологическая информация вследствие редупликации чужеродной ДНК может передаваться в ряду клеточных поколений, а также воздействовать на состояние генетической системы клетки-хозяина, изменяя, например, частоту мутирования отдельных генов. Чужеродная ДНК может присутствовать в клетке в виде плазмид и эписом-фрагментов нуклеиновой кислоты, лишенных, в отличие от вирусных частиц, белковых чехлов. **П л а з м и д ы** самостоятельны по отношению к хромосомам клетки-хозяина, а **э п и с о м ы** могут встраиваться в них. Биологическая информация плазмид и эписом, проявляясь в фенотипе, дает широкий круг признаков, включая устойчивость к антибиотикам.

Примеры проникновения в организм действующей биологической информации организмов из других таксонов, прежде всего вирусов, описаны у высших животных и человека. Так, сотрудники, длительно работавшие в онкологических лабораториях с вирусной опухолью кроликов — папилломой Шопа, имеют, как правило, пониженное содержание в плазме крови аминокислоты аргинина. Объясняется это тем, что вирус папилломы, которым «заражены» такие люди, несет ген синтеза аргиназы, катализирующей обмен аргинина. Будучи активным, этот ген обуславливает образование дополнительных молекул фермента. Описанный факт относится к широкой области так называемого «вирусоносительства» или «латентных вирусных инфекций». Вирус, присутствуя в клетках организма длительное время и не вызывая собственно патологических изменений, приводит к развитию некоторых фенотипических признаков. У человека известен генетический дефект, который проявляется в серьезных нарушениях развития и зависит от недостатка аргиназы. Открытие способа контролируемого «заражения» таких людей вирусом папилломы Шопа могло бы нормализовать их фенотип.

Половой процесс служит универсальным механизмом обмена генетической информацией между особями в пределах вида. Рассмотренные факты свидетельствуют о том, что количество и содержание информации, используемой различными организмами для развития и

жизнедеятельности, не всегда ограничивается той информацией, которая была ими приобретена от родителей. Существуют дополнительные пути приобретения биологической информации. Видоспецифичная информация, получаемая в процессе размножения, обеспечивает развитие особей определенного морфофизиологического типа. Дополнительная информация по биологическому содержанию в значительной степени случайна и нередко нарушает реализацию собственной генетической информации хозяина. В связи с этим в эволюции возникли механизмы защиты от проникновения чужеродного наследственного материала. Примером может служить интерферон — белок, вырабатываемый клетками млекопитающих и птиц в ответ на внедрение вирусов и представляющий собой фактор неспецифического противовирусного иммунитета.

Глава 5

ГЕНЕТИКА

5.1. ВВЕДЕНИЕ В ГЕНЕТИКУ

В последовательных поколениях возникают особи, подобные друг другу по морфологическим, физиологическим, биологическим и другим признакам, что обуславливается наследственностью — фундаментальной характеристикой живых форм, под которой понимают их свойство обеспечивать структурную и функциональную преемственность между поколениями. Поскольку структурные, функциональные и иные признаки организма формируются в процессе онтогенеза, наследственность является также механизмом передачи в ряду поколений способности к процессу индивидуального развития, типичному для особей конкретного биологического вида. Каждый вид организмов сохраняет в ряду поколений характерные черты строения и физиологии: утка выводит утят, пшеница воспроизводит пшеницу, человек рождает человека. Особо важная роль в обеспечении свойства структурно-функциональной преемственности между поколениями принадлежит хромосомам. Соответственно этому в качестве главной формы выделяют хромосомную или ядерную наследственность. Передача потомку некоторых признаков и свойств происходит при помощи наследственных задатков цитоплазмы. Это дает право говорить о цитоплазматической или внеядерной наследственности. Принципиальных различий между механизмами хромосомной и цитоплазматической наследственности не существует — обе формы основываются на передаче в ряду поколений дискретных единиц наследственности генов.

Организмы дочернего и родительского поколений, как правило, не бывают точными копиями друг друга вследствие изменчивости, которая, как и наследственность, служит фундаментальной характеристикой живого. Изменчивость проявляется в изменении от особи к особи или между особями разных поколений наследственных задатков (генов), их сочетаний, индивидуального развития. Закономерности наследственности и изменчивости, биологические механизмы, их обеспечивающие, изучает генетика.



Рис. 27. Изображение на печатке записи о разведении лошадей в Двуречье 6000 лет назад.

Наследственность и изменчивость тесно связаны с размножением и индивидуальным развитием и служат необходимыми предпосылками процесса эволюции. Благодаря изменчивости существует разнообразие живых форм и, следовательно, возможность освоения различных сред обитания, «всюдность жизни» (В. И. Вернадский). Наследственность сохраняет эволюционный опыт биологического вида в поколениях.

Первые генетические представления формировались в связи с сельскохозяйственной и медицинской деятельностью людей. Исторические документы свидетельствуют, что уже 6000 лет назад в животноводстве составлялись родословные (рис. 27). Наблюдения о наследуемых патологических признаках, например повышенной кровоточивости у лиц мужского пола, отражены в религиозных документах, в частности, в Талмуде (4—5 век до н. э.). Развитие племенного дела и семеноводства во второй половине XIX века, опубликование Ч. Дарвином учения о происхождении видов стали стимулами к изучению явлений наследственности и изменчивости. Совершается ряд открытий, занявших в последующем важное место в системе генетических знаний. Так, описывается непрямоe деление соматических клеток, обращается внимание на особые ядерные структуры хромосомы, устанавливается постоянство их числа и индивидуальных морфологических черт в клетках организмов одного вида, а также редукция числа хромосом вдвое при образовании половых клеток. В 1865 г. Г. Мендель опубликовал работу «Опыты над растительными гибридами», в которой сформулировал ряд фундаментальных генетических законов.

Официальной датой рождения генетики считают 1900 г., когда были



Г. Мендель (1822—1884)



Т. Г. Морган (1866—1945)



Н. И. Вавилов (1887—1943)

опубликованы данные Г. де Фриза, К. Корренса и К. Чермака, фактически переоткрывших закономерности наследования признаков, установленные Г. Менделем, и сделавшие их достоянием науки. Первые десятилетия XX века оказались исключительно плодотворными в развитии основных положений и направлений генетики. Было сформулировано представление о мутациях (Г. де Фриз), популяциях и чистых линиях организмов (В. Иогансен), хромосомная теория наследственности (Т. Г. Морган), открыт закон гомологичных рядов (Н. И. Вавилов), получены данные о том, что рентгеновские лучи вызывают наследственные изменения (Г. С. Филиппов, Г. Меллер). Высказывается предположение о том, что химическую основу гена составляют биологические макро-

молекулы (Н. К. Кольцов), указывается на связь между генами и ферментами (А. Гаррод). Была начата разработка основ генетики популяций организмов (Г. Гарди, В. Вайнберг, С. С. Четвериков). Устанавливается наследственная природа и проводится клинический анализ некоторых наследственных заболеваний. Разрабатывается методика медико-генетического консультирования населения (С. Н. Давиденков).



Н. К. Кольцов (1872—1940)



С. С. Четвериков (1880—1959)

Решающее значение для развития генетики на настоящем этапе имеют открытие «вещества наследственности» — ДНК, расшифровка биологического кода, описание механизма биосинтеза белка.

5.1.1. Основные направления генетики человека

Исторически интерес медицины к генетике формировался первоначально в связи с наблюдениями за наследуемыми патологическими признаками. Во второй половине XIX века английский биолог Ф. Гальтон выделил наследственность человека как самостоятельный предмет исследования. Он же предложил ряд специальных методов генетического анализа — генеалогический, близнецовый, статистический. Изучение закономерностей наследования нормальных и патологических признаков и сейчас занимает ведущее место в генетике человека. При этом предметом непосредственного изучения служат как качественные (дискретные), так и количественные показатели организма. Долгое время маркерами в исследованиях генетических закономерностей были морфологические или клинические признаки. Обнаружение взаимосвязи между генами и ферментами



С. Н. Давиденков (1880—1961)

привело к созданию биохимической и молекулярной генетики. Тот факт, что белок является первичным продуктом функциональной активности гена, обусловило интенсивное развитие этого направления в наши дни. Аналогично объясняется прогресс иммуногенетики, изучающей генетические основы иммунных реакций организма человека. Выяснение первичного биохимического нарушения, приводящего через ряд промежуточных этапов к наследственному заболеванию, облегчает поиск путей коррекции соответствующих клинических проявлений. Так, заболевание фенилкетонурия, обусловленное недостаточным синтезом фермента фенилаланингидроксилазы и, следовательно, нарушенным обменом аминокислоты фенилаланина, поддается лечению, если из пищи исключить эту аминокислоту.

Наряду с наследственными болезнями выявлены заболевания с наследственным предрасположением (сахарный диабет, язвенная и гипертоническая болезни, некоторые формы психических болезней). Изучение относительной роли генетических факторов и факторов среды в развитии заболеваний с наследственным предрасположением представляет собой один из ведущих разделов медицинской генетики¹.

Наследственные болезни и заболевания с генетической предрасположенностью зависят от наличия неблагоприятных аллелей генов или их сочетаний. Популяционная генетика изучает распределение аллелей отдельных генов в группах людей, закономерности изменения этого распределения во времени и по территории, причины неравномерного распределения аллелей. Это позволяет прогнозировать число некоторых наследственных заболеваний в поколениях и целенаправленно планировать медицинские мероприятия. Так, аллель, обуславливающий развитие фенилкетонурии, о которой шла речь выше, встречается существенно чаще в генотипах ирландцев и шотландцев, чем англичан. При этом предки многих семей, например из юго-восточной Англии, в которых наблюдаются больные фенилкетонурией, — также выходцы из Ирландии и Шотландии. Большая или меньшая заболеваемость болезнью с наследственным предрасположением (степень риска) в различных группах людей также может зависеть от неравномерного распределения в популяциях тех или иных аллелей. К развитию ишемической болезни сердца предрасполагает, например, повышенное содержание в крови холестерина. Этот признак контролируется доминантным аллелем определенного гена. У лиц с названным аллелем рано (до 30 лет) появляются приступы стенокардии, к 50-ти годам у них развивается ишемическая болезнь сердца и около половины подобных больных к 60-ти годам погибает.

¹ Медицинская генетика — частный раздел генетики человека (антропогенетика), изучающий закономерности развития наследственных заболеваний, а также разрабатывающий методы их диагностики и коррекции. Так как генетические механизмы наследственных болезней и нормальных свойств одинаковы, ряд авторов считают выделение этого раздела условным (М. Е. Лобашев).

В эукариотических клетках гены распределены между хромосомами. Разработка методов хромосомного анализа, изучение структурно-функциональных характеристик хромосом, их картирование по присутствию генов, выяснение роли отдельных хромосом в индивидуальном развитии составляют задачи цитогенетики. Достижения цитогенетики используются для диагностики и изучения хромосомных болезней, которые представляют собой пороки развития вследствие изменений в клетках числа хромосомных наборов, количества хромосом или их структуры. Табл. 6 дает представление о зависимости частоты самопроизвольных выкидышей и мертворождений от хромосомных изменений.

Таблица 6. Частота хромосомных аномалий среди спонтанных аборт, мертворожденных и живорожденных

| Группа | Число обследованных | Хромосомные аномалии | |
|-------------------|---------------------|----------------------|------|
| | | абс. число | % |
| Спонтанные аборты | 4 209 | 1775 | 42,2 |
| Мертворожденные | 283 | 17 | 6,0 |
| Живорожденные | 28 828 | 202 | 0,7 |

Изменения в генетическом материале могут возникнуть под воздействием факторов окружающей среды, которые необходимо исследовать на мутагенное действие. Важными разделами этого направления являются радиационная генетика и исследования по мутагенному действию химических соединений. Значение последнего раздела видно из того факта, что около 10% веществ, ежегодно поступающих в обращение в виде средств борьбы с насекомыми, промышленных соединений, лекарств, пищевых добавок, способны вызывать в клетках человека мутации.

Индивидуальные и групповые особенности реакций людей, различающихся генетически, на терапевтические воздействия изучает фармакогенетика. Она вскрывает наследственные факторы изменчивости, эффективности и выраженности побочных действий лекарств у разных лиц.

Наряду с проблемами генетики человека существенный вопрос для медицины представляют генетические вопросы биологии возбудителей инфекционных заболеваний — вирусов, бактерий. Важное место занимают проблемы изменчивости и разнообразия штаммов (разновидностей) возбудителей, выработки иммунитета, устойчивости к антибиотикам и другим лекарственным препаратам. Изучение генетики микроорганизмов имеет большое значение в микробиологической промышленности для организации производства биохимических продуктов путем синтеза их подходящими штаммами бактерий.

5.1.2. Генетика человека и евгенические программы

Наследственность и изменчивость зависят от наличия, перераспределения и изменений биологической информации, которую вид накопил в процессе эволюции и которая отличается большим разнообразием. Наряду с генами, обеспечивающими оптимальное выполнение функций и высокий уровень жизнеспособности в целом, имеются гены, снижающие жизнеспособность или даже вызывающие гибель организма. В последней четверти XIX века Ф. Гальтон поставил вопрос о развитии особой науки — е в г е н и к и (от греч. eu — хороший, genesis — род, происхождение). Ее задачей должно было стать улучшение человеческого рода путем повышения в генотипе количества полезных аллелей (особенно генов талантливости, гениальности) и снижения доли вредных. Достичь этого предполагалось систематическим избирательным размножением одаренных людей и ограничением репродукции асоциальных индивидуумов, например, преступников. Такое размножение должно регламентироваться законодательными актами.

Попытки воплощения евгенической идеи на практике имели место в странах Западной Европы и Северной Америки в первые десятилетия текущего столетия. Они показали бесперспективность и опасность решения социальных задач, используя биологические механизмы. Законы об ограничении браков, деторождения, о проведении принудительной стерилизации, принятые в двадцати штатах США, вызвали бурные протесты и через 1—2 года были фактически упразднены. Концепция «расовой гигиены» использовалась нацистами фашистской Германии в качестве оправдания их человеконенавистнической политики, решительно осужденной человечеством. Евгенические программы полностью дискредитировали евгенику как науку, что явилось следствием ошибочности теоретических и философских принципов, из которого исходили основоположники евгеники, известного примитивизма генетических представлений того времени, игнорирования качественного своеобразия социальной формы движения материи.

Сейчас очевидно, что выполнение евгенических программ на основе избирательного размножения по организационным соображениям нереально даже в той части, в какой они направлены на снижение доли вредных генов. По мнению популяционных генетиков каждый человек в среднем несет 2—4 летальных рецессивных аллеля, которые приводят в гомозиготном состоянии к смерти индивидуума. Для того чтобы эти аллели не пропустить в следующее поколение, необходимо обеспечить участие в размножении лишь одного из каждых 55 мужчин, предлагая ему выбор партнера всего из 2% женской популяции. При сохранении возможности вступить в брак всем членам популяции для достижения названного результата требуется ограничить деторождение одной супружеской парой на каждые 2980 пар. При увеличении числа нежелательных аллелей до 10 (4 летальных и 6 полuletальных) последняя цифра возрастает до 485 млн. супружеских пар.

Интерес к евгенике способствовал разработке некоторых вопросов антропогенетики. В целом же способы и результаты реализации

евгенических программ бросили тень на генетику человека как таковую, что существенно затормозило развитие этой важнейшей области науки о наследственности и изменчивости.

Современная генетика, молекулярная биология и медицина располагают средствами манипулирования с наследственным материалом, намного превосходящими по своим возможностям ограничение браков. Это искусственное осеменение и зачатие «в пробирке» с последующим перемещением зародыша в матку женщины-реципиента, отбор зародышей на ранних стадиях развития, генетическая инженерия, пересадка ядра соматической клетки в цитоплазму яйцеклетки с гарантией развития полноценной особи. Важно, однако, понимать, что биологические способы воздействия с целью улучшения человеческого общества неприемлемы, какую бы конкретную форму они ни принимали. В этом смысле возврат к евгенике невозможен. Но генетика и медицина не могут быть освобождены от ответственности за здоровье потомства. Действительно, в настоящее время в мире 4—5% детей рождаются с наследственными нарушениями, 10—20% детской смертности обусловлено наследственной патологией, 25—30% коек в детских больницах заняты пациентами с наследственными болезнями. Расходы общества на содержание только больных болезнью Дауна равны затратам на борьбу с гриппом. В клинике кожных болезней описано около 250 наследственных заболеваний, глазных болезней — более 200, нервных болезней — около 200. Общее количество известных наследственных болезней превышает 1500. В этом вопросе современная медицина ориентируется прежде всего на профилактику наследственных болезней путем медико-генетического консультирования, обнаружения гетерозиготных носителей неблагоприятных рецессивных аллелей, советов супружеским парам с повышенным риском рождения больного ребенка, разъяснения нежелательности поздних браков и деторождений (табл. 7).

Т а б л и ц а 7. Вероятность рождения ребенка с болезнью Дауна у матерей разного возраста (Англия, 1954)

| Возраст женщины, годы | Частота болезни Дауна среди новорожденных (на 10 000) |
|-----------------------|---|
| 15—19 | 3 |
| 20—24 | 4 |
| 25—29 | 4 |
| 30—34 | 11 |
| 35—39 | 33 |
| 40—44 | 124 |
| 45 и более | 312 |

Этой же цели служат медико-просветительные и социальные мероприятия. К ним относятся разъяснение нежелательности и запрещение близкородственных браков, законодательные акты, направленные против загрязнения окружающей среды мутагенами или ужесточающие контроль на мутагенное действие химических соединений

промышленного и бытового назначения. Генетика и медицина в борьбе за здоровье людей в каждом поколении учитывают, что существенное влияние на проявление положительных и отрицательных наследственных свойств, оказывает среда, в которой происходит развитие человека. Исходя из этого принципа, Н. К. Кольцов (1929) выделил новое направление в практической генетике человека — е в ф е н и к у — науку о благоприятном проявлении наследственных задатков.

5.2. НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

5.2.1. Структурно-функциональные уровни организации наследственного материала эукариот

Наследственность и изменчивость обеспечивают: 1) индивидуальное (дискретное) наследование и изменение отдельных признаков; 2) воспроизведение в особях каждого поколения всего комплекса морфо-функциональных характеристик организмов конкретного биологического вида; 3) перераспределение у видов с половым размножением в процессе воспроизведения наследственных задатков, в результате чего потомок имеет сочетание признаков, отличное от их сочетания у родителей. Закономерности наследования и изменчивости признаков и их совокупностей вытекают из принципов структурно-функциональной организации генетического материала. Различают три уровня организации наследственного материала эукариотических организмов: генный, хромосомный и геномный (уровень генотипа).

Элементарной структурой генного уровня служит ген. Передача генов от родителей потомку необходима для развития у него определенных признаков. Хотя известно несколько форм биологической изменчивости, только нарушение структуры генов изменяет смысл наследственной информации, в соответствии с которой формируются конкретные признаки и свойства. Благодаря наличию генного уровня возможно индивидуальное, раздельное (дискретное) и независимое наследование и изменения отдельных признаков.

Гены клеток эукариот распределены группами по хромосомам. Это структуры клеточного ядра, которым свойственна индивидуальность и способность к самовоспроизведению с сохранением в ряду поколений индивидуальных черт строения. Наличие хромосом обуславливает выделение хромосомного уровня организации наследственного материала. Размещение генов в хромосомах влияет на соотносительное наследование признаков, делает возможным воздействия на функцию гена со стороны его ближайшего генетического окружения — соседних генов (о сцепленном наследовании и эффекте положения см. 5.2.4. и 5.2.5.). Хромосомная организация наследственного материала служит необходимым условием перераспределения наследственных задатков родителей в потомках при половом размножении.

Несмотря на распределение по разным хромосомам, вся совокупность генов в функциональном отношении ведет себя как целое, образуя единую систему, представляющую геномный (генотипический) уровень организации наследственного

материала. На этом уровне происходит широкое взаимодействие и взаимовлияние наследственных задатков, локализуемых как в одной, так и в разных хромосомах. Итогом является взаимосоответствие генетической информации разных наследственных задатков и, следовательно, сбалансированное по времени, месту и интенсивности развитие признаков в процессе онтогенеза. Функциональная активность генов, режим репликации и мутационных изменений наследственного материала также зависят от характеристик генотипа организма или клетки в целом. Об этом свидетельствует, например, относительность свойства доминантности.

5.2.2. Ген и его свойства

В процессе жизнедеятельности организма наследственный материал функционирует, редуцируется, испытывает изменения мутационного или рекомбинационного характера. Классики генетики предполагали, что элементарной единицей этих процессов служит одна и та же структура — ген. В их представлениях он соответствовал наследственным задаткам, открытым Г. Менделем. Выход генетики на молекулярный уровень исследования лишил ген положения единицы репликации, мутирования и рекомбинации. В настоящее время ген рассматривается как единица функционирования наследственного материала. Это означает, что передачей генов в ряду клеточных или организменных поколений достигается материальная структурно-функциональная преемственность, наследование потомками признаков родителей.

Здесь целесообразно дать определение понятию «признак». Под признаком понимают единицу морфологической, физиологической, биохимической, иммунологической, клинической и любой другой дискретности организма, т. е. любое отдельное качество или свойство, по которому одну особь можно отличить от другой. Морфофизиологические и клинические признаки более сложны по сравнению с биохимическими или иммунологическими, которые сводятся к отдельным белкам. Сложность морфологических и клинических признаков зависит от того, что они генетически опосредуются через синтез нескольких ферментов, иммунопротеинов и т. д. Лишь по осуществлении ряда биохимических реакций, катализируемых этими ферментами, в организме появляется соответствующий признак. Примером этому служит повышенная чувствительность к солнечным лучам и опухоли кожи, что типично для клиники наследственного заболевания пигментной ксеродермы. Долгое время считали, что названные признаки определяются самостоятельными генами, однако в настоящее время выяснено, что наследуется дефект фермента биохимической системы восстановления молекулы ДНК от поражений ультрафиолетовым облучением. Сходные уточнения первичных звеньев, определяемых генетически непосредственно, будут, по-видимому, сделаны в отношении большинства, если не всех сложных признаков.

По химической природе ген представляет фрагмент молекулы ДНК,

который содержит информацию о последовательности аминокислот в определенном полипептиде или нуклеотидов в рибонуклеиновых кислотах (рибосомных, транспортных)¹. В современной генетике указанный фрагмент ДНК обозначается термином «цистрон».

Ген как единица функционирования наследственного материала имеет ряд свойств. Одно из них — дискретность действия, т. е. развитие различных признаков контролируется разными генами, локализация которых в хромосомах не совпадает. Ген как дискретная единица наследственности отличается стабильностью (постоянством) — при отсутствии мутации он передается в ряду поколений в неизменном виде.

Действие генов специфично в том смысле, что каждый из них обуславливает развитие определенного признака или их группы. Способность отдельных генов обеспечивать развитие одновременно нескольких признаков называется плейотропией или плейотропным эффектом. Примером плейотропного эффекта гена у человека служит синдром Марфана. Хотя это наследственное заболевание зависит от присутствия в генотипе одного измененного гена, оно характеризуется в типичных случаях триадой признаков: подвывихом хрусталика глаза, аневризмой аорты, изменениями опорно-двигательного аппарата в виде «паучьих пальцев», деформированной грудной клеткой, высоким сводом стопы. Все перечисленные признаки являются сложными. По-видимому, в основе их лежит один и тот же дефект развития соединительной ткани.

Так как продуктом функции гена наиболее часто является белок-фермент, выраженность плейотропного эффекта зависит от распространенности в организме биохимической реакции, которую катализирует фермент, синтезируемый под генетическим контролем данного гена. Распространенность поражений в организме в случае наследственного заболевания тем больше, чем выраженнее плейотропный эффект измененного гена. Примеры участия в развитии одного сложного признака сразу нескольких генов будут рассмотрены ниже.

Большинство генов существует в виде двух или большего числа альтернативных (взаимоисключающих) вариантов — аллелей. Все аллели данного гена локализируются в одной и той же хромосоме, в определенном ее участке, именуемом локусом. Альтернативный характер аллельных генов заключается в том, что одновременно в соответствующем локусе хромосомы может находиться лишь один из всех возможных аллелей конкретного гена. Серия аллелей возникает путем мутаций в одном и том же локусе. В силу этого аллели отличаются друг от друга содержанием наследственной информации о признаке, развитие которого контролирует ген. Показателен пример с гемоглобинами человека, которых к настоящему времени идентифицировано более 100. Белковая часть нормального гемоглобина взрослых людей (*HbA*) представлена α - и β -полипептидами, каждый из которых повторен дважды. α -Полипептид образо-

¹ Современная молекулярно-биологическая концепция тонкой структуры гена изложена ниже (см. 5.2.10).

ван 141, а β -полипептид — 146 аминокислотными остатками. Более 80 вариантов гемоглобина отличаются друг от друга одним аминокислотным остатком в α - или β -полипептиде, что указывает на мутационную природу аллелей, контролирующих их синтез. *HbS* отличается от нормального *HbA* наличием в шестом положении полипептида валина, а *HbC* — лизина вместо остатка глутаминовой кислоты. Эти минимальные отличия меняют свойства гемоглобина настолько, что образование в организме исключительно *HbS* или *HbC* приводит к заболеванию анемией. Генетико-биохимический анализ показал, что из трех названных гемоглобинов одновременно в организме человека образуется только два. Обнаружены следующие варианты: *HbS/HbS* (серповидноклеточная анемия) или *HbC/HbC* (анемия в более легкой форме), а также *HbA/HbS*, *HbA/HbC* (клинически здоровые люди) и *HbS/HbC* (анемия). Это доказывает, что синтез *HbA*, *HbS* и *HbC* контролируется генами, занимающими один и тот же локус, т. е. аллельными.

В приведенном примере присутствие в организме человека двух разных аллелей приводит к образованию обоих вариантов β -полипептида гемоглобина: *HbA* и *HbS*, *HbA* и *HbC*, *HbS* и *HbC*. Аллели, в одинаковой мере функционально активные в случае их совместного присутствия в генотипе, называются кодоминантными. Аллель, функциональная активность которого не зависит от наличия в организме другого аллеля данной серии, называется доминантным. Аллель, обеспечивающий развитие признака лишь в отсутствии других аллелей данного гена, обозначают как рецессивный. Так, пигментация радужной оболочки глаза, кожных покровов, волос человека зависит от образования черного пигмента меланина. Соответствующий ген представлен двумя аллелями. Первый (доминантный), присутствуя даже в единственном экземпляре, проявляет себя в обязательном порядке, вызывая синтез меланина. Второй аллель (рецессивный) исключает возможность синтеза меланина (аллель альбинизма) и проявляет себя лишь в отсутствие первого. Одной из форм взаимодействия аллельных генов является неполное доминирование, которое заключается в ослаблении действия доминантного аллеля в присутствии рецессивного. Так, активность фермента фенилаланингидроксилазы у носителей одновременно нормального и аномального (рецессивного) аллелей выше, чем у больных фенилкетонурией, имеющих два аномальных аллеля, но ниже, чем у носителей двух нормальных аллелей. Неполное доминирование отражает собой, по-видимому, дозированность действия доминантных аллелей.

Доминантность и рецессивность относительны. Так, развитие кожной складки над верхним веком (так называемое третье веко или эпикант) контролируется аллелем, проявляющим свойство доминантности у представителей монголоидной расы и рецессивности — у бушменов и готтентотов. Аллель роста волос на голове ведет себя как доминантный у женщин и рецессивный у мужчин. При массированном введении женщине в лечебных целях мужского полового гормона этот аллель нередко начинает проявлять свойство рецессивности, что



а

Рис. 28. Хромосомный набор больной с синдромом Шерешевского--Тернера (моносомия по паре половых хромосом).

а — кариотип;

приводит к нежелательному побочному эффекту в виде облысения. Последний пример показывает, что свойства доминантности и рецессивности зависят от условий функционирования аллелей. Поэтому названные свойства правильнее относить не к аллелям непосредственно, а к определяемым ими признакам. В табл. 8 перечислены некоторые

доминантные и рецессивные признаки человека.

Поскольку каждому гену соответствует строго определенный локус в одной из хромосом, понятно, что в гаплоидном хромосомном наборе содержится по одному, а в диплоидном — по два аллеля одной серии. В последнем случае при наличии двух одинаковых аллелей говорят о гомозиготном состоянии организма, а при наличии разных аллелей — о гетерозиготном. Сказанное относится к генам, расположенным в аутосомах. Так как генный состав половых хромосом X и Y совпадает лишь в небольшой своей части, для организма мужчины по многим генам X-хромосомы и некоторым генам Y-хромосомы создает гемизиготное состояние. В этом случае даже в диплоидном хромосомном наборе ген представлен одним аллелем.

От аллелей зависит генетический полиморфизм, наследственное разнообразие особей определенного вида. Благодаря множественному аллелизму генов создается резерв наследственной изменчивости, определяющий эволюционные перспективы.

Действие гена дозировано. Присутствуя в клетках организма в одном экземпляре, аллель обеспечивает развитие соответствующего признака до известного количественного предела. Параллельно увеличению «доз» аллеля нарастает количество признака. Так, синтез витамина А в клетках эндосперма кукурузы контролируется доминантным аллелем Y. Поскольку рассматриваемые клетки содержат тройной набор хромосом, в них возможны следующие варианты количества «доз» аллеля Y: YYY, YYy, Yyy, yyy. Содержание витамина А в эндосперме перечисленных растений составляет, соответственно, 7,50; 5,00; 2,25; 0,05 единиц. Некоторые хромосомные болезни человека возникают вследствие изменения «дозы» генов определенных хромосом. К развитию синдрома Шерешевского — Тернера, например, ведет утрата клетками организма одной из пары половых хромосом (рис. 28), тогда как при болезни Дауна имеет место увеличение до трех «доз» генов 21 хромосомы (рис. 29). Описаны также утрата или увеличение части хромосомы. К примеру, синдром «кошачьего крика» развивается в случае потери фрагмента короткого плеча хромосомы 5.

Определенная «дозировка» генов в онтогенезе необходима для нормального развития. В этом убеждает обязательная функциональная



Рис. 28. Продолжение.
6 — фенотип.

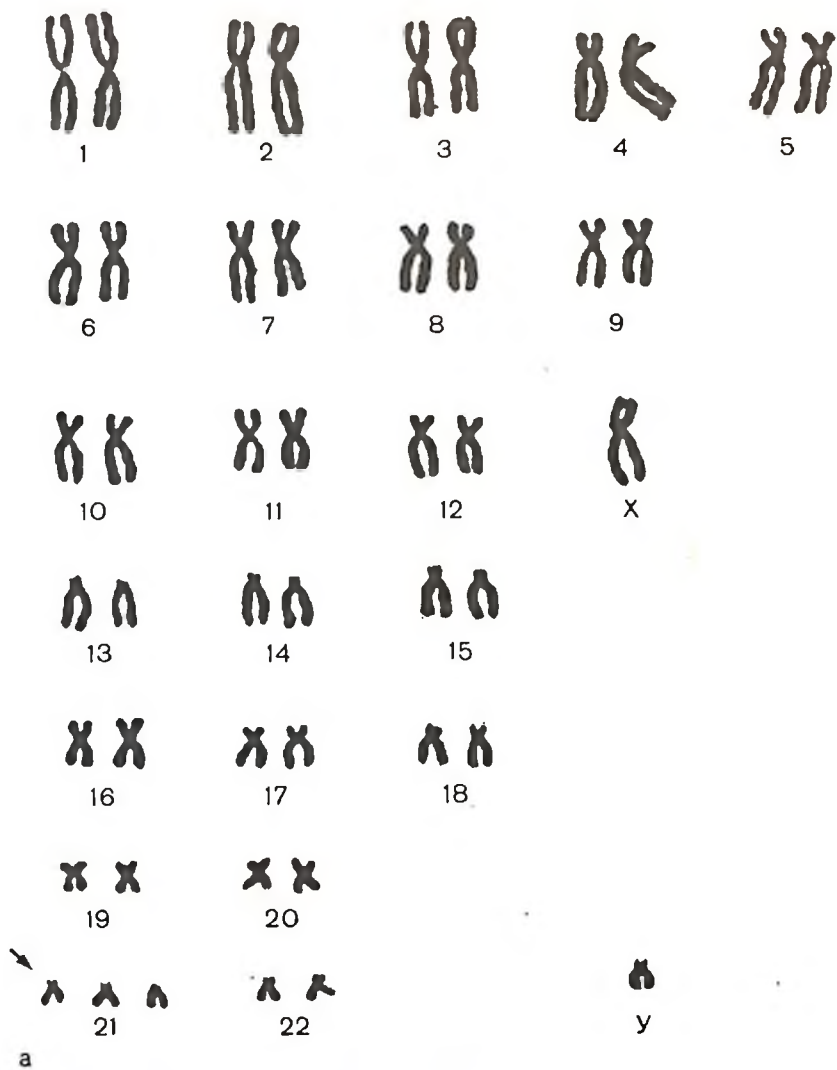


Рис. 29. Хромосомный набор при болезни Дауна (трисомия по 21 паре аутосом).
 а — кариотип; б — фенотип.

Т а б л и ц а 8. Доминантные и рецессивные признаки человека

| Признаки | Доминантные | Рецессивные |
|---------------------------------------|-------------------------|----------------------|
| Глаза | Большие | Маленькие |
| Цвет глаз | Карие | Голубые |
| Разрез глаз | Прямой | Косой |
| Тип глаз | Монголоидный | Европеоидный |
| Острота зрения | Близорукость | Нормальное |
| Верхнее веко | Нависающее (эпикант) | Нормальное |
| Ямочки на щеках | Есть | Нет |
| Уши | Широкие | Узкие |
| Подбородок | Длинный | Короткий |
| | Прямой | Отступающий назад |
| | Широкий | Узкий и острый |
| | Имеются | Отсутствуют |
| Выступающие зубы и челюсти | Есть | Нет |
| Шель между резцами | С мелкими завитками | Вьющиеся, волнистые |
| Волосы | Жесткие, прямые, «ежик» | Прямые, мягкие |
| | Вьющиеся | Волнистые или прямые |
| Поседение волос | В возрасте 25 лет | После 40 лет |
| Облысение | У мужчин | У женщин |
| Белая прядь волос над лбом | Имеется | Отсутствует |
| Рост волос по средней линии лба | Есть | Нет |
| Мохнатые брови | Есть | Нет |
| Нижняя губа | Толстая и отвисающая | Нормальная |
| Способность загибать язык назад | Есть | Нет |
| Способность свертывать язык трубочкой | Есть | Нет |
| Зубы при рождении | Имеются | Отсутствуют |
| Кожа | Толстая | Тонкая |
| Цвет кожи | Смуглый | Белый |
| Веснушки | Есть | Нет |
| Кисть | С 6 или с 7 пальцами | С 5 пальцами |
| Преобладающая рука | Правая | Левая |
| Узоры на коже пальцев | Эллиптические | Циркулярные |
| Антигены системы АВО | А, В | 0 |
| Голос (у женщин) | Сопрано | Альт |
| Голос (у мужчин) | Бас | Тенор |
| Абсолютный музыкальный слух | Имеется | Отсутствует |
| Наследственная глухота | Отсутствует | Имеется |

инактивация комплекта генов одной из X-хромосом в клетках женского организма, которая происходит после 16 сут. внутриутробного развития путем ее гетерохроматизации и превращения в тельце полового хроматина (рис. 30).

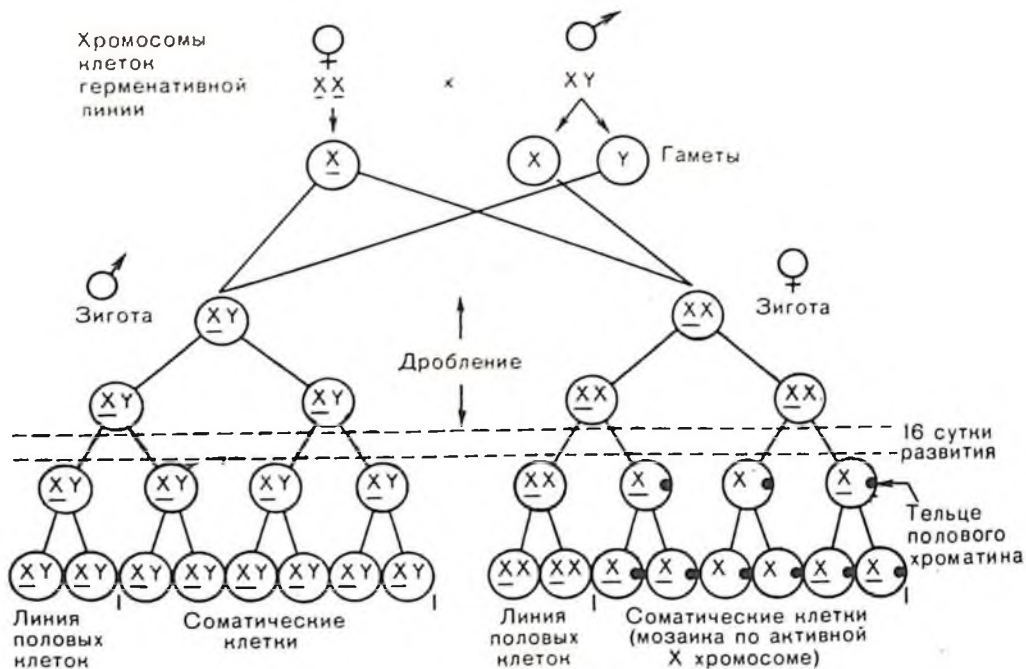


Рис. 30. Функциональная инактивация одной из пары X-хромосом в онтогенезе женщины (подчеркнута X-хромосома, полученная от матери).

5.2.3. Закономерности наследования, установленные Г. Менделем

Выдающийся вклад Г. Менделя в науку состоит в экспериментальном доказательстве наличия единиц наследственности (наследственных задатков, генов) и описании их важнейших свойств — дискретности, стабильности, специфичности, аллельного состояния.

Разработав и применив в опытах на растениях гибридологический метод, Г. Мендель, анализируя результаты моно- и дигибридных скрещиваний гороха, пришел к заключению, что: 1) развитие признаков зависит от передачи потомкам наследственных задатков; 2) указанные задатки передаются в ряду поколений, не утрачивая своей индивидуальности, т. е. характеризуются постоянством; 3) наследственные задатки, контролирующие развитие конкретного признака, парные — один из них переходит к потомку от материнского, второй — от отцовского организма; в функциональном отношении эти задатки проявляют свойства доминантности и рецессивности; 4) в процессе образования половых клеток парные наследственные задатки попадают в разные гаметы (закон чистоты гамет); восстановление пар таких задатков происходит в результате оплодотворения; 5) материнский и отцовский организмы в равной мере участвуют в передаче своих наследственных задатков потомку.

Эти положения отражают общие принципы организации наследственного материала: 1) дискретное определение развития наследуемых

признаков; 2) относительная стабильность наследственных единиц; 3) аллельное состояние наследственных единиц.

Из этих принципов вытекают правила (законы) наследования, сформулированные Г. Менделем: 1) единообразие признака у гибридов первого поколения; 2) расщепление альтернативных вариантов признака среди особей второго поколения; 3) независимое комбинирование признаков родителей в потомках. Генетические закономерности, впервые открытые Г. Менделем, описывают правила независимого наследования, в основе которого лежит наличие дискретных единиц наследственности генов.

Признаки, наследование которых следует закономерностям, установленным Г. Менделем, называются менделирующими. Некоторые менделирующие признаки человека перечислены в табл. 8. Общее количество их, известных к 1975 г., составило более 2300. Все менделирующие признаки дискретны и контролируются моногенно, т. е. одним геном.

5.2.4. Хромосома. Положения хромосомной теории наследственности

Хотя результаты опытов Г. Менделя свидетельствуют о передаче в ряду поколений отдельных, обособленных единиц наследственности, они ничего не говорят об их физической природе и расположении в половых или соматических клетках. Вскоре после повторного открытия в 1900 г. закономерностей Г. Менделя был отмечен параллелизм в наследовании признаков при моно-, ди- и полигибридных скрещиваниях и поведении хромосом клеточного ядра в процессе гаметогенеза и при оплодотворении (рис. 31). В анафазе 1-го мейотического деления число хромосом редуцируется вдвое. При расхождении к полюсам хромосомы разных гомологичных пар перемешаются независимо друг по отношению к другу и, следовательно, комбинируются в дочерних клетках случайным образом. В результате оплодотворения хромосомы яйцеклетки и сперматозоида объединяются в удвоенном наборе хромосом зиготы. Из указанного параллелизма следует, что: 1) развитие альтернативных вариантов признака обуславливается аллельными генами, локализующимися в гомологичных хромосомах; 2) гаметы, имея лишь по одной хромосоме из каждой гомологичной пары, несут по одному аллелю соответствующего гена; 3) гены, контролирующие развитие признаков, наследуемых независимо, размещаются в негомологичных хромосомах. Эти заключения убеждают в хромосомной локализации генов.

Наряду с признаками, наследуемыми независимо, обнаружены признаки, наследуемые совместно (сцепленно). Экспериментальное исследование этого явления, проведенное Т. Г. Морганом и его группой (1910—1916), подтвердило хромосомную локализацию генов и легло в основу хромосомной теории наследственности. В работах на плодовой мушке было установлено, что гены по признаку совместной их передачи потомкам подразделяются на 4 группы. Число таких «групп сцепления» равно количеству хромосом в гапло-

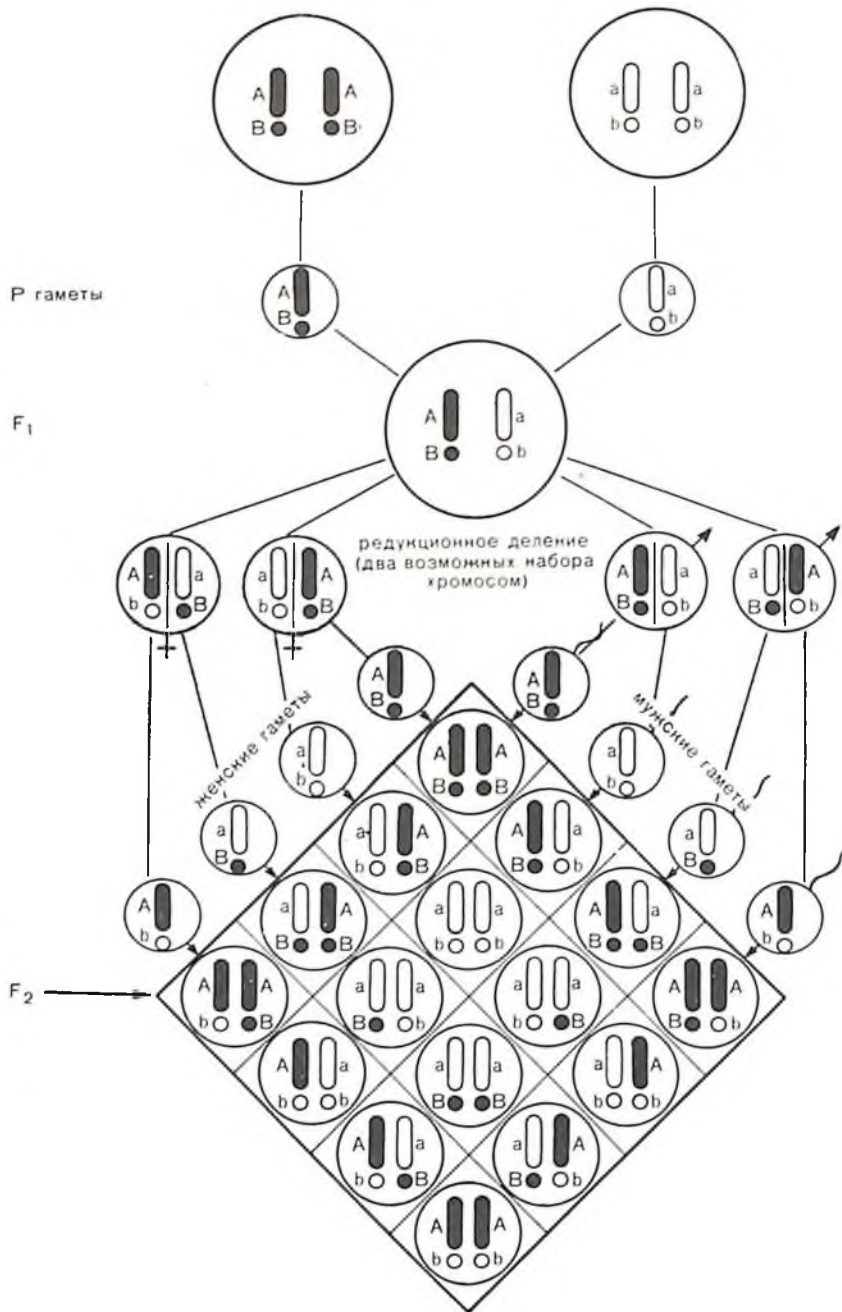


Рис. 31. Схема независимого распределения признаков при дигибридном скрещивании.

A, B, a, b — доминантные и рецессивные аллели, контролирующие развитие двух признаков; P гаметы — половые клетки родителей; F₁ — гибриды 1-го поколения; F₂ — гибриды 2-го поколения.

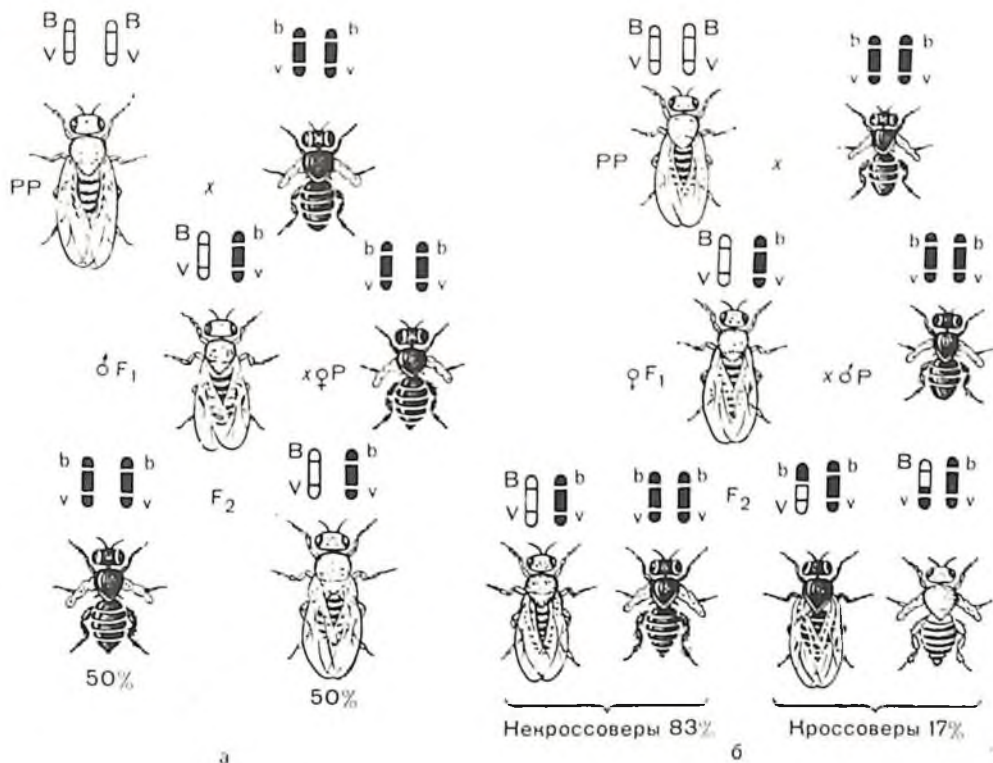


Рис. 32. Сцепленное наследование генов окраски тела и состояния крыльев у плодовой мухи.

Ген серого цвета тела (B) доминирует над геном черного цвета тела (b), ген нормальной длины крыльев (V) — над геном коротких крыльев (v). B и V находится в одной хромосоме.

а — полное сцепление признаков вследствие отсутствия перекреста хромосом у самцов дрозофилы: PP — самка серая с нормальными крыльями (BVV) скрещена с черным короткокрылым самцом (bbvv); F₁ — серый самец с нормальными крыльями (BbVv) скрещен с черной короткокрылой самкой (bbvv); F₂ — поскольку у самки не происходит кроссинговера, рождаются два варианта потомков: 50% — черных короткокрылых и 50% — серых с нормальными крыльями; б — неполное (частичное) сцепление признаков вследствие перекреста хромосом у самок дрозофилы: PP — самка серая с нормальными крыльями (BVV) скрещена с черным короткокрылым самцом (bbvv); F₁ — серая самка с нормальными крыльями (BbVv) скрещена с черным короткокрылым самцом (bbvv); F₂ — поскольку у самки происходит кроссинговер гомологичных хромосом, образуется четыре типа гамет и рождается четыре варианта потомков: некроссоверы — серые с нормальными крыльями (BbVv) и черные короткокрылые (bbvv), кроссоверы — черные с нормальными крыльями (bbVv), серые короткокрылые (Bbvv).

идном наборе. Можно было заключить, что развитие признаков, которые наследуются сцепленно, контролируется генами одной хромосомы. Этот вывод обосновывается также данными следующих наблюдений. Скрещивание серой мухи (B)¹ с нормальными крыльями (V) и черной мухи (b) с зачаточными крыльями (v) дает в первом поколении серых гибридов с нормальными крыльями (Bb/Vv). При скрещивании самца-гибрида 1-го поколения (Bb/Vv) с черной самкой с зачаточными крыльями (bb/vv) рождаются особи 2 видов, аналогичных исходным родительским формам, причем в равном количестве (рис. 32, а).

¹ Буквами латинского алфавита в генетике обозначают аллели гена: заглавной — доминантный, строчной — рецессивный.

Полученные в проведенных скрещиваниях данные нельзя объяснить независимым наследованием признаков. Рассматриваемые совместно результаты обоих скрещиваний убеждают в том, что развитие анализируемых признаков контролируется разными генами, и сцепленное наследование этих признаков объясняется локализацией генов в одной хромосоме.

Скрещивание в сходных опытах самки-гибрида 1-го поколения с черным самцом с зачаточными крыльями дает четыре варианта особей (рис. 32, б). Они имеют сочетания признаков, которые образуются и при независимом наследовании, но количественное соотношение гибридов другое. Такой результат указывает на частичное сцепление наследуемых признаков, а нарушения сцепления объясняются кроссинговером. Сравнение результатов 2-го (гибрид F_1 в скрещивании представлен самкой) и 1-го (гибрид F_1 в скрещивании представлен самцом) опытов свидетельствует о возможности как частично сцепленного, так и полностью сцепленного наследования одной пары признаков. Это противоречие объясняется особенностью биологии плодовой мушки, которая заключается в отсутствии кроссинговера в гаметогенезе самцов. В примере, рассмотренном выше, число потомков с измененным соотношением признаков (такие особи называются кроссоверами) и, следовательно, контролирующих их аллелей, составляет 17%. Эта цифра указывает на относительное число гамет, в процессе образования которых произошел кроссинговер (кроссоверные гаметы). Другие сочетания генов плодовой мушки отличаются иной частотой кроссинговера. При постоянных условиях (температура, возраст самки и др.) для каждой пары генов одной хромосомы это значение постоянно. Так, по генам белых глаз и желтой окраски тела число кроссоверных гамет у дрозофилы составляет 1,5%, а по генам желтой окраски тела и зачаточных крыльев — 47%. При этом сила сцепления генов обратно пропорциональна расстоянию между ними в хромосоме (правило или закон Моргана).

Постоянство процента кроссинговера между генами используется как показатель относительного расстояния между ними и порядка взаиморасположения при составлении генетических карт хромосом. За единицу расстояния между генами принята морганида. Она соответствует дистанции, при которой кроссинговер происходит в 1% гамет. Процент кроссинговера для разных пар генов колеблется от долей единицы до пятидесяти, не превышая, однако, последнюю цифру. При расстоянии в 50 морганид и более признаки наследуются независимо, несмотря на то, что гены локализуются в одной хромосоме.

Основные положения хромосомной теории наследственности, сформулированной Т. Г. Морганом, заключаются в следующем.

1. Гены располагаются в хромосомах; различные хромосомы содержат неодинаковое число генов; набор генов каждой из негомологичных хромосом уникален.

2. Аллельные гены занимают определенные и идентичные локусы гомологичных хромосом.

3. В хромосоме гены располагаются в определенной последовательности по ее длине в линейном порядке.

4. Гены одной хромосомы образуют группу сцепления, благодаря чему имеет место сцепленное наследование некоторых признаков; сила сцепления находится в обратной зависимости от расстояния между генами.

5. Каждый биологический вид характеризуется специфичным набором хромосом — кариотипом.

Генетические закономерности, описываемые хромосомной теорией наследственности, соответствуют правилам сцепленного наследования признаков и вытекают из факта хромосомной локализации генов.

5.2.5. Генетическая система организма (генотип, геном)

Несмотря на дискретное генетическое определение отдельных признаков, в индивидуальном развитии воссоздается сбалансированный комплекс признаков и свойств, соответствующий типу морфофункциональной организации конкретного биологического вида. Закономерно возникают плазмодий малярийный, кедр ливанский, аскарида человеческая, слон индийский, человек разумный. Это достигается вследствие интеграции дискретных в структурном отношении единиц наследственности в целостную в функциональном плане систему — **г е н о т и п (г е н о м)**¹. Такая интеграция находит отражение в разнообразных взаимодействиях генов в процессе их функционирования.

Обычно генотип определяют как совокупность всех генов (более точно аллелей) организма. С учетом факта интеграции генотип представляется системой определенным образом взаимодействующих генов. Генные взаимодействия происходят на нескольких уровнях: непосредственно в генетическом материале клеток, между иРНК и образующимися полипептидами в процессе биосинтеза белка, между белками-ферментами одного метаболического цикла.

Взаимодействие генов на уровне продуктов функциональной активности (РНК или полипептидов) лежит в основе развития сложных признаков. Рассмотрим в качестве примера синдром Морриса. У больных, кариотип которых включает половые хромосомы X и Y, отмечается недоразвитие вторичных половых признаков мужского пола, которое зависит от продукции и взаимодействия на известной стадии онтогенеза двух факторов — мужского полового гормона и белка-рецептора, встраивающегося в клеточную оболочку и делающего клетки чувствительными к гормону. Синтез указанных факторов контролируется разными генами. У лиц с синдромом Морриса мужской половой гормон образуется своевременно и в требуемом количестве, но не синтезируется белок-рецептор. Таким образом, нормальное развитие сложного признака комплекса мужских вторичных половых признаков контролируется двумя генами, которые взаимодействуют на уровне продуктов их функциональной активности.

¹ Термином «генотип» обозначают совокупность аллелей (генов) диплоидного набора хромосом, а термином «геном» — гаплоидного.

В настоящее время для большинства признаков нельзя указать точно уровень взаимодействия тех генов, которые контролируют их развитие. Учитывая интерес практического врача прежде всего к закономерностям наследования признаков, ниже приводятся формы взаимодействия генов, которые изменяют наследование определенным образом. При этом уровень взаимодействия генов не оговаривается.

Выделяют взаимодействие аллельных и неаллельных генов. Основные формы взаимодействия аллельных генов рассмотрены выше. Они обуславливают доминантное, рецессивное, кодоминантное наследование признаков, явление неполного доминирования. При перечисленных формах доминирования результаты взаимодействия генов проявляются во всех соматических клетках организма. При такой форме взаимодействия как аллельное исключение в части клеток организма, гетерозиготного по данному локусу, активен один аллель, тогда как в других клетках другой. В качестве примера рассмотрим генетический контроль синтеза иммуноглобулинов — белков плазмы крови, которые обеспечивают в организме человека реакции иммунологической защиты. Они состоят из «тяжелых» и «легких» полипептидных цепей, которые синтезируются под генетическим контролем трех разных групп неаллельных генов. И «тяжелые», и «легкие» полипептиды образуются плазматическими клетками. При этом отдельные плазматические клетки синтезируют лишь по одному из возможных вариантов «тяжелых» и «легких» полипептидов глобулинов. Аллельное исключение увеличивает разнообразие признаков многоклеточного организма при идентичности генотипов соматических клеток. Механизм этого явления окончательно не установлен. Другим примером аллельного исключения является генетическая инактивация одной из X-хромосом женских особей. В мировой литературе описаны лишь единичные случаи заболевания женщин гемофилией. Вместе с тем матери — гетерозиготные носители аллеля гемофилии — передают его половине своих дочерей, которые нормальный аллель получают с X-хромосомой отца. Случайный характер инактивации путем гетерохроматизации приводит к выключению из функции в одних клетках материнской, а в других — отцовской X-хромосомы. Таким образом, всегда остаются клетки, которые несут нормальный аллель синтеза антигемофилического фактора в активном состоянии.

Одной из форм взаимодействия неаллельных генов является «э ф ф е к т п о л о ж е н и я». В нем участвуют гены одной хромосомы, занимающие близлежащие локусы. Он проявляется в изменчивости функциональной активности гена в зависимости от того, какой аллель находится в соседнем локусе. Так, эритроцитарные белки-антигены системы групп крови «резус»¹ (*Rh*) синтезируются в организме человека под контролем трех генов. Последние, судя по выраженному сцеплению между ними, располагаются в хромосоме на близком расстоянии друг от друга. Каждый из них имеет доминантный и

¹ Сейчас известно 14 систем групп крови человека, из которых наиболее известны АВ0.

Рис. 33. Эпистаз в наследовании окраски плодов у тыкв. Объяснение в тексте.

| | | Гаметы ♂ AaBb | | | | |
|---------------|----|---------------|------|------|------|--|
| | | AB | Ab | aB | ab | |
| Гаметы ♀ AaBb | AB | AABB | AABb | AaBB | AaBb | <div style="display: flex; flex-direction: column; gap: 5px;"> <div> белые</div> <div> желтые</div> <div> зеленые</div> </div> |
| | Ab | AABb | AAbb | AaBb | Aabb | |
| | aB | AaBB | AaBb | aaBB | aaBb | |
| | ab | AaBb | Aabb | aaBb | aabb | |

рецессивный аллели — D, C, E и d, c, e . Индивидуумы CDE/cDe и CDe/cDE генетически идентичны. Тем не менее у лиц с первой комбинацией аллелей образуется много антигена E и мало антигена C , у лиц со второй комбинацией аллелей наблюдается обратная картина, т. е. соседство аллеля C с аллелем E снижает его функциональную активность.

«Эффект положения» служит частным случаем большого класса генных взаимодействий, заключающихся в модулировании функции генов другими генами. К этому классу взаимодействия неаллельных генов относится также эпистаз, — подавление одного гена другим. Если эпистатическим действием обладает доминантный аллель, говорят о доминантном эпистазе. При рецессивном эпистазе такое действие проявляют рецессивные аллели в гомозиготном состоянии. Примером эпистаза служит наследование окраски плодов у некоторых тыкв. Указанный признак контролируется геном, представленным двумя аллелями: доминантным — желтой окраски (B) и рецессивным — зеленой окраски (b). Если в генотипе растения присутствует доминантный аллель (A) другого гена, то в присутствии любого из аллелей первого гена развивается белая окраска. Рассмотрим с помощью решетки Пеннета результаты скрещивания растений, дигетерозиготных по генам A и B (рис. 33). В отличие от обычного дигибридного скрещивания в данном случае наблюдается расщепление гибридов по признаку окраски плодов в отношении 12 (белые) : 3 (желтые) : 1 (зеленые). Это объясняется эпистатическим действием аллеля A (белая окраска) на аллели B (желтая окраска) и b (зеленая окраска).

Рецессивным эпистазом объясняется так называемый бомбейский феномен — необычное наследование антигенов системы групп крови АВО. В зависимости от наличия в организме определенных эритроцитарных антигенов все люди разделены на 4 группы (табл. 9).

Таблица 9. Группа крови системы АВО

| Группа крови | Эритроцитарный антиген | Аллели, присутствующие в генотипе |
|--------------|------------------------|-----------------------------------|
| I | O | $I^0 I^0$ |
| II | A | $I^A I^A$ или $I^A I^0$ |
| III | B | $I^B I^B$ или $I^B I^0$ |
| IV | AB | $I^A I^B$ |

Синтез антигенов контролируется аллельными генами I^A , I^B и I^0 . Аллели I^A и I^B кодоминантны. Необходимо подчеркнуть, что рассматриваемый ген имеет узкую норму реакции, в связи с чем его наличие в организме неизбежно вызывает синтез контролируемого им антигена. В приводимой родословной, иллюстрирующей «бомбейский феномен», обращает внимание женщина, унаследовавшая от матери аллель I^B , но имеющая 0 группу крови. На рис. 34 она отмечена стрелкой¹ (расшифровка символов, применяемых при составлении родословных, приведена на рис. 35). Активность аллеля I^B в данном случае блокируется редким рецессивным аллелем гена x в гомозиготном состоянии, который оказывает эпистатическое действие.

При эпистазе модулирующее действие заключается в подавлении одними генами функции других генов. Гены, оказывающие такой эффект, называются и н г и б и т о р а м и или с у п р е с с о р а м и. Гены, усиливающие функции других генов, называются интенсификаторами.

Еще одной формой взаимодействия неаллельных генов является к о м п л е м е н т а р н о с т ь. Она заключается в том, что развитие признака требует наличия в генотипе доминантных аллелей двух определенных генов. В присутствии доминантного аллеля лишь одного из них признак не воспроизводится. Так, мыши «агути», составляющие большинство в природных популяциях, имеют серую окраску шерстного покрова. Такая окраска развивается вследствие взаимодействия доминантных аллелей двух генов, один из которых (A) контролирует синтез пигмента. Рецессивные гомозиготы по этому локусу являются альбиносами. Другой ген (B) обеспечивает скопление пигмента преимущественно в основании и на конце волоса. Рецессивные гомозиготы по этому локусу характеризуются сплошным разделением пигмента по длине волоса. Воспользуемся решеткой Пеннета и рассмотрим скрещивание мышей, дигетерозиготных по генам A и B (рис. 36). Расщепление гибридов по признаку окраски шерстного покрова происходит в отношении 9 («агути») : 7 (3 с черной шерстью + 4 с белой шерстью). Таким образом, мыши «агути» действительно имеют генотипы $A—/B—$. В скрещиваниях мышей, гетерозиготных по рассматриваемым генам, возникают также «черные» и «белые» мыши с генотипами $A—/bb$ и $aa/B—$. Отбор в природных условиях благоприятствует окраске «агути», которая является покровительственной.

У человека комплементарным действием обладают гены пигментации волос. Ген M контролирует образование черного пигмента меланина и представлен тремя аллелями M^{Bk} , M^{Bw} и M^{Bd} . Первый аллель обуславливает синтез значительных, второй — промежуточных и третий — малых количеств пигмента. Последний аллель нельзя путать с аллелем альбинизма, локализующимся в другом локусе. У гомозигот по аллелю альбинизма пигмент вообще не образуется. Доминантный аллель (R_2) второго гена контролирует образование красного пигмента. Сочетания аллелей названных генов дают весь

¹ Здесь и далее римскими цифрами обозначены последовательные поколения, арабскими — потомки одного поколения.

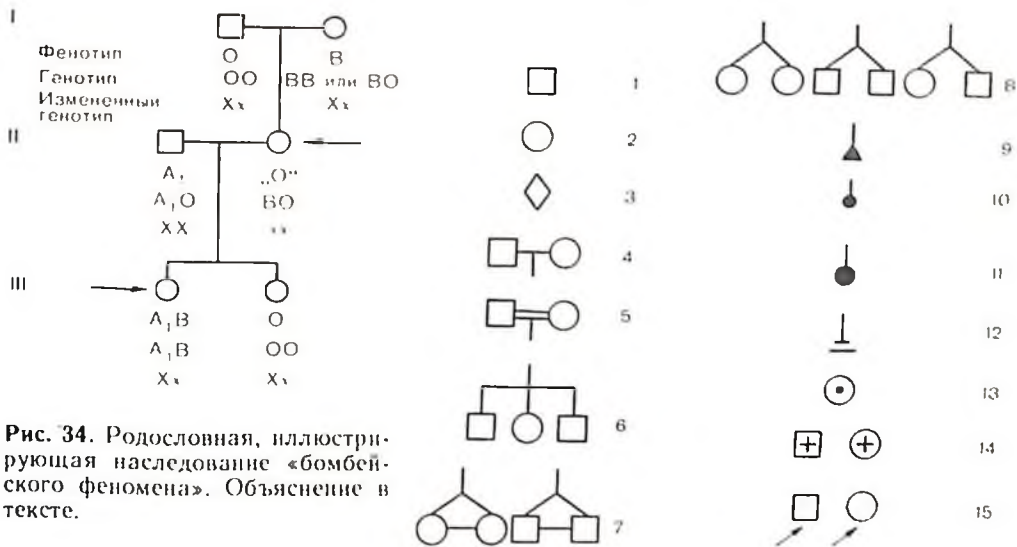


Рис. 34. Родословная, иллюстрирующая наследование «бомбейского феномена». Объяснение в тексте.

Рис. 35. Символы, используемые при составлении родословных.

1 — лицо мужского пола; 2 — лицо женского пола; 3 — пол неизвестен; 4 — брак; 5 — родственный брак; 6 — сибсы (братья, сестры); 7 — монозиготные близнецы; 8 — дизиготные близнецы; 9 — выкидыш; 10 — аборт; 11 — мертворожденный; 12 — бездетный брак; 13 — гетерозиготная носительница аллеля в X-хромосоме; 14 — умершие; 15 — пробанд (лицо, в родословной которого впервые обнаружен признак).

спектр окрасок волос, наблюдаемых у человека. Наряду с этим при некоторых комбинациях их появляются дополнительные признаки, такие как лоснящиеся или глянцевитые волосы (рис. 37).

Результатом рассмотренных форм взаимодействия аллельных и неаллельных генов служат стереотипные варианты наследования признаков, которые легко выявляются гибридологическим методом. Появляется все больше доказательств тому, что кроме таких форм взаимодействия генов имеется зависимость функциональных проявлений любого гена от особенностей генотипа в целом. По-видимому, каждый ген обладает в той или иной мере свойством плейотропии, т. е., кроме генетического контроля развития определенного признака, он оказывает модулирующее влияние на другие гены и сам испытывает аналогичные влияния со стороны последних.

Широту генных взаимодействий необходимо учитывать при анализе генетических явлений. Показателем зависимости функционирования наследственных задатков от характеристик генотипа служит экспрессивность и пенетрантность генов. Экспрессивность заключается в изменчивости количественного выражения признака у разных особей — носителей соответствующего аллеля. Из рис. 38 видно, что большинство организмов-носителей имеет среднюю степень развития признака. В направлении меньших и больших значений относительное число особей снижается. Под пенетрантностью понимают способность гена обеспечить развитие признака до такой степени, когда его удастся обнаружить с помощью имеющихся методов обследования (рис. 38). Пенетрантность измеряется процентом организмов, имеющих

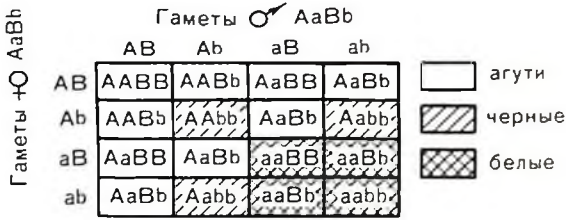


Рис. 36. Комплементарное действие генов в наследовании окраски шерстного покрова мышей. Объяснение в тексте.

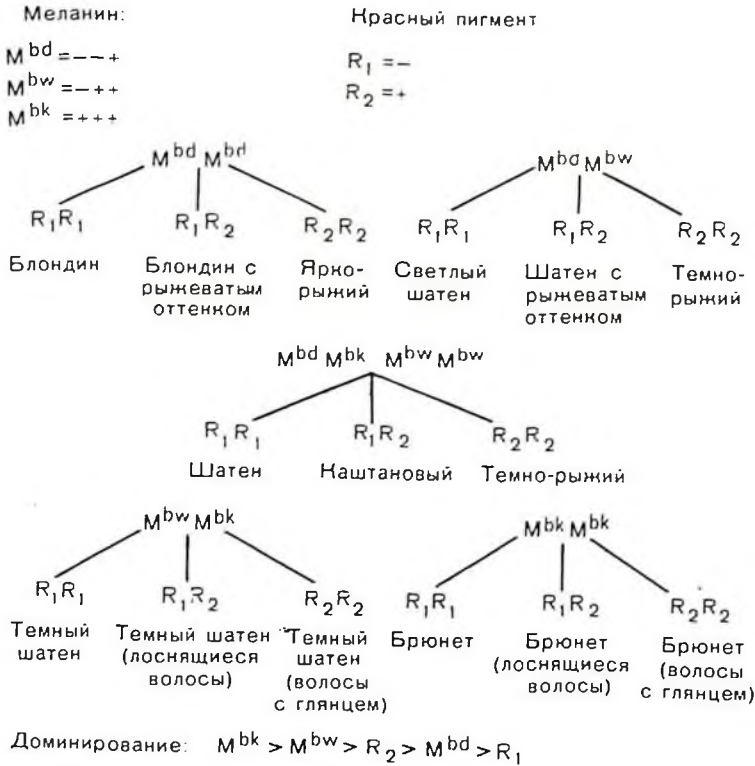


Рис. 37. Комплементарное действие генов у человека. Объяснение в тексте.



Рис. 38. Экспрессивность и пенетрантность генов.

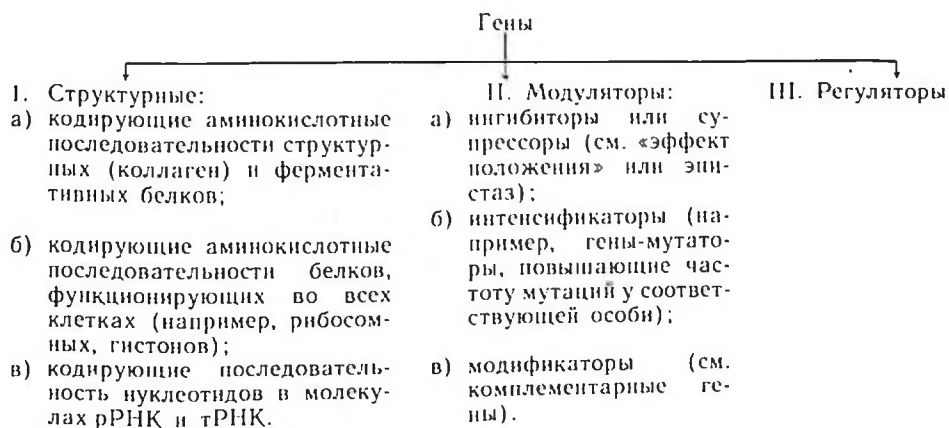
а — часть популяции, в которой признак не обнаруживается; б — группа лиц из данной популяции с выраженностью признака на грани разрешающей способности методов его обнаружения; в — группа лиц из данной популяции, имеющих признак, выраженный в разной степени.

в фенотипе признак, от общего количества обследованных носителей соответствующего аллеля. Экспрессивность и пенетрантность отражают зависимость функции гена от особенностей генотипа и проявляются в процессе развития признака. Следовательно, в основе этих генетических явлений может лежать колебание активности самих генов, характер взаимодействия продуктов генной активности, особое сочетание условий среды в онтогенезе организма.

5.2.6. Функционально-генетическая классификация генов

Существует несколько классификаций генов. Некоторые из них, например подразделение на аллельные и неаллельные гены, были приведены ранее. К другим мы обратимся в дальнейшем (например, выделение летальных и полuletальных генов). Характеристики гена как единицы функции наследственного материала и системный принцип организации генотипа отражены в функционально-генетической классификации наследственных задатков, приведенной на схеме 2.

С х е м а 2



Структурными называются гены, контролирующие развитие конкретных признаков. Продуктом первичной активности гена является либо иРНК и далее полипептид, либо рРНК и тРНК. Таким образом, структурные гены содержат информацию об аминокислотных или нуклеотидных последовательностях макромолекул. Структурные гены трех подгрупп, приведенных в классификации, отличаются степенью плейотропного действия, причем выраженная плейотропия отличает гены второй и третьей подгрупп, которые активно функционируют во всех клетках. При их мутациях наблюдаются разнообразные и обширные нарушения развития организма. Неслучайно поэтому эти гены представлены в генотипе в количестве нескольких десятков копий и образованы среднеповторяющимися последовательностями ДНК.

Гены-модуляторы смещают в ту или иную сторону процесс развития признака или другие генетические явления, например

частоту мутирования структурных генов. Часть структурных генов выполняет одновременно и роль модуляторов (см. пример «эффекта положения»). Другие гены-модуляторы, по-видимому, лишены каких-либо иных генетических функций. Появление таких генов в эволюции имело большое значение. Благодаря плейотропному действию многие структурные гены, наряду с благоприятным и необходимым для нормального развития организма действием, оказывают и нежелательные эффекты, которые снижают жизнеспособность особи. Неблагоприятное действие их ослабляется генами-модуляторами.

К регуляторным относятся гены, координирующие активность структурных генов, контролирующие время включения различных локусов в процессе индивидуального развития в зависимости от типа клеток многоклеточного организма, а также от состояния среды.

5.2.7. Полигенная наследственность

Из изложенного выше следует, что наследование многих признаков зависит от передачи потомку дискретных единиц-генов, т. е. является **моногонным**. Однако еще Г. Мендель обнаружил, что изменчивость окраски цветов гороха можно объяснить лишь одновременным контролем этого признака несколькими наследственными задатками. Позже был описан феномен полигенной наследственности или полимерии. Он заключается в том, что два или более генов в виде своих доминантных аллелей содружественно и в одинаковой степени контролируют развитие одного признака. Такие гены называются **множественными**, **полимерными** или **полигенами** и обозначаются одной буквой латинского алфавита с цифровыми индексами. Полигенное наследование наблюдается при скрещивании гибридов 1-го поколения, полученных от скрещивания пшениц с красными и белыми зернами (рис. 39). Указанный признак контролируется двумя генами, доминантные аллели которых (A_1 и A_2) обеспечивают синтез пигмента. Гибриды 2-го поколения расщепляются на растения с пигментированными и непигментированными зернами в отношении 15:1. При этом пигментированные зерна отличаются у разных гибридов по интенсивности окраски, которая варьирует от темно-красной через промежуточные оттенки до бледно-розовой. По интенсивности красной окраски зерна разных гибридов образуют непрерывный ряд. Максимальная интенсивность окраски наблюдается у доминантных дигомозигот ($A_1A_1A_2A_2$), а минимальная — у растений, в генотипе которых имеется один из доминантных аллелей рассматриваемых генов — $A_1a_1a_2a_2$ или $a_1a_1A_2a_2$.

Полимерия представляет форму взаимодействия неаллельных генов, важной особенностью ее является аддитивность (суммирование) влияния на развитие признака. Благодаря этому полигены представляют эффективный механизм генетического контроля развития количественных признаков. При моногенном наследовании признака возможны 3 варианта «дозы» гена в генотипе — AA , Aa и aa . При полигенном определении в генотипе диплоидного организма «собирается» 4 и более

«доз». Суммирование действия и варьирование количества доминантных аллелей полигенов обеспечивает непрерывное изменение количественного признака.

Рассмотрим следующий пример (рис. 40). Пигментация кожных покровов зависит от образования в организме человека меланина и контролируется моногенно. Доминантный аллель обуславливает синтез пигмента особыми клетками, тогда как рецессивные гомозиготы являются альбиносами. Генетический контроль количества образуемого меланина осуществляется независимо четырьмя полимерными генами¹. При наличии доминантных аллелей этих генов синтезируется много пигмента, а рецессивных — мало. Неальбиносы как африканцы, так и представители кавказской (европеоидной) расы имеют в генотипах аллели синтеза меланина, поэтому кожа и тех и других пигментирована.

Интенсивность пигментации зависит от количества образуемого пигмента. Она максимальна у африканцев, которые являются доминантными тетрагомозиготами, и минимальна у европеоидов — рецессивных тетрагомозигот по соответствующим локусам. В связи с вышеизложенным в браках африкан-



Рис. 39. Полигенное наследование интенсивности окраски зерен пшеницы. Объяснение в тексте.

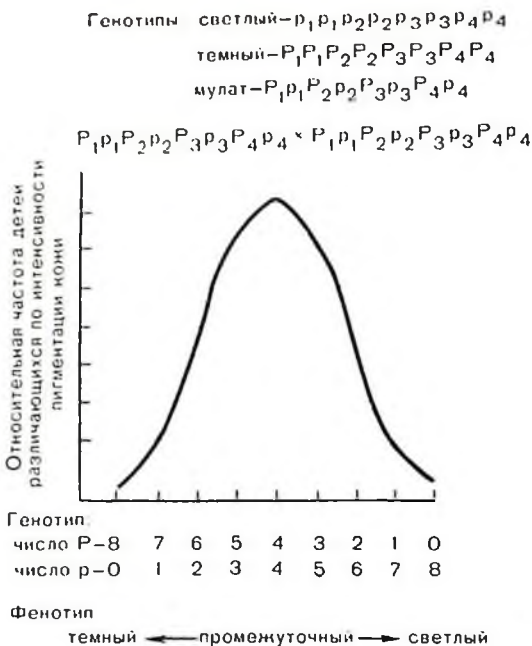


Рис. 40. Полигенное наследование интенсивности пигментации кожи человека. Объяснение в тексте.

¹ В литературе есть указание на то, что этот признак контролирует 3, 5 и более локусов.

P_1 — P_4 — доминантные, p_1 — p_4 — рецессивные аллели генов, контролирующих интенсивность пигментации кожи.

цев и представителей европеоидной расы рождаются мулаты — тетрагетерозиготы по полигенам синтеза меланина, имеющие по сравнению с родителями промежуточные значения интенсивности пигментации кожных покровов.

Благодаря независимому комбинированию аллелей четырех полимерных генов количество доминантных аллелей в генотипах детей в браках мулатов варьирует в диапазоне от 0 до 8. В таких браках рождаются дети с пигментацией кожи от максимально светлой до максимально темной. При этом вероятность появления крайних вариантов пигментации наименьшая, а варианта, близкого к родительскому, — наибольшая.

В приведенном примере обращает внимание то, что развитие некоторых признаков находится под двойным генетическим контролем. Воспроизведение в потомке определенного свойства, качественной характеристики организма контролируется моногенно, тогда как степень развития этого свойства (количественная характеристика) контролируется полигенно. Таким образом, моно- и полигенная наследственность дополняют друг друга. Подобно генам менделирующих признаков полигены включены в единую систему генотипа и участвуют в разнообразных генных взаимодействиях.

Полигенное наследование отличается следующими типичными чертами:

- 1) изменчивость количественных признаков зависит от варьирования числа доминантных аллелей полимерных генов у отдельных особей;
- 2) мерой изменчивости таких признаков является амплитуда варьирования;
- 3) пределы колебаний степени выраженности количественного признака находятся под генетическим контролем;
- 4) амплитуда колебаний тем значительней, чем больше локусов образуют полиген.

Полимерное наследование характерно для таких признаков человека, как рост, масса тела, телосложение, умственные способности.

Полигенно в типичных случаях наследуются количественные признаки. Имеются примеры полигенного наследования формально качественных признаков, например формы стручка у пастушьей сумки. Определенная форма биологической структуры возникает обычно вследствие неравномерного роста ее частей. Возможно, что наблюдаемая форма стручка возникает благодаря полигенному генетическому контролю количественных показателей роста.

5.2.8. Наследственность и наследование.

Типы и варианты наследования признаков

Термины «наследственность» и «наследование» не являются синонимами. Под наследственностью понимается совокупность генетических механизмов, которые обеспечивают структурно-функциональную преемственность организмов в ряду поколений. Эти механизмы вытекают из принципов организации наследственного

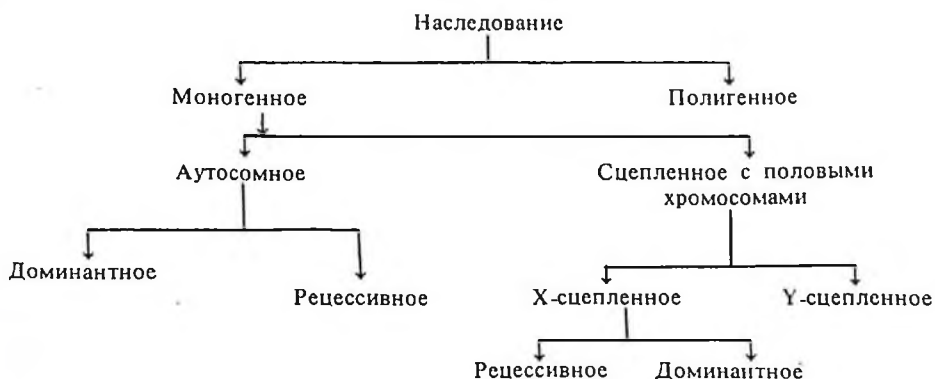
материала на генном, хромосомном и геномном уровнях, а также закономерностей поведения генов в процессе гаметогенеза и размножения. Под наследованием понимают процесс воспроизведения в последовательных поколениях общего плана структурно-функциональной организации и отдельных признаков у особей конкретного биологического вида. Наследование — это внешнее выражение наследственности в том смысле, что механизмы наследственности обуславливают правила (закономерности) наследования. Это хорошо иллюстрируют результаты исследований Г. Менделя, который в своих опытах наблюдал внешние проявления генетической связи между растениями разных поколений и сформулировал три правила независимого наследования признаков. От правил он пришел к формулировке законов наследственности, в которых отразил закономерности организации и динамики генетического материала — дискретность и аллельное состояние генов, генетическая «чистота» гамет и т. д. Правильное отношение к понятиям «наследственность» и «наследование» особенно важно для врача, так как в повседневной практике он первоначально встречается с проявлениями наследования. Обратив внимание на определенный признак пациента, врач сравнивает его состояние с таковым у родителей и детей больного. На этапе диагноза наследственного заболевания и прогноза развития нежелательного признака в потомстве врач обращается к механизмам наследственности.

Выделяют несколько основных типов наследования признаков, каждый из которых имеет варианты.

Учитывая особенности генетического контроля качественных и количественных признаков, в отношении отдельных признаков различают моногенное и полигенное наследование (схема 3, а), о которых шла

С х е м а 3

а



б



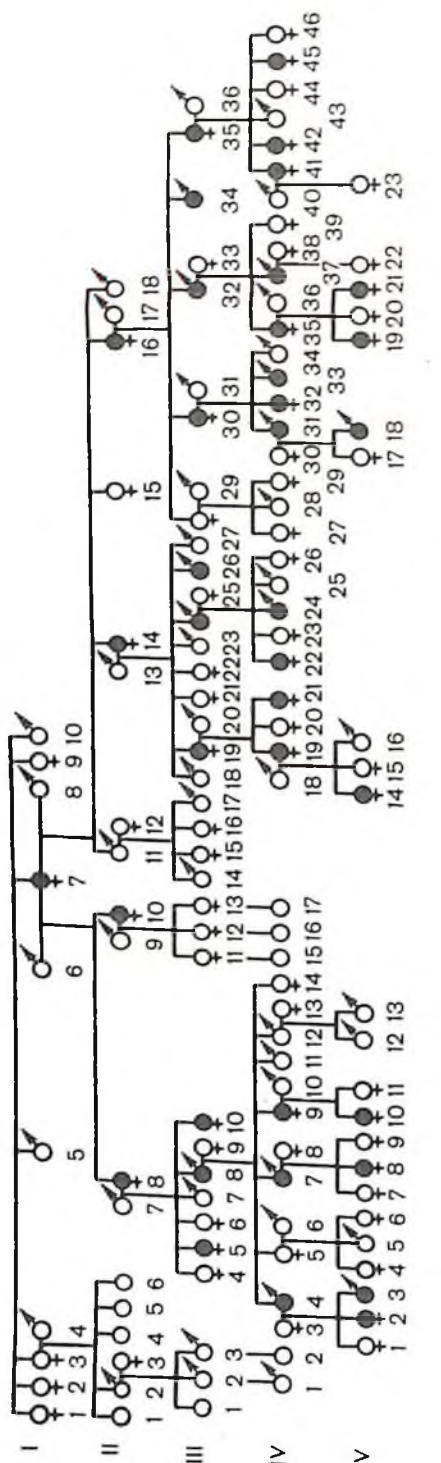


Рис. 41. Аутосомно-доминантное наследование признака «шерстистых волос».

речь ранее. Моногенное наследование бывает аутосомным или сцепленным с полом. Аутосомное и сцепленное с X-хромосомой наследование может быть доминантным и рецессивным. Названные типы и варианты соответствуют правилам наследования отдельно взятых менделирующих признаков. Закономерности соотносительного наследования нескольких признаков описываются такими типами, как независимое, частично сцепленное и полностью сцепленное наследование (схема 3, б).

Типы и варианты наследования, свойственные другим организмам, обнаружены и у человека и могут быть проиллюстрированы родословными людей. Аутосомно-доминантный вариант наследования обуславливается передачей в ряду поколений доминантного аллеля гена, локализуемого в аутосоме, для которого характерны определенные черты, проявляющиеся в родословных:

- 1) при достаточном числе потомков признак обнаруживается в каждом поколении;
- 2) редкий признак наследуется примерно половиной детей;
- 3) потомки мужского и женского пола наследуют признак одинаково часто;
- 4) оба родителя в равной мере передают признак детям. Отмеченные черты характеризуют, например, наследование признака «шерстистых волос» появившихся несколько поколений тому назад в одной из норвежских семей (рис. 41).

Аутосомно-рецессивный вариант наследования обуславливается передачей в ряду поколений рецессивного аллеля гена, локализуемого в аутосоме. Типичные черты этого варианта, выявляемые путем анализа родословных, сводятся к следующему:

- 1) даже при достаточном числе потомков признак может отсутствовать в поколении детей, но появляется в поколении внуков;
- 2) признак может развиться у детей при отсутствии его у обоих родителей; среди детей, рождаемых в таких семьях, признак обнаруживается в 25% случаев;
- 3) признак наследуется всеми детьми, если оба родителя имеют его;
- 4) признак развивается у 50% детей, если он обнаруживается у одного супруга;
- 5) признак наследуется потомками мужского и женского пола одинаково часто.

Перечисленные особенности проявляются в исследовании альбинизма (рис. 42).

Особенностью аутосомно-доминантного наследования при неполном доминировании и кодоминировании служит менее выраженное развитие признака у потомков — гетерозигот по сравнению с доминантными гомозиготами. Так, изменения скелета у лиц с доминантным аллелем брахидактилии (короткопалость) более выражены у гомозигот, чем у гетерозигот. У людей, гетерозиготных по локусу синтеза β -полипептида гемоглобина (*HbA/HbS*), содержание нормального гемоглобина составляет 55—75%.

Особенности вариантов наследования признаков, сцепленных с полом¹, отражают факт локализации соответствующих генов в половых хромосомах X и Y. Напомним, что эти хромосомы за редким исключением не имеют гомологичных локусов (рис. 43), поэтому по большинству генов X-хромосомы клетки мужского организма гемизиготны.

Вариант наследования при локализации гена в Y-хромосоме (голандрическое наследование) отличается прямой передачей признака от отца всем сыновьям и соответствующим обнаружением этого признака в каждом поколении у потомков мужского пола. Такое наследование иллюстрирует родословная, приведенная на рис. 44. В настоящее время неизвестны признаки, для которых голандрическое наследование было бы доказано безоговорочно. Можно думать, что так наследуется признак «волосатых ушей» (гипертрихоз края ушной раковины), который проявляется в том, что в юношеском возрасте на ушной раковине вырастает пучок длинных жестких волос.* Описана родословная, согласно которой мужчины пяти поколений имели этот признак.

Особенности варианта наследования, сцепленного с полом, при локализации гена в X-хромосоме зависят от гемизиготности соответствующих локусов у мужчин и функционально-генетической

¹ Наследование, сцепленное с полом, необходимо отличать от наследования, ограниченного полом. Последнее обуславливается генами аутосом, но возможность развития признака зависит от пола организма. Примером такого признака служит тембр голоса: баритон и бас наблюдаются только у мужчин.

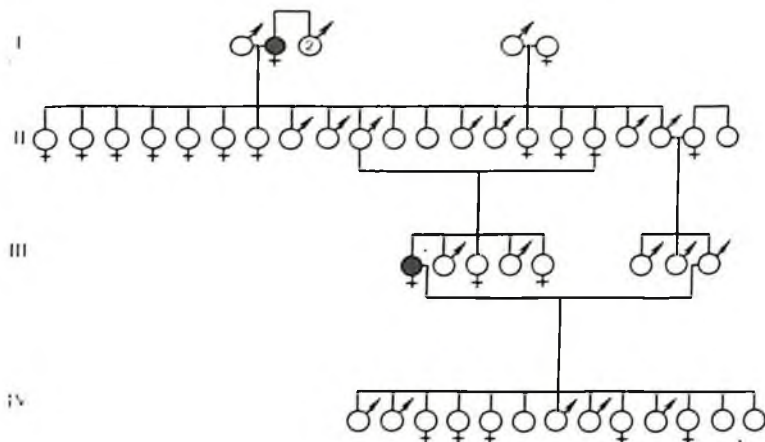


Рис. 42. Аутосомно-рецессивное наследование признака альбинизма.

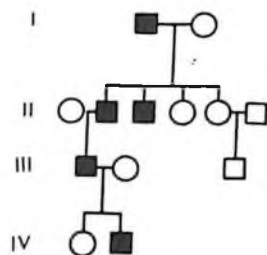
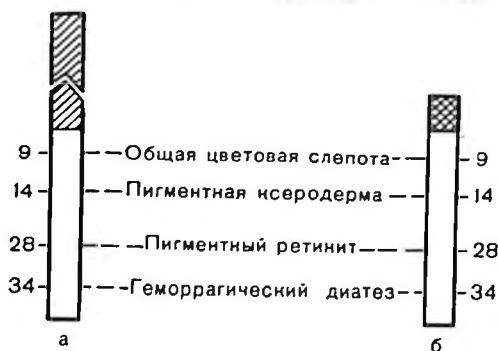


Рис. 43. Схема гомологичных и негомологичных локусов половых хромосом человека. а — X-хромосома: заштрихованы локусы, отсутствующие в хромосоме Y (красно-зеленая слепота, гемофилия, атрофия зрительного нерва); б — Y-хромосома: заштрихованы локусы, отсутствующие в X-хромосоме (перепонки между пальцами, «волосатые уши»). Незаштрихованные участки хромосом соответствуют гомологичным локусам. Цифры указывают расстояние данного локуса от локуса, определяющего пол (в морганидах).

Рис. 44. Гипотетическая родословная наследования признака, сцепленного с Y-хромосомой.

инактивации одной из X-хромосом у женщин. Если признак рецессивен, этот вариант наследования характеризуется следующими чертами: 1) мужчины наследуют этот признак чаще, чем женщины; 2) девочки наследуют такой признак только от отца; 3) в браках, где оба супруга лишены признака, могут родиться дети, имеющие его, при этом он наследуется 50% сыновей; 4) прослеживается тенденция к чередованию поколений с большим или меньшим числом мужчин, имеющих признак. Отмеченные особенности рецессивного наследования, сцепленного с X-хромосомой, иллюстрирует родословная по гемофилии (рис. 45). Если признак доминантный, вариант X-сцепленного наследования отличается следующими чертами: 1) женщины наследуют признак чаще, чем мужчины;

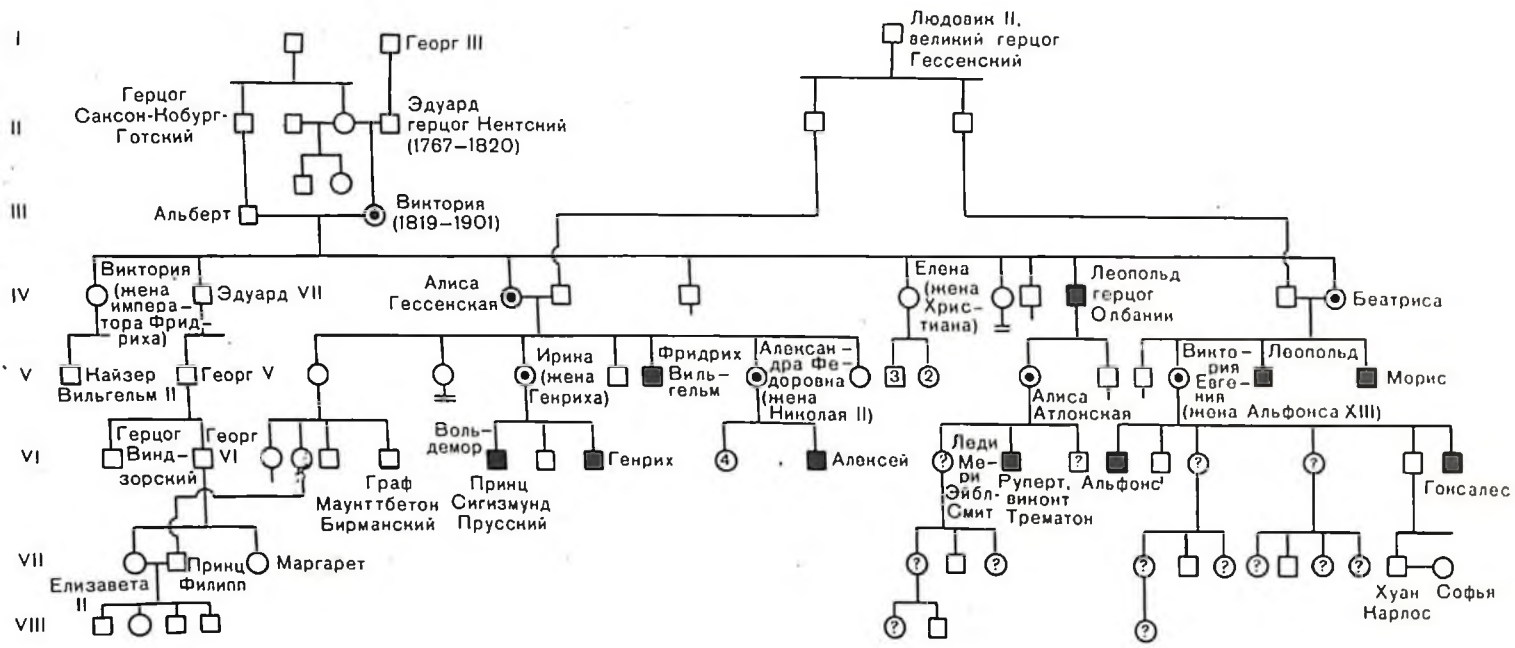


Рис. 45. Наследование рецессивного признака, сцепленного с X-хромосомой (гемофилия). Родословная английской королевы Виктории.

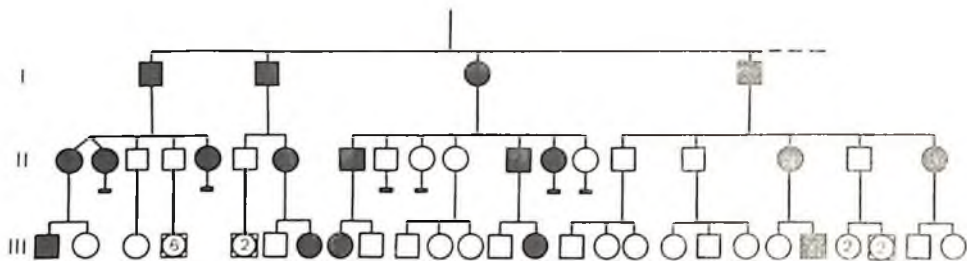


Рис. 46. Наследование доминантного признака, сцепленного с X-хромосомой (рахит, не поддающийся лечению витамином D).

2) если признак есть лишь у супруги, его наследуют либо все дети (мать гомозиготна), либо половина детей безотносительно к их полу (мать гетерозиготна); 3) если признак наблюдается лишь у супруга, он наследуется всеми детьми женского пола. Описанные особенности имеют место в наследовании таких признаков, как «рахит, не поддающийся лечению витамином D» и «коричневая эмаль зубов» (рис. 46).

В табл. 10 приведено абсолютное число менделирующих признаков человека, для которых к 1975 г. был установлен вариант наследования. В скобках указано количество признаков, для которых вариант наследования предполагается. Значительное их число объясняется объективными трудностями выявления типа и варианта наследования. Характерные для каждого варианта черты воспроизводятся в полном объеме и достаточно отчетливо лишь в типичных случаях.

Таблица 10. Менделирующие признаки у человека

| Фенотипы | Число описанных фенотипов соответствующего варианта наследования |
|---------------------------|--|
| Аутосомно-доминантные | 583 (+ 635) |
| Аутосомно-рецессивные | 466 (+ 481) |
| Сцепленные с X-хромосомой | 93 (+ 78) |
| Всего | 1142 (+ 1194) 2336 |

Неполное доминирование, меняющаяся экспрессивность и неполная пенетрантность аллеля, зависимость развития признака от гормонального фона, возраста организма и действие факторов окружающей среды способны затуманивать картину.

Дополнительные трудности в определении варианта наследования вносят генокопии — случаи, когда одно и то же состояние признака развивается под контролем разных генов. Так, фенилкетонурия возникает при дефиците синтеза как фенилаланин-гидроксилазы, так

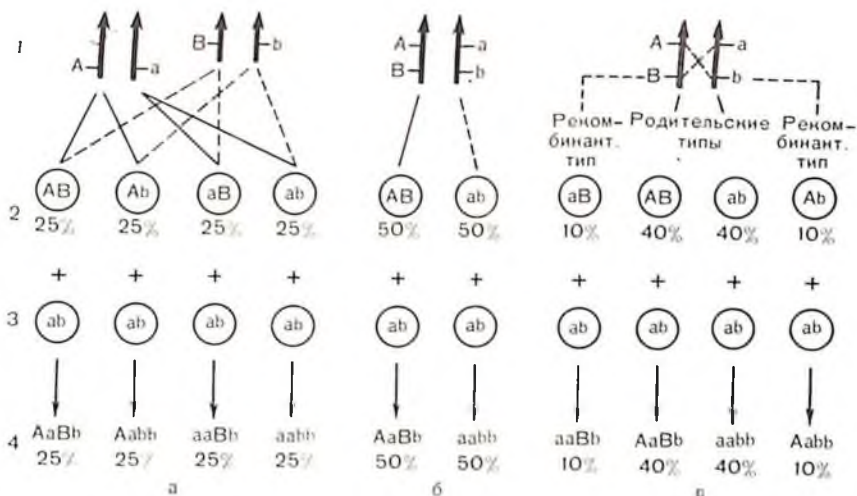


Рис. 47. Схема независимого, полностью и частично сцепленного наследования признаков при дигибридном скрещивании.

а — независимое, б — полностью, в — частично сцепленное наследование признаков А и В; 1 — гены признаков А и В располагаются в негомологичных (а) хромосомах или на разном расстоянии в одной хромосоме (б, в); 2 — частота образования гамет с разным составом аллелей (в процентах); 3 — анализирующее скрещивание с особью, образующей один тип гамет; 4 — соотношение потомков с разными генотипами, рождающихся в результате анализирующего скрещивания.

и других ферментов, например дегидроптеридинредуктазы и, возможно, дегидрофолатредуктазы.

На схеме 3,б дана классификация основных типов соотносительного наследования признаков.

Независимое наследование отличается случайным комбинированием признаков родителей у потомков. Оно свойственно признакам, которые контролируются генами из негомологичных хромосом, а также находящимися в одной хромосоме на расстоянии более 50 морганид. У человека независимо наследуются, например, способность ощущать вкус фенилтиомочевины и выделение в слюну эритроцитарных антигенов системы групп крови АВ0. При полностью сцепленном наследовании соответствующие признаки родителя развиваются у потомка всегда одним блоком. Так наследуются признаки, контролируемые генами из одной хромосомы, которые расположены настолько близко, что это исключает кроссинговер. Полностью сцепленное наследование наблюдается для таких признаков, как синтез полипептидов β - и δ -гемоглобина человека. При частично сцепленном наследовании соответствующие признаки родителей воспроизводятся у части потомков совместно, а у части — независимо. Такое наследование наблюдается для генов одной группы сцепления, расстояние между которыми в хромосоме допускает регулярный кроссинговер. Так, у человека гены, контролирующие выделение в слюну антигенов системы групп крови АВ0 и системы Lutheran, расположены в одной хромосоме на расстоянии 15 морганид. Эти признаки наследуются по частично сцепленному типу.

Рис. 47 поясняет хромосомные механизмы независимого, полностью сцепленного и частично сцепленного соотносительного наследования признаков.

5.2.9. Фенотип организма.

Факторы, определяющие развитие фенотипа

Совокупность признаков и свойств особи составляет ее фенотип. Фенотип складывается в процессе индивидуального развития. Он соответствует тому типу структурно-функциональной организации, который свойствен данному биологическому виду. Фенотип развивается в соответствии с наследственной информацией, которая содержится в генотипе. При этом отдельные гены обуславливают лишь возможность развития признаков. Эта возможность осуществляется при наличии подходящих условий внешней среды. Внешняя среда включает всю совокупность негенетических (т. е. не связанных непосредственно с наследственным материалом) факторов, действующих на организм в процессе его развития и жизнедеятельности. В зависимости от изменений внешней среды состояние сложных признаков варьирует от организма к организму. Такие вариации называются модификациями. Они имеют приспособительное значение, а диапазон модификаций каждого признака находится под генетическим контролем. Так, пределы изменения количества эритроцитов в периферической крови человека в зависимости от величины парциального давления кислорода в воздухе ограничены генетически. То или иное значение количества красных кровяных клеток в пределах возможных колебаний зависит от высоты местности над уровнем моря.

Взаимодействие генов и факторов окружающей среды составляет основу развития как отдельных признаков, так и фенотипа в целом. Это нашло отражение в таком генетическом понятии, как «норма реакции» — специфический способ реагирования организма на изменения внешней среды. Она зависит от видовых характеристик и индивидуальных особенностей генотипа. По-другому норму реакции определяют как весь спектр путей развития, которые возможны у носителя конкретного генотипа в любой среде, совместимой с жизнью. По отношению к разным признакам «норма реакции» бывает узкой и широкой. В первом случае одинаковое состояние признака возникает в широком спектре колебаний факторов среды. Во втором — признак отличается значительной изменчивостью в зависимости от параметров внешней среды. В качестве примера приведем соответственно систему групп крови АВО и рост индивидуума. Рис. 48 дает представление о диапазоне варьирования степени развития признаков с узкой и широкой нормой реакции в зависимости от генотипа.

Сходные состояния некоторых признаков возникают у одних особей благодаря наличию в генотипе определенного аллеля, а у других — в результате особого сочетания внешних факторов. Изменения фенотипа, сходные с изменениями генетической природы, но вызванные факторами внешней среды, называются фенотипами. Так, у женщин,

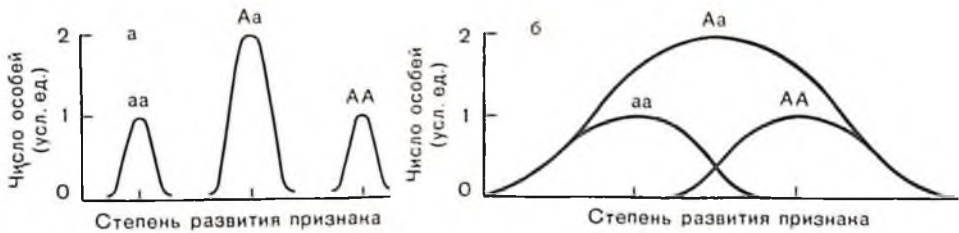


Рис. 48. Степень развития признака у гомо- и гетерозиготных организмов.
 а — узкая, б — широкая норма реакции гена; aa и AA — гомозиготы; Aa — гетерозигота.

перенесших на ранних сроках беременности краснуху, нередко рождаются дети с врожденной катарактой (помутнение хрусталика), не отличимой от наследственной катаракты.

К основным факторам, от которых зависит фенотип организма, относятся гены с присущими им свойствами, разного рода генные взаимодействия и параметры внешней среды, в которой осуществляется развитие. Проиллюстрируем действие этих факторов на примере развития признака пола¹. У раздельнополых организмов среди новорожденных соотношение числа особей мужского и женского пола близко 1:1 (табл. 11).

Таблица 11. Соотношение полов* у некоторых раздельнополых организмов при рождении и в последующие возрастные периоды (для человека)

| Вид организма, возрастной период | На 100 особей женского пола приходится особей мужского пола |
|----------------------------------|---|
| Голубь | 100 |
| Курица | 98 |
| Утка | 100 |
| Осел | 98 |
| Лошадь | 104 |
| Человек: | 106 |
| новорожденные | 103 |
| дети | 100 |
| юноши | 85 |
| 50 лет | 50 |
| 80 лет | |

*Различают первичное соотношение полов, определяемое генетически на уровне зигот. Вторичное соотношение полов регистрируется на момент рождения, а третичное — в период половой зрелости. На уровне зигот соотношение мужского и женского вариантов у человека составляет 125—135:100.

У людей в среднем на каждые 100 девочек рождается 106 мальчиков. Это соотношение закономерно изменяется в последующие возрастные периоды. Предположительно, отношение особей по полу, близкое к единице, обеспечивает максимальную вероятность встречи самки и самца, передачу более разнообразной наследственной информации потомкам, поддержание оптимальной численности организмов в попу-

¹ В данном случае целесообразно рассматривать пол как отдельный, хотя и сложный признак.

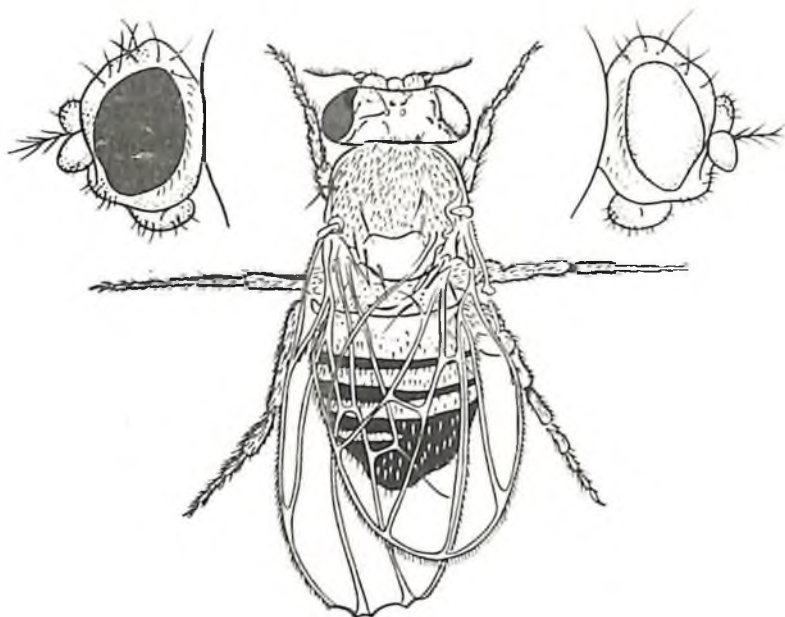


Рис. 49. Латеральный гинандроморф плодовой мухи, гетерозиготной по локусу окраски глаз, размещающемуся в X-хромосоме. Левая половина тела женского типа, правая — мужского; левый глаз красный (генотип XX), правый — белый (генотип XY).

ляциях. Некоторые биологические виды характеризуются в репродуктивном возрасте существенно измененными значениями этого отношения, что зависит от особенностей их экологии. Известны, например, безсамцовые линии божьих коровок. Причина, по-видимому, заключается в биологической несовместимости цитоплазмы яйцеклетки и генома спермия, если он содержит Y-хромосому.

Закономерное воспроизведение из поколения в поколение расщепления в отношении 1:1 указывает на генетический контроль развития признака пола. Наблюдаемое расщепление типично для скрещивания типа $Aa \times aa$, при котором один родитель гетерозиготный, а другой — гомозиготный. Наблюдения цитологов, обнаруживших наряду с аутосомами половые хромосомы, вскрыли хромосомный механизм генотипического определения пола, который объясняет такое расщепление.

У животных открыты 4 основных варианта этого механизма: 1) один из полов имеет пару разных половых хромосом (XY), а второй — одну половую хромосому (XO); 2) один из полов имеет одинаковые хромосомы (XX), тогда как другой — разные (XY); 3) развитие по женскому или мужскому типу зависит от соотношения количества X-хромосом и числа наборов аутосом (A); комбинация $XX + 2A$ дает женский фенотип, $XY + 2A$ — мужской; 4) один пол (самки) первично диплоидный, а противоположный ему — первично гаплоидный.

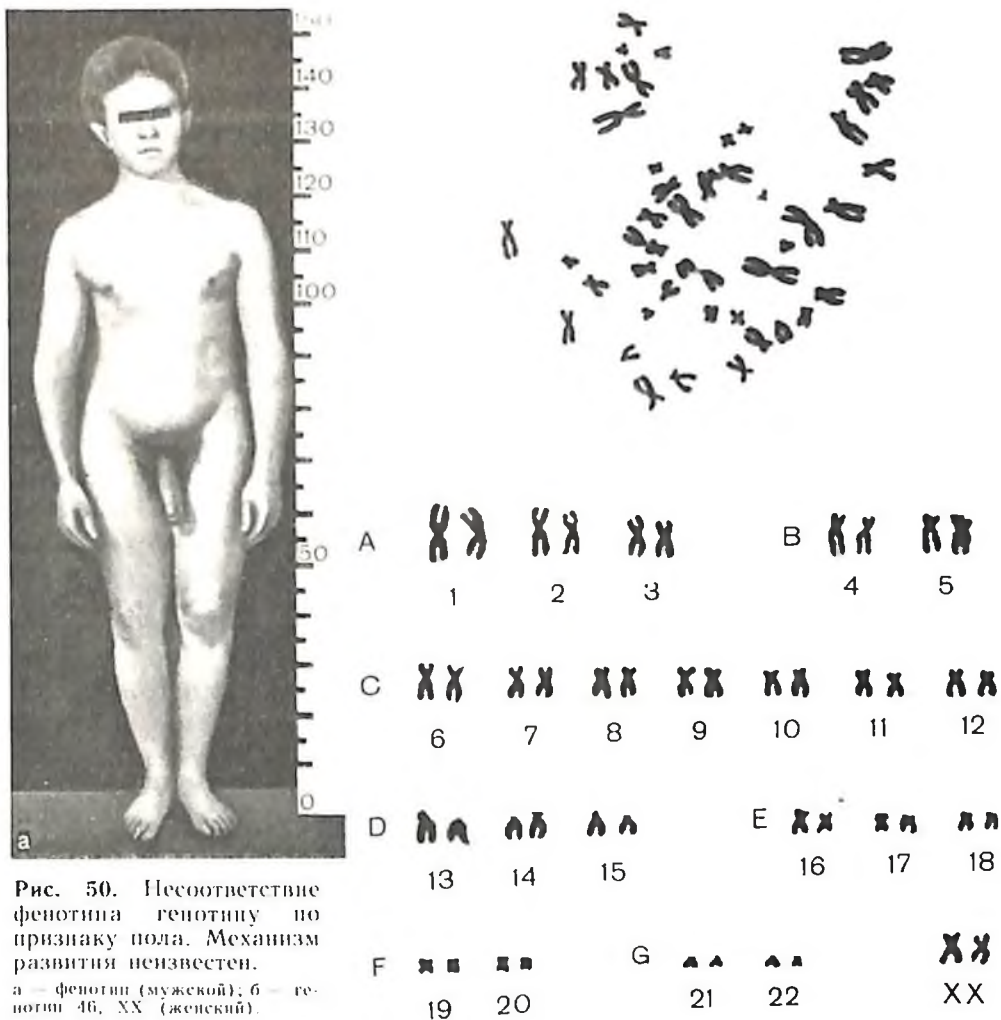


Рис. 50. Несоответствие фенотипа генотипу по признаку пола. Механизм развития неизвестен.
 а — фенотип (мужской); б — генотип 46, XX (женский).

б

Первый вариант хромосомного механизма определения пола описан у клопов рода *Protenor*, второй — у многих видов животных и человека, третий — у плодовой мушки дрозофилы, четвертый — у некоторых насекомых, например пчел. У парамеций обнаружен моногенный механизм определения пола.

Эффективность генетического контроля развития пола подтверждается наличием в природе г и н а н д р о м о р ф о в. Это животные, у которых одна часть тела, включая половые железы, женского, а другая — мужского типа. На рис. 49 изображена плодовая мушка, являющаяся латеральным гинандроморфом. Такие особи возникают в случае утраты клетками правой половины тела одной X-хромосомы в



Рис. 51. Несоответствие фенотипа генотипу по признаку пола при синдроме Морриса.
а — фенотип (женский);

процессе индивидуального развития, что сдвигает соотношение количества X-хромосом и наборов аутосом в сторону мужского типа. Клетки левой половины тела сохраняют обе X-хромосомы. Известны, однако, примеры отклонения фенотипа организма в сторону противоположного пола, несмотря на комбинацию половых хромосом (рис. 50, 51). Лишь у части индивидуумов с истинным гермафродитизмом обнаруживается мозаицизм по половым хромосомам (табл. 12).

Описаны случаи закономерной смены пола особи в жизненном цикле. Так, брюхоногий моллюск *Crepidula plana* последовательно проходит стадии самца, гермафродита и самки. Если развитие происходит в отсутствие самок, первая стадия укорачивается. Тихоокеанские рыбы *Labroides dimidiatus* обитают группами из нескольких самок и одного самца. Если самец погибает, то у наиболее активной самки (α -самки) происходит полная реверсия пола, включающая развитие функционально полноценных семенников. Наблюдения из практики животноводства и результаты некоторых экспериментов показывают, что расхождение фенотипа и генотипа по признаку пола зависит от условий, в которых происхо-

дит онтогенез. Типичен пример фри-мартингов. Замечено, что у коров в разнополых двойнях нередко рождаются нормальный бычок и фенотипически интерсексуальная телочка (фри-мартин). В эмбриогенезе между близнецами часто устанавливается перекрестное кровообращение. Можно думать, что вещества из организма бычка попадают в кровоток телочки и вызывают маскулинизирующее действие.

Опыт по переопределению пола с помощью гормонов был произведен на аквариумных рыбках медаках (*Oryzias latipes*), осо-

Таблица 12. Генетическая конституция лиц с истинным гермафродитизмом

| Генетическая конституция | Количество случаев |
|---------------------------|--------------------|
| 46, XY | 9 |
| 46, XX | 6 |
| 46, XY/46, XX (мозаичная) | 2 |
| Всего | 17 |

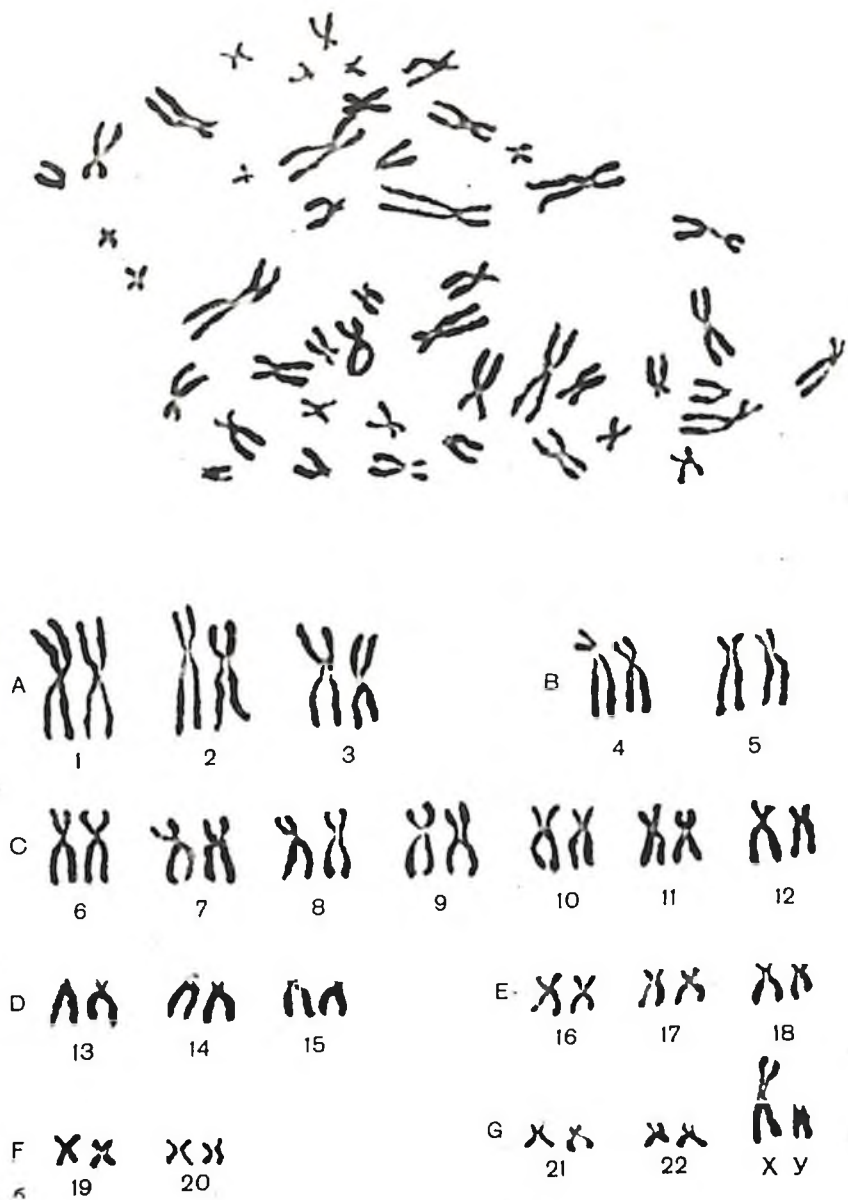


Рис. 51. Продолжение.
 б — генотип 46, XY (мужской).

бенность которых заключается в локализации доминантного аллеля красной окраски тела (R) в хромосоме Y , а рецессивного r — в гомологичном локусе хромосомы X (рис. 52). В отсутствие кроссинговера, который происходит редко, у медак из поколения в поколение воспроизводятся белые самки ($X^r X^r$) и красные самцы ($X^r Y^R$). Выключившимся малькам в течение 8 мес скормливали женский половой гормон, в результате чего все поколение оказалось самками.

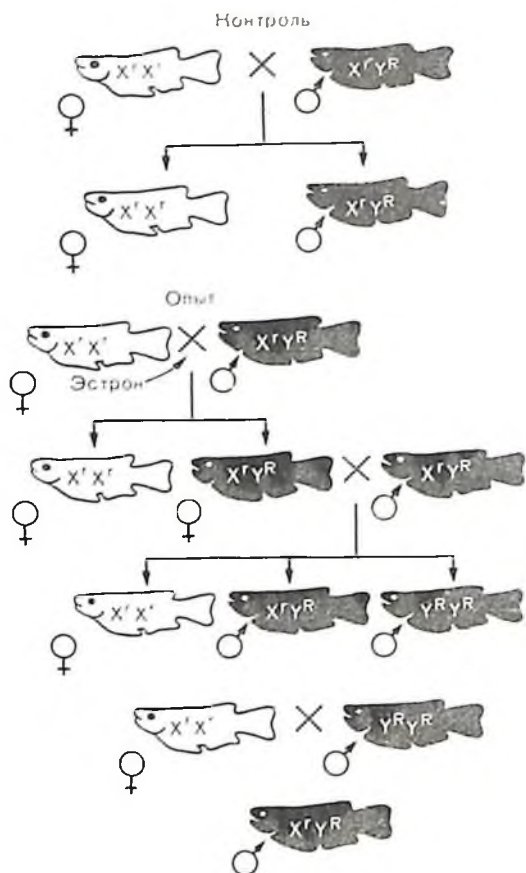


Рис. 52. Переопределение фенотипических признаков пола у медак.

Примерно половина из них были красными, т. е. имели мужской генотип ($X^f Y^R$). Наряду с типичными вторичными половыми признаками у таких самок были яичники, и в скрещиваниях с нормальными самцами они давали потомство. При этом наблюдалось необычное расщепление по признаку пола — на одну самку приходилось три самца, что объяснялось выработкой яйцеклеток с хромосомой Y^R . В таких скрещиваниях появлялись и необычные по генетической конструкции самцы — $Y^R Y^R$, которые скрещивались с нормальными самками ($X^f X^f$). При этом все потомство было представлено самцами ($X^f Y^R$).

Пример с переопределением пола у *Labroides dimidiatus*, о чем шла речь выше, подтверждает роль гормонов, в частности надпочечниковых желез, в развитии признака пола в природных условиях. У этих океанских рыб мужской фенотип возникает у особи, которая в сообществе себе

подобных испытывает наименьшее стрессовое напряжение. Этим объясняется, что именно α -самка, занимающая в иерархической структуре группы 2-ю ступень, заменяет погибшего самца.

Рассмотренные примеры говорят о влиянии на процесс формирования фенотипа условий развития организма и факторов внешней среды. Синдром Морриса убеждает в зависимости этого процесса также от генных взаимодействий. Такие люди, несмотря на мужской генотип XY, имеют в целом женский фенотип (см. рис. 51). Правда, у них отсутствуют менструации и наблюдаются некоторые характерологические и физические черты, присущие в большей мере мужскому полу (решительность, предприимчивость, выносливость к физическим нагрузкам). Поначалу эмбриогенез лиц с синдромом Морриса соответствует мужской генотипической конституции зиготы: закладка половой железы развивается в семенник, клетки которого продуцируют мужской половой гормон. Но в силу гомозиготности по рецессивному аллелю *tfm* (*transformer*) в таких зародышах не образуется белок-рецептор, который делает клетки развивающихся тканей и органов чувстви-

тельными к гормону. В отсутствие взаимодействия продуктов активности различных генов — гормона и рецептора развитие по мужскому варианту прекращается.

Развитие признака пола происходит в два этапа. На первом этапе в момент оплодотворения осуществляется определение пола будущего организма при помощи генотипического хромосомного механизма. На втором этапе в ходе онтогенеза происходит дифференциация пола, т. е. формирование конкретного фенотипа с учетом особенностей генотипа и условий развития. На этом этапе включаются такие факторы, как генные взаимодействия и влияния внешней среды. При этом генотип дает общее направление развития и определяет пределы модификаций признаков.

У человека, как и у других организмов, зигота потенциально бисексуальна. Главным фактором, сдвигающим фенотип в мужскую сторону, является Y-хромосома. Выбор направления происходит на 6—10 нед эмбриогенеза. Если в указанный срок зародыш, имеющий Y-хромосому, не начал развиваться в мужском направлении, в дальнейшем он приобретает женские вторичные половые признаки. Широта «нормы реакции» признака пола варьирует у представителей разных видов, чем объясняется то, что возможность переопределения пола во взрослом состоянии ограничена узким кругом животных.

5.2.10. Молекулярно-биологические представления о строении и функционировании генов

Молекулярная биология как самостоятельное направление сложилось в последние десятилетия. К настоящему времени ее идеи проникали во все отрасли науки о жизни и определяют главные тенденции развития теоретической, экспериментальной и прикладной биологии. Молекулярная биология складывалась в ходе исследований физико-химических свойств и биологической роли нуклеиновых кислот и белков. Основы ее заложены работами по генетике вирусов и фагов, химической природе наследственного материала, механизму биосинтеза белка, биологическому коду, закономерностям ультраструктурной

Таблица 13. Состав азотистых оснований ДНК из разных источников

| Организм | Источник ДНК | Азотистые основания | | | | A+T | A | Г |
|------------------|-------------------|---------------------|------|------|------|------|------|------|
| | | A | T | Г | Ц | Г+Ц | T | Ц |
| Теленок | Вилочковая железа | 29,0 | 28,5 | 21,2 | 21,2 | 1,35 | 1,01 | 1,00 |
| Курица | Эритроциты | 28,8 | 29,2 | 20,5 | 21,5 | 1,39 | 0,99 | 0,95 |
| Лосось | Сперма | 29,7 | 29,1 | 20,8 | 20,4 | 1,42 | 1,02 | 1,02 |
| Морской краб | Все ткани | 47,3 | 47,3 | 2,7 | 2,7 | 8,75 | 1,00 | 1,00 |
| Эвглена | Клеточная ДНК | 22,6 | 24,4 | 27,7 | 25,8 | 0,88 | 0,93 | 1,07 |
| Эвглена | Хлоропласты | 38,2 | 38,1 | 12,3 | 11,3 | 3,23 | 1,00 | 1,09 |
| Кишечная палочка | | 24,7 | 23,6 | 26,0 | 25,7 | 0,93 | 1,04 | 1,01 |
| Фаг T2 | | 32,5 | 32,5 | 18,2 | 16,8 | 1,88 | 1,00 | 1,12 |

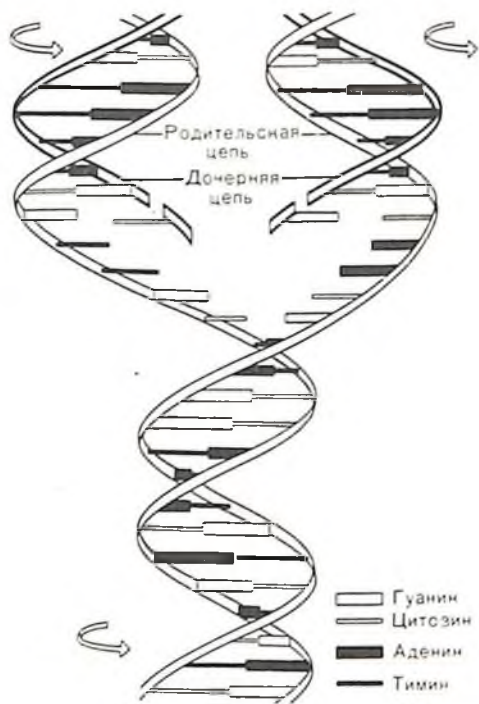


Рис. 53. Реализация принципа комплементарности в процессе редупликации ДНК.

осуществляется закономерно, в соответствии с принципом комплементарности — адениловый нуклеотид связывается с тимидиловым нуклеотидом, а гуаниловый с цитидиловым (рис. 53). Такая конструкция делает возможным полуконсервативный способ редупликации ДНК. Вместе с тем вдоль биспирали ДНК пары А — Т и Г — Ц располагаются случайным образом — $A + T \neq G + C$. Следовательно, путем независимого комбинирования нуклеотидов, различающихся по азотистому основанию, по длине молекул ДНК удастся записать разнообразную информацию, объем которой пропорционален количеству нуклеиновой кислоты в клетке.

Согласно молекулярно-биологическим представлениям ген как единица функционирования наследственного материала характеризуется сложным строением. Многие детали тонкой структуры гена остаются неизвестными. Вместе с тем успехи современной науки в этой области достаточно велики, чтобы можно было нарисовать принципиальную модель функционирующего гена.

Функциональная активность гена заключается в синтезе на молекуле ДНК молекул РНК или транскрипции (переписывании) биологической информации с целью ее использования для образования белка. Единицы транскрипции (транскриптоны) превышают по размерам структурные гены (рис. 54). Согласно одной из моделей транскриптона в клетках эукариот он состоит из неин-

организации клетки. В связи с этим молекулярную биологию можно определить как область изучения закономерностей структуры и изменений информационных макромолекул и участия их в фундаментальных процессах жизнедеятельности.

В области генетики молекулярная биология вскрыла химическую природу вещества наследственности, показала физико-химические предпосылки хранения в клетке информации и точного копирования ее для передачи в ряде поколений. ДНК большинства биологических объектов (от млекопитающих до бактериофага) содержит равные количества нуклеотидов с пуриновыми (аденин, гуанин) и пиримидиновыми (тимин, цитозин) азотистыми основаниями (табл. 13). Это означает, что объединение молекул ДНК в двойную спираль

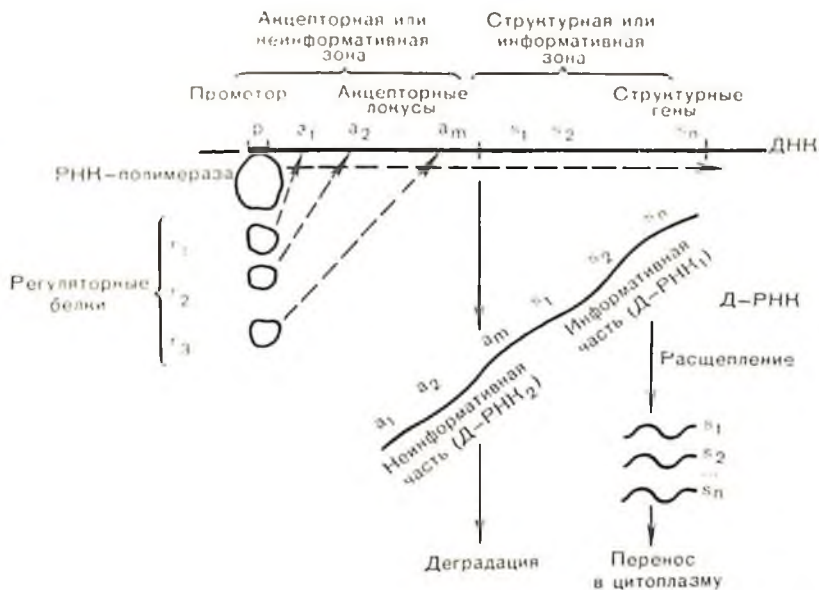


Рис. 54. Схема регуляции транскрипции в эукариотической клетке. Объяснение в тексте.

формативной (акцепторной) и информативной зоны. Последняя образована структурными генами (цистронами), которые разделены вставками ДНК — спейсерами, не несущими информации об аминокислотных последовательностях белков. Неинформативная зона начинается с промотором (p), к которому присоединяется фермент РНК-полимераза, катализирующая реакцию ДНК-зависимого образования рибонуклеиновых кислот. Далее следуют акцепторные гены или операторы (a_1, a_2 и т. д.), связывающие регуляторные белки (r_1, r_2 и т. д.), изменения которых «открывают» ДНК структурных генов (s_1, s_2 и т. д.) для считывания информации. На транскрипционном процессе синтезируется одна большая молекула РНК. Благодаря процессингу неинформативная ее часть разрушается, а информативная расщепляется на фрагменты, соответствующие отдельным структурным генам. Эти фрагменты в виде иРНК для синтеза конкретных полипептидов транспортируются в цитоплазму. Согласно приведенной модели в транскрипте находится несколько структурных генов. Группа этих генов образует функциональный блок и называется опероном. Функциональное единство оперонов зависит от наличия генов-операторов, которые воспринимают сигналы из метаболического аппарата цитоплазмы и активируют структурные гены.

Природа сигналов, регулирующих функцию генов, изучена у прокариот. Это белки, синтез которых контролируется особыми генами — регуляторами, действующими на гены-операторы. Активация структурных генов посредством генов-регуляторов и операторов представлена на схеме (рис. 55). В обычных условиях ген-регу-

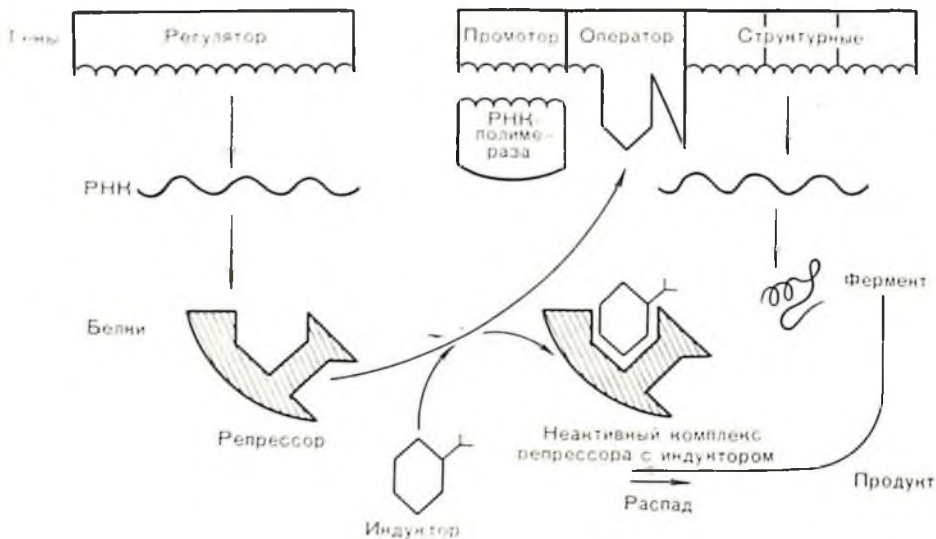


Рис. 55. Схема регуляции транскрипции структурных генов прокариотической клетки по типу индукции.

лятор активен и в клетке протекает синтез белка-репрессора, который связывается с геном-оператором и блокирует его. Это выключает из функции весь оперон.

Включение оперона происходит, если в цитоплазму проникают молекулы субстрата, для переваривания которого требуется возобновление синтеза соответствующего фермента. Субстрат присоединяется к репрессору и лишает его способности блокировать ген-оператор. В этом случае информация со структурного гена считывается и требуемый фермент образуется. В описанном примере субстрат играет роль индуктора (побудителя) синтеза «своего» фермента. Последний запускает биохимическую реакцию, в которой используется данный субстрат. По мере снижения его концентрации освобождаются молекулы репрессора, которые блокируют активность гена-оператора, что приводит к выключению оперона. У бактерий описана система регуляции, переводящая активные структурные гены в неактивное состояние в зависимости от концентрации в цитоплазме конечного продукта определенной биохимической реакции (рис. 56). При этом под генетическим контролем гена-регулятора образуется неактивная форма репрессора гена-оператора. Репрессор активируется в результате взаимодействия с конечным продуктом данной биохимической реакции и, блокируя ген-оператор, выключает соответствующий оперон. Синтез фермента, катализирующего образование вещества, активирующего репрессор, прекращается. Описанные системы регуляции функции структурных генов носят приспособительный характер. В первом примере синтез фермента запускается поступлением в клетку субстрата соответствующей реакции, во втором — образование фермента прекращается, как только исчезает потребность в синтезе определенного вещества.

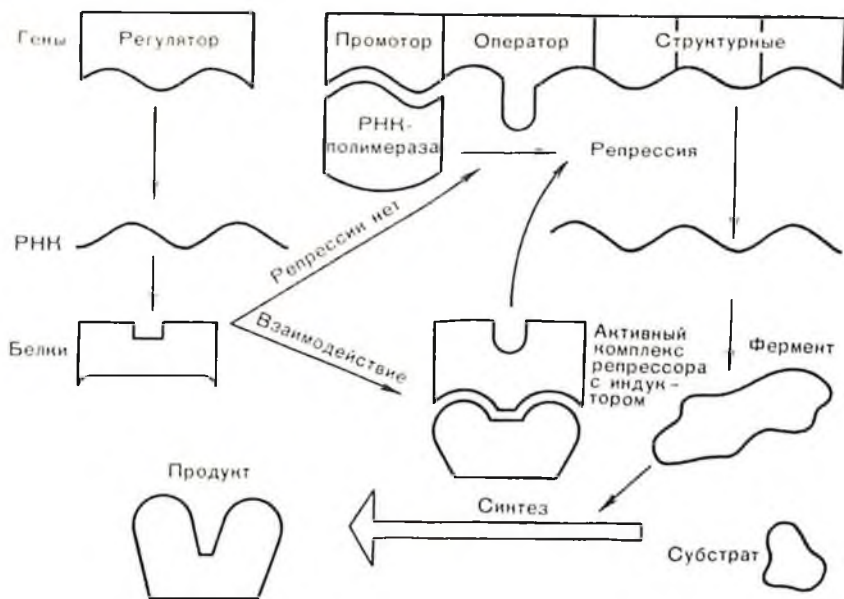


Рис. 56. Схема регуляции транскрипции структурных генов прокариотической клетки по типу репрессии.

Принципы регуляции генной активности у эукариот, по-видимому, сходны с таковыми у бактерий. Вместе с тем появление ядерной оболочки, усложнение генных взаимодействий в условиях диплоидности, необходимость тонкой корреляции генетических функций отдельных клеток многоклеточного организма повлекли за собой, при переходе к эукариотическому типу клеточной организации усложнение регуляторно-генетических механизмов, генетико-биохимические и кибернетические основы которых во многом еще не выяснены. Можно предположить также, что в эволюции увеличилось число генов-операторов. Индукторами транскрипции многих структурных генов эукариот служат гормоны. Предполагается наличие генов-интеграторов, включающих в ответ на стимул одновременно «батареи генов». Генетическая система высших организмов отличается, по-видимому, большой гибкостью реакций на действие негенетических факторов. В подтверждение этого допущения рассмотрим ряд факторов. Так, некоторые структурные гены животных не являются непрерывными последовательностями кодонов, а составлены из фрагментов, которые прерываются неинформативными участками ДНК. Ген β -полипептида гемоглобина мыши, например, прерывается вставкой из 550 пар нуклеотидов. Соответствующий этой вставке участок отсутствует в зрелой глобиновой иРНК, что говорит о его разрушении в ходе процессинга первичной транскрибированной РНК с воссоединением информационных фрагментов иРНК. Информационные участки таких генов получили название экзонов, «молчащие» — интронов, а процесс воссоединения информационных фрагментов иРНК — сплайсинга (сплавления). Количест-

во ДНК в области интронов в 5—10 раз выше, чем в области экзонов. Предполагается, что сплайсинг служит механизмом образования некоторых генов в момент их функциональной активности, т. е. на уровне иРНК.

Известны также «блуждающие» структурные гены, положение которых в хромосоме меняется в зависимости от фазы жизненного цикла. Так, «тяжелые» и «легкие» полипептиды иммуноглобулинов состоят из константного (С) и переменного (V) участков, синтез которых контролируется сцепленными, но разными генами. В зрелых плазматических клетках эти гены разделены нетранскрибируемой вставкой длиной в 1000 пар нуклеотидов. В клетках эмбрионов названная вставка во много раз длиннее. Таким образом в процессе клеточной дифференцировки изменяется взаиморасположение генов. Исследование механизмов регуляции генной активности и генных взаимодействий у эукариот представляет важнейшую область современной молекулярной биологии и генетики.

5.2.11. Цитоплазматическая наследственность

Благодаря работам А. Вейсмана и Т. Моргана теорию наследственности эукариотических организмов называют хромосомной. Этим подчеркивается факт размещения наследственного материала в хромосомах клеточного ядра. По мере развития генетики накапливались данные, необъяснимые с точки зрения исключительно ядерной локализации генов и свидетельствовавшие о возможности прямого участия в явлениях наследственности цитоплазмы. Цитоплазматическая наследственность обеспечивается генами, локализованными вне ядра клетки. Ей соответствует особый тип одностороннего наследования по материнской линии, при котором признак передается через цитоплазму яйцеклетки. Совокупность наследственных задатков цитоплазмы называется плазмомом, а сами задатки — плазмагенами. По материнскому типу наследуется устойчивость к стрептомицину у хламидомонад, направление завитка раковины улиток, пятнистость листьев и мужская стерильность некоторых растений. Уникальной остается родословная, согласно которой в семьях трех поколений родилось 72 девочки и ни одного мальчика. Это может быть объяснено цитоплазматической наследственностью, хотя допустимы и другие объяснения.

Плазмагены разнородны по своей природе. Их можно разделить на две группы: 1) гены ДНК-содержащих органелл клетки (митохондрии, хлоропласты); 2) инфекционные агенты или симбионты клетки (вирусы, плазмиды, эписомы). Плазмагены обеих групп сходны по своим свойствам с ядерными генами и осуществляют генетический контроль синтеза ряда важных ферментов, а, следовательно, и развития некоторых сложных признаков. Они способны к редупликации и случайным, устойчивым, передающимся в ряду поколений изменениям — точковым мутациям. В качестве примера рассмотрим плазмагены митохондрий. Одна такая органелла содержит 4—5 кольцевых

молекул ДНК, каждая длиной примерно в 15 000 пар нуклеотидов. За счет собственной генетической информации в митохондриях образуются тРНК, рибонуклеиновые кислоты и белки рибосом, некоторые ферменты аэробного энергетического обмена и структурные белки. ДНК митохондрий редуцируется, вслед за чем происходит деление исходной органеллы на две дочерние. Предположительно мутациями митохондриальных генов объясняются такие пороки развития человека, как *Spina bifida* (раздвоенный позвоночный столб), сращение нижних конечностей.

Генетический контроль структуры и функции митохондрий плазматены обеспечивают во взаимодействии с генами хромосом ядра. Простой расчет показывает, что объем собственной наследственной информации митохондрии недостаточен для воспроизведения всей совокупности рибонуклеиновых кислот и белков органеллы. Многие белки, особенно ферментативные, включаются в структуру митохондрии, будучи синтезированы в цитоплазме на иРНК, поступившей из ядра. Описано явление генокопирования по ядерным и цитоплазматическим генам. Так, к мужской стерильности растений приводят в одних случаях мутации ядерных генов, а в других — плазматенов.

5.2.12. Генетический анализ.

Методы генетических исследований человека

Изучая наследственность и изменчивость, генетика использует разнообразные методы. Специфическим для генетического анализа является гибридологический метод, разработанный Г. Менделем. От обычных скрещиваний растений и животных с последующим наблюдением за потомством этот метод отличается следующим: 1) практикуется целенаправленный подбор родителей, различающихся по одной, двум, трем и т. д. парам контрастных (альтернативных) стабильных признаков; 2) в каждом поколении учет ведется отдельно по каждой такой паре; 3) этот учет носит количественный характер и проводится на гибридах ряда последовательных поколений; 4) осуществляется индивидуальная оценка потомства от каждого родителя в ряду поколений.

Эффективное применение гибридологического метода зависит от выбора подходящего объекта генетического анализа, который должен легко скрещиваться в условиях эксперимента, быстро достигать состояния половой зрелости, давать большое число потомков, иметь малое количество групп сцепления. Наследуемые признаки, взятые для анализа, должны, по возможности, иметь узкую «норму реакции», т. е. быть устойчивыми к модифицирующим действиям внешней среды. Именно этими качествами обладают бактериофаги, кишечная палочка, некоторые самоопыляющиеся растения (в опытах Г. Менделя — горох), кукуруза, гриб нейроспора, плодовая мушка дрозофила, мышшь. Эффективность гибридологического метода в познании закономерностей наследования и законов наследственности иллюстрируется результатами опытов Г. Менделя по моно- и дигибриднему скрещиванию и Т. Г. Моргана по сцепленному наследованию. В практике генетиче-

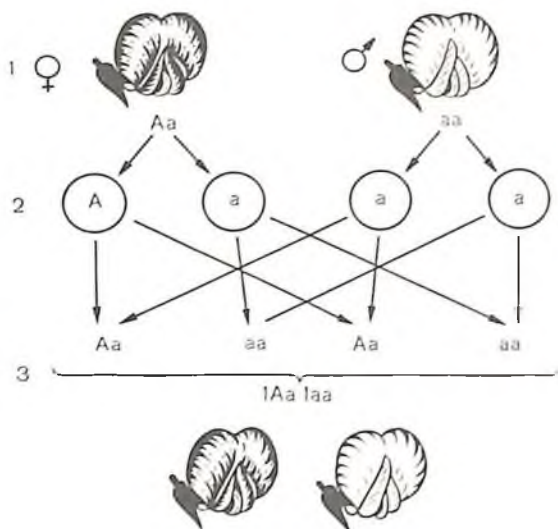


Рис. 57. Схема возвратного анализирующего скрещивания гибрида F_1 с рецессивной родительской формой.

1 — родители с пурпурной (Aa) и белой (aa) окраской цветка; 2 — гаметы родителей; 3 — расщепление потомков по генотипу и фенотипу

ского анализа широко используется в возвратном скрещивании, партнерами в котором служат гетерозиготный гибрид 1-го поколения (Aa) и один из исходных гомозиготных родителей (AA или aa). Особый интерес представляет вариант $F_1 Aa \times Paa$ или анализирующее скрещивание (рис. 57). В этом случае характер расщепления потомства по фенотипу указывает на ассортимент гамет гибридного организма, что дает возможность проверить гетерозиготность особей в любом поколении $F_1, F_2 \dots F_n$

Человек как объект генетических

исследований имеет и недостатки, и достоинства. Так, в человеческом обществе невозможны целенаправленный подбор родительских пар и экспериментальные браки. В настоящее время большинство семей имеет не более 2—3 детей, что недостаточно для корректного статистического анализа распределения признаков в потомстве. Продолжительность жизни одного поколения людей равна 25—30 годам, а минимальный период жизни до наступления половой зрелости — 13—15 лет¹. Таким образом, генетик не может наблюдать непосредственно более 1—2 поколений. У человека много «групп сцепления» (23 против 4 у дрозофилы). Людей отличает большое наследственное разнообразие. Если допустить, что каждая пара гомологичных хромосом содержит всего по паре аллелей, то и тогда благодаря независимому комбинированию хромосом в мейозе гетерозиготные особи могут дать 8 388 608 разных типов гамет. Однако количество локусов только в X-хромосоме составляет 92. Суммарное число генов в геноме человека оценивается величинами $10^4 - 10^5$. Генетическое разнообразие и значительная вариабильность экологических и социальных условий жизни приводят к большой фенотипической изменчивости людей. Несмотря на трудности в настоящее время, человек служит объектом интенсивных генетических исследований. Преимущество человека как объекта исследования перед другими живыми организмами заключается в высоком уровне изученности его

¹ По времени наступления первой менструации среди населения ряда стран Западной Европы и США.

фенотипа — анатомических, физиологических, биохимических, иммунологических, поведенческих и прочих признаков.

Для изучения генетики человека применяют специальные методы. В основу генеалогического метода положено составление и анализ родословных. Составление родословной начинается с пробанда (пропозита) — человека, попавшего в поле зрения генетика или врача благодаря наличию признака, состояние которого у родственников по отцовской и материнской линиям целесообразно выяснить. В современном генеалогическом анализе широко применяются статистические методы. Генеалогический анализ позволяет: 1) установить наследственную природу признака; 2) определить тип и вариант наследования; 3) оценить пенетрантность аллеля; 4) изучать сцепление генов и их локализацию в хромосомах. Он используется также для оценки интенсивности мутационного процесса и изучения взаимодействия генов у человека. Генеалогический метод находит широкое применение в медицинской практике, для уточнения генетической природы патологического состояния и при составлении прогнозов здоровья потомков. Примеры родословных с разными типами и вариантами наследования приведены в 5.2.8.

Изучение генетических закономерностей на близнецах выполняется близнецовым методом. Рождение двойней происходит примерно в 1% случаев от общего числа родов. Монозиготными (одной яйцеклеткой, идентичными) называют близнецов, развившихся из одной зиготы. Они всегда однополые и отличаются большим сходством физических признаков (рис. 58). Важной особенностью таких детей служит идентичность генотипов и, следовательно, той биологической информации, на основе которой осуществляется их онтогенез. Дизиготными (двух яйцеклетками, неидентичными) называют близнецов, развившихся в одной беременности из различных зигот. Они бывают разнополыми, имеют в среднем 50% одинаковых генов и похожи друг на друга не более братьев и сестер, рожденных в разное время (рис. 59). От последних их, однако, отличает большая общность условий внутриутробного и постнатального развития, что также учитывается в генетических исследованиях. От общего количества двоен дизиготные составляют в среднем $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$. Соотношение рождений моно- и дизиготных близнецов варьирует в различных популяциях людей (табл. 14).

Таблица 14. Коэффициенты моно- (m) и дизиготности (d), отражающие частоту рождения одно- и двойцевых близнецов

| Популяция | m | d | Популяция | m | d |
|-------------------------|-----|------|----------------------|------|------|
| Русские (XVIII—XIX век) | 3,6 | 6,6 | Африканские племена: | | |
| „ (XX век) | 3,1 | 4,4 | зулусы | 7,0 | 21,0 |
| Финны (XIX век) | 3,1 | 16,6 | свази | 4,0 | 24,0 |
| „ (XX век) | 3,6 | 11,7 | йоруба | 5,0 | 49,0 |
| Французы | 3,7 | 7,1 | нбо | 10,0 | 23,0 |
| Голландцы | 3,7 | 8,1 | Японцы | 5,3 | 2,2 |
| Австрийцы | 3,4 | 7,5 | Китайцы | 6,1 | 2,1 |
| Индийцы | 2,8 | 11,0 | Малайцы | 3,0 | 2,2 |



Рис. 58. Фенотипическое сходство между однойцевыми близнецами.



Рис. 59. Фенотипические различия между двуяйцевыми близнецами. Разнополая двойня, в которой сестра имеет нормальную пигментацию, а брат — альбинос.

Диагностику монозиготности проводят путем сравнения детей по совокупности внешних признаков (форма носа, губ, ушных раковин, пигментация кожи, волос), моногенным иммунологическим маркерам (эритроцитарные антигены групп крови АВ0, резус), приживлению кожного трансплантата. Близнецовый метод используется прежде всего для оценки соотносительной роли наследственности и среды в развитии

признака. При этом сопоставляется состояние признака в парах монозиготных близнецов, дизиготных близнецов, в парах близнецов и остальной популяции. Таким образом выясняются закономерности развития, соответственно, на основе одинаковых генотипов при незначительных различиях внешней среды, разных генотипов в близких условиях окружающей среды, одинаковых или разных генотипов в сходных или различающихся условиях. Иногда монозиготных близнецов разлучают вскоре после рождения, и на таких парах изучают закономерности развития на основе одинакового генотипа в существенно различающихся условиях экологической и социальной среды.

Для суждения о роли генотипа или условий развития сравнивают конкордантности (или дискордантности) партнеров по качественным признакам или величины дисперсии количественных признаков. Пара близнецов является конкордантной, если исследуемый признак обнаруживается у обоих партнеров, и дискордантной, если признак присутствует лишь у одного из близнецов. Чем выше

Таблица 15. Конкордантность моно- и дизиготных близнецов по некоторым нормальным признакам и заболеваниям

| Признак или заболевание | Конкордантность (%) | |
|---|---------------------|------------|
| | монозиготные | дизиготные |
| Цвет глаз | 99,5 | 28,0 |
| „ волос | 97,0 | 23,0 |
| „ кожи | 100,0 | 45,0 |
| Форма носа | 100,0 | 30,0—35,0 |
| „ ушей | 98,0 | 20,0 |
| Папиллярные линии | 92,0 | 40,0 |
| Начало менструаций (различие в месяцах) | 3 | 13 |
| Косолапость | 32,0 | 3,0 |
| Заячья губа | 33,0 | 5,0 |
| Врожденный вывих бедра | 41,0 | 3,0 |
| Туберкулез | 37,0 | 15,0 |
| Бронхиальная астма | 47,0 | 24,0 |
| Сахарный диабет | 65,0 | 18,0 |
| Корь | 98,0 | 94,0 |
| Коклюш | 97,0 | 93,0 |

конкордантность, тем большую роль в развитии признака играет наследственность (табл. 15). Совпадение значений конкордантности в парах моно- и дизиготных близнецов свидетельствует о преобладающем значении в развитии признака факторов среды. Такая ситуация складывается в отношении некоторых инфекционных болезней, заражение которыми зависит от контакта с возбудителем (см. корь и коклюш в табл. 16).

Значения конкордантности в парах моно- и дизиготных близнецов используют в расчетах показателя влияния наследственности на

фенотип. Он служит более строгим критерием, чем непосредственно конкордантность. При выраженной изменчивости качественного признака, например из-за меняющейся пенетрантности гена, показатели конкордантности искажаются. Состояние количественного признака в парах близнецов оценивается величиной дисперсии, которая служит статистическим показателем пределов варибельности этого признака в разных группах людей. Меньшая варибельность указывает на большую генетическую обусловленность. Используя данные близнецового метода в оценке соотносительной роли наследственности и среды в формировании признаков, необходимо учитывать сложный характер процесса развития фенотипа. Так, известны монозиготные близнецы-сестры с нормальным кариотипом. Одна из девочек была здоровой носительницей аллеля гемофилии, а вторая болела гемофилией. Дискордантность по рассматриваемому признаку возникла у сестер, видимо, потому, что у больной генетическая инактивация затронула преимущественно отцовские X-хромосомы.

Цитогенетический метод заключается в изучении хромосом при помощи микроскопа. Чаще объектом микрофотографирования служат митотические (метафазные), реже мейотические (профазные и метафазные) хромосомы. В интерфазных ядрах соматических клеток женщин легко определяется генетически инактивированная X-хромосома (половой хроматин или тельце Бара). В последнее время с помощью люминесцентной микроскопии идентифицируется Y-хромосома клеток мужчин.

Применяемые гистологические методы дают сплошную или дифференциальную окраску вещества хромосом, что позволяет провести их групповую или индивидуальную идентификацию. С помощью цитогенетического метода осуществляют: 1) изучение кариотипов организма; 2) уточнение числа хромосомных наборов, количества и морфологии отдельных хромосом для диагностики хромосомных болезней; 3) составление генетических карт хромосом; 4) изучение геномных и хромосомных мутаций. Технически наиболее просто диагностировать изменение числа X-хромосом. Для этого подсчитывают количество телец полового хроматина в ядрах лейкоцитов периферической крови или эпителиальных клеток слизистой оболочки ротовой полости (рис. 60).

Методы генетики соматических клеток образуют отдельную группу. Их объединяет сходство объекта исследования, каковым служат клетки органов и тканей, выращиваемые на питательной среде вне организма. В процессе культивирования проводят клонирование, т. е. размножение потомков единственной клетки, выделенной из общей клеточной массы. Такие потомки имеют идентичные генотипы. Подбирая питательные среды, проводят селекцию (отбор) клеток, отличающихся определенными признаками. В условиях культуры удается получить клетки-гибриды, в которых совмещены геномы разных особей одного вида или организмов разных видов.

Существуют гибриды клеток человека и мыши, крысы, морской свинки, обезьяны. В генетических исследованиях человека эта группа



Рис. 60. Соответствие количества телец «полового хроматина» в соматических клетках генетической конституции организма по X-хромосоме.

а ж — зависимость количества телец от числа X-хромосом.

методов позволяет осуществлять: 1) анализ сцепления и локализации генов; 2) изучение первичных продуктов активности отдельных генов; 3) вскрытие механизмов взаимодействия генов и путей регуляции генной активности; 4) изучение генных мутаций. Эти методы нашли применение в медицинской практике. Путем исследования культур клеток околоплодной жидкости еще до рождения ребенка диагностируют более шестидесяти наследственных заболеваний.

Особенности распределения наследственных признаков и контролирующих их генов в разных группах людей изучаются при помощи популяционно-статистического метода. Указанный метод позволяет: 1) оценить вероятность рождения лиц с определенным фенотипом в данной группе населения или в близкородственных браках; 2) рассчитать частоту носительства в гетерозиготном состоянии рецессивных аллелей. В основе метода лежит закон Харди — Вейнберга, который будет рассмотрен ниже.

В последние годы расширяется круг методов, в основном биохимических, которые позволяют диагностировать гетерозиготное носительство нежелательного аллеля. Это возможно в тех случаях, когда интересующий врача-генетика аллель проявляет свойство кодоминантности или же имеет место дозовый эффект и выраженность признака доминантной гомозиготы и гетерозиготы различна. Так, при электрофоретическом анализе гемоглобина гетерозигот HbA/HbS обнаруживается как нормальный, так и аномальный белок (рис. 61).

Гетерозиготные носители рецессивного аллеля фенилкетонурии реагируют на введение фенилаланина более сильным повышением концентрации аминокислоты в плазме крови, чем нормальные гомозиготы. Эти методы широко используются в медико-генетическом консультировании для определения вероятности рождения ребенка с наследственным заболеванием.

В разделе экспериментальной патологии, изучающем наслед-

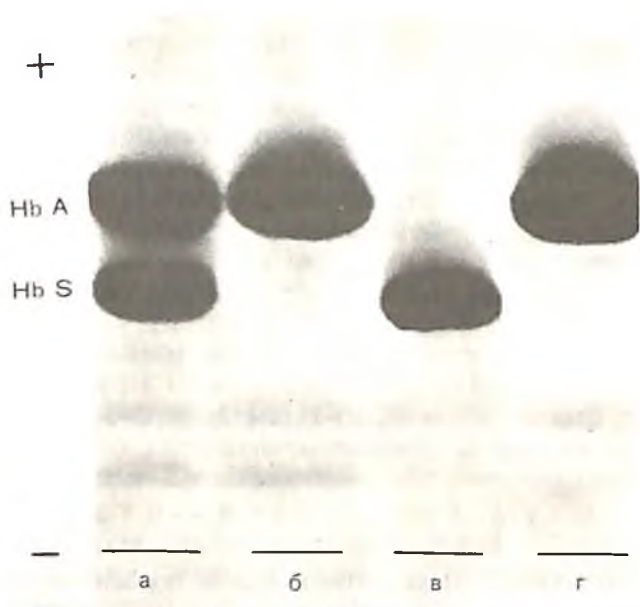


Рис. 61. Образование нормального и аномального гемоглобина гетерозиготами по локусу серповидноклеточности эритроцитов.

а — гетерозиготный индивид; б, г — нормальный индивид; в — индивид, гомозиготный по аллелю серповидноклеточности.

Рис. 62. Альбинизм.

а — млекопитающие;



ственные болезни, применяется метод моделирования на животных наследственно обусловленных патологических признаков человека. Теоретическую основу его составляет закон гомологичных рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова. У животных обнаружены мутации, приводящие к развитию гемофилии, сахарного диабета. На рис. 62 показаны организмы разных классов и типов — рецессивные гомозиготы по аллелю альбинизма.



Рис. 62. *Продолжение.*

б — рыбы; в — насекомые.

5.3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Благодаря наследственности достигается единообразие плана строения, механизмов развития и жизнеобеспечения организмов одного вида. Разнообразие деталей строения и физиологических отправления особей, наблюдаемое на фоне указанного единообразия, зависит от изменчивости.

Схема 4

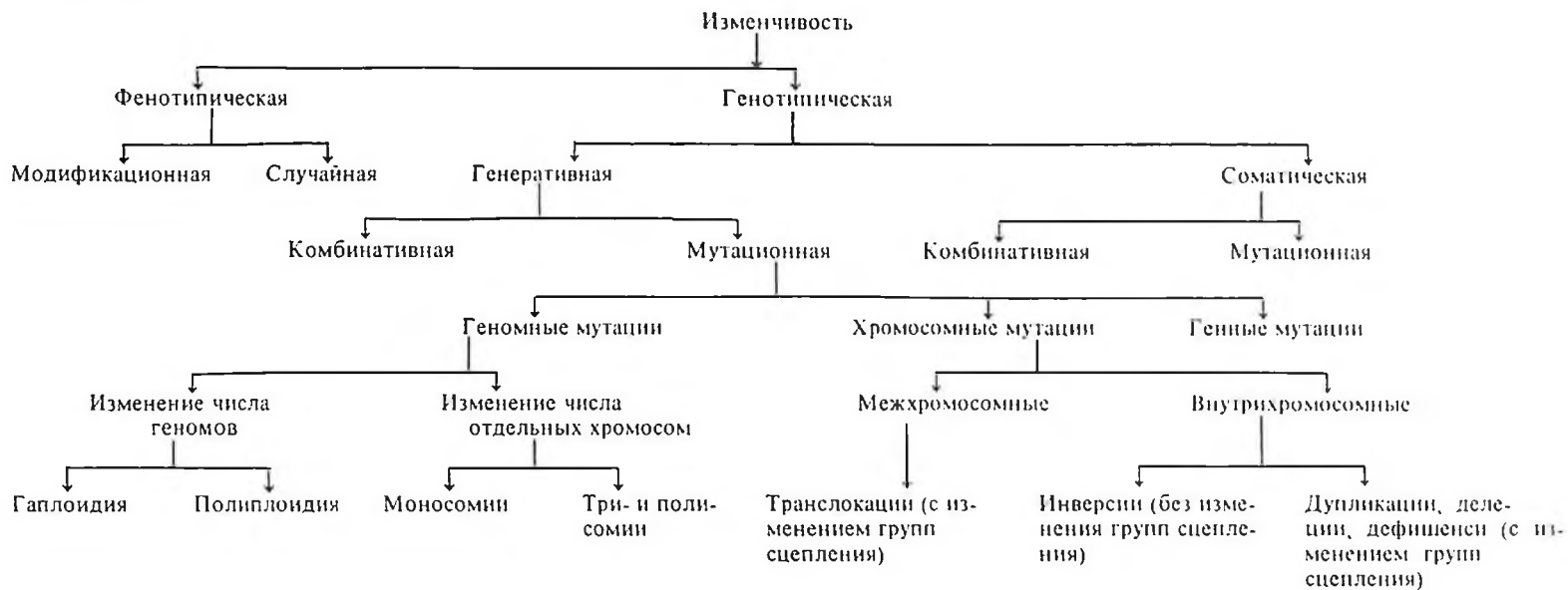




Рис. 63. Кролики горностаевой породы.

а — фенотип обычный; б — при повышенной температуре на спине и крестце выросла темная шерсть

Изменчивость является результатом различных процессов. Некоторые из них происходят в наследственном материале (генотипе). Другие ограничиваются фенотипом. В соответствии с этим выделяют изменчивость генотипическую и фенотипическую. Фенотипическая изменчивость подразделяется на модификационную и случайную; а генотипическая, в зависимости от природы изменяющихся клеток, — на генеративную и соматическую с выделением в них мутационной и комбинативной изменчивости. В классической генетике мутацией называется скачкообразное изменение наследственно обусловленного признака. Мутации возникают внезапно, без переходных состояний по сравнению с исходной формой признака. Они устойчивы во времени и происходят применительно к одному признаку в различных направлениях. Одна и та же мутация может возникать повторно. Мутации классифицируют в зависимости от уровня организации наследственного материала, на котором происходит изменение, проявляющееся затем на уровне признака. Так, выделяют генные, хромосомные и геномные мутации. Отдельные виды геномных и хромосомных мутаций разграничивают, исходя из характера изменения — отклонения в числе геномов, количестве или морфологии хромосом. Основные типы и формы изменчивости представлены на схеме 4.

5.3.1. Фенотипическая изменчивость

Фенотипическая изменчивость охватывает изменения состояния непосредственно признаков, которые происходят под влиянием условий развития или факторов внешней среды. Наследственный материал при этом в изменения не вовлекается.

Если фенотипические изменения не выходят за пределы «нормы реакции» и вызываются известным фактором внешней среды, их называют модификациями. Так, существует порода кроликов русских горностаевых, которые имеют белый мех с черными пятнами на кончике морды, ушах, лапах, хвосте. Если на спине такого кролика выбрить участок и поместить животное на некоторое время на холод, то оголенное место зарастает темной шерстью (рис. 63). На участках,

занятых обычно темной шерстью, при повышении температуры сверх определенного предела вырастает белая шерсть. При выращивании в обычном температурном режиме кроликов, рожденных от родителей с измененным описанным способом распределением темной шерсти, воспроизводится исходный горностаевый тип окраски. Таким образом, регистрируемая изменчивость затрагивает лишь фенотип особи и обуславливается воздействием конкретного фактора среды — температурного. Этот фактор изменяет функцию гена, контролирующего синтез пигмента. Последнее подтверждается тем, что кролики-альбиносы не реагируют на изменение температуры появлением участков темной шерсти. Модификационная изменчивость в естественных условиях обитания имеет приспособительное значение. Так, у обычного для прибрежной зоны рек и озер растения стрелолиста строение листа соответствует месту произрастания — на суше, с частичным или полным погружением в воду.

Фенотипические изменения называют *случайными*, если они появляются в результате совместного действия на организм многих факторов внешней среды, причем интенсивность действия каждого из них сопоставима и незначительна (Б. Л. Астауров). Закономерности фенотипической изменчивости важны для медицинской практики, так как знание их помогает оценить значение отдельных факторов среды или всей совокупности условий, в которых протекает онтогенез, для развития фенотипа. Модификационной изменчивостью объясняется феномен фенкопирования. В качестве примера рассмотрим гипоспадию, — порок развития мужской половой системы. Он проявляется в смещении наружного отверстия мочеиспускательного канала с головки полового члена к его основанию. Причиной гипоспадии могут быть изменения в генетическом материале или отклонения в ходе эмбриогенеза. В последнем случае изменение представляет собой фенкопию. Тактика врача в отношении больных гипоспадией в обоих случаях одинакова — производится хирургическое исправление дефекта. Но для решения вопроса о возможности рождения в семье страдавшего гипоспадией больного ребенка необходимо разграничение случаев заболевания генотипической и фенотипической природы.

5.3.2. Генные мутации

В классической генетике *генной (точковой, истинной) мутацией* называется неразличимое с помощью микроскопа изменение внутренней организации хромосомы на уровне отдельных генов, которое обнаруживается по появлению в потомстве измененного признака. Современная генетика подчеркивает, что генные мутации заключаются в изменении химической структуры генов. Происходит нарушение последовательности нуклеотидов в ДНК, что ведет к искажению наследственной информации в соответствующих фрагментах молекул нуклеиновой кислоты. Конкретно генные мутации являются заменами, вставками, выпадениями и потерями пар нуклеотидов (рис. 64). Наименьший участок молекулы ДНК, изменение которого приводит к мутации, называется *мутоном*. Он равен одной паре нуклеотидов.

Существует несколько классификаций генных мутаций. Спонтанной (самопроизвольной) называют мутацию, которая происходит вне прямой связи с каким-либо физическим или химическим фактором внешней среды. Если мутации вызываются намеренно, воздействием на организм факторами известной природы, они называются индуцированными. Агент, индуцирующий мутации, называют мутагеном.

Природа мутагенов разнообразна — это физические факторы, химические соединения, в том числе вещества, используемые в сельском хозяйстве в качестве гербицидов (гидразид маленовой кислоты) и пестицидов (ДДТ), в медицине в качестве лекарственных препаратов (производные тиазинового ряда, нитрофураны), в различных производствах (афоксид — импрегатор текстильных тканей, формальдегид — производство искусственных смол, гидроксилламин — производство бумаги), в пищевой промышленности (натрий бисульфит — консервант вин). Установлено мутагенное действие некоторых биологических объектов — вирусов, простейших, гельминтов при проникновении их в организм человека. Соответственно различают физические, химические, фармакологические, промышленные, биологические мутагены. Среди физических мутагенов сильное мутагенное действие оказывают ионизирующее (радиационный мутагенез) и ультрафиолетовое излучение. Отдельные виды мутагенов вызывают специфические повреждения ДНК. Ультрафиолетовое облучение, активируя пиримидиновые азотистые основания, способствует образованию тиминового димеров «—Т—Т—». Эффект азотистой кислоты объясняется, по видимому, дезаминированием (отщеплением аминогруппы) аденина, гуанина и цитозина. Химические аналоги азотистых оснований, например бромурасил, заменяют в процессе синтеза нормальные основания и приводят к ошибкам дупликации.

В результате доминантных и рецессивных мутаций в фенотипе появляются доминантные и рецессивные измененные признаки (см. табл. 9). Доминантные мутации проявляются в фенотипе уже в 1-м поколении. Рецессивные мутации укрыты в гетерозиготах от действия естественного отбора, поэтому они накапливаются в генофондах видов в большем количестве.

В силу системного принципа организации генотипа лишь в редких случаях мутации, возникающие заново, являются по своему физиологи-

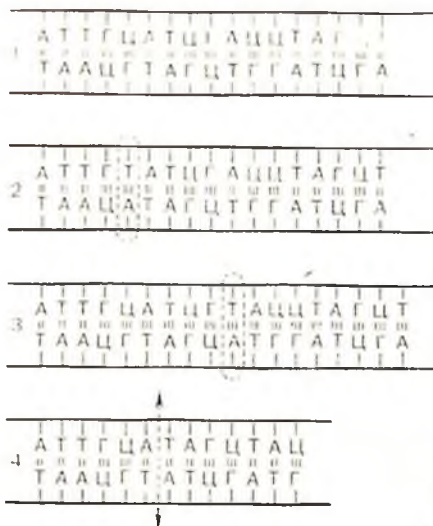


Рис. 64. Главные классы генных мутаций.

1 — нормальная последовательность нуклеотидов; 2 — замена пары «Ц—Г» на пару «А—Т»; 3 — вставка пары «Т—А»; 4 — потери блока из шести пар оснований.

ческому действию благоприятными или нейтральными, повышающими или хотя бы не снижающими жизнеспособности их носителей — мутантов. Чаще наблюдаются неблагоприятные мутации, среди которых выделяют летальные и полuletальные¹. Первые приводят организм к гибели на ранних этапах индивидуального развития, например на стадии зиготы. В случае полuletальной мутации эмбриогенез может быть завершен, однако у такого организма жизнеспособность настолько снижена, что он погибает до достижения половой зрелости и не участвует в репродуктивном процессе, а следовательно, не передает своих генов потомкам. Даже выраженный неблагоприятный эффект рецессивных летальных и полuletальных мутаций не препятствует их сохранению в генофондах видов в скрытом гетерозиготном состоянии. В зависимости от функционально-генетической характеристики мутировавших генов мутантные аллели оказывают разное плейотропное действие.

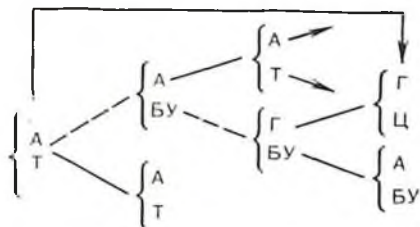
Показателем интенсивности мутационного процесса служит частота мутирования, которую рассчитывают в среднем на геном или отдельно для конкретных локусов. Средняя частота мутирования сопоставима у широкого круга живых существ (от бактерий до человека) и не зависит от уровня и типа морфофизиологической организации. Она равна 10^{-4} — 10^{-6} мутации на 1 локус за поколение. Продолжительность жизни одного поколения людей составляет 25—30 лет. Принимая у человека среднюю частоту мутирования равной 1×10^{-5} , а количество локусов 10^5 — 10^6 , можно видеть, что на каждый гаплоидный набор генов за поколение возникает от одной до десяти новых мутаций. Частота мутирования отдельных генов варьирует более широко. От частоты мутаций в конкретном локусе зависит относительное количество гамет, несущих соответствующий мутантный аллель (табл. 16).

Таблица 16. Частота мутаций у человека

| Заблевание, вызываемое мутацией | Частота мутации | Число мутантных половых клеток (на 1 млн. гамет) |
|---|----------------------|--|
| Эпидолья | $4,8 \times 10^{-6}$ | 4—5 |
| Недоразвитие радужной оболочки (аниридия) | $1,2 \times 10^{-5}$ | 12 |
| Талассемия | $4,0 \times 10^{-4}$ | 400 |
| Серповидноклеточная анемия | $1,0 \times 10^{-2}$ | 10 000 |
| Альбинизм | $2,8 \times 10^{-5}$ | 28 |
| Ихтиоз | $1,1 \times 10^{-5}$ | 11 |
| Общая цветовая слепота | $2,8 \times 10^{-5}$ | 28 |
| Гемофилия (данные по Англии) | $2,0 \times 10^{-5}$ | 20 |
| (данные по Дании) | $3,2 \times 10^{-5}$ | 32 |

¹ Данная классификация, как и деление на спонтанные и индуцированные мутации, распространяется на хромосомные и геномные мутации.

Рис. 65. Генная мутация по типу замены, индуцируемая мутагеном 5-бромурацилом.



На интенсивность мутирования влияет генетическая конституция особи в целом. К примеру, частота мутации $R' - r'$ у кукурузы колумбийской и корнельской линий различается в 3 раза и составляет 6,2 и 18,2 на 10^4 гамет. Описаны аллели-мутаторы, присутствие которых в геноме изменяет, иногда на несколько порядков, частоту мутирования в других локусах. Частота мутирования некоторых генов изменяется в зависимости от нахождения их в яйцеклетке или сперматозоиде. Так, сопоставление числа рождающихся женщин и мужчин, гетерозиготных и гемизиготных по аллелю гемофилии, позволяет заключить, что названная мутация случается в 10 раз чаще в мужских гаметах. По локусу мышечной дистрофии Дюшена, который также локализуется в X-хромосоме, частота мутирования в гаметах обоих типов одинакова. На интенсивность мутирования влияет состояние организма. Вероятность присутствия в сперматозоиде аллеля синдрома Марфана, например, растет с возрастом мужчины. В опытах на животных показан рост интенсивности мутационного процесса с повышением температуры. Этот вывод не подтверждается для человека. Так, не установлено различий в среднем уровне мутирования генов сперматозоидов и яйцеклеток, хотя последние благодаря положению яичников в глубине тканей развиваются при более высокой температуре.

Молекулярные механизмы генных мутаций окончательно не выяснены. Предположительно изменения ДНК служат следствием ошибок в ходе таких внутриклеточных процессов, как редупликация, рекомбинация и репарация (восстановление после повреждений) наследственного материала.

Роль ошибок редупликации в возникновении генных мутаций иллюстрирует следующий пример. Допустим, что в процессе синтеза в молекулу ДНК вместо обычного азотистого основания тимина включается его химический аналог бромурацил (БУ), что приводит к образованию пары «А—БУ». В отличие от тимина бромурацил имеет большее сродство не к аденину, а к гуанину, что в следующей редупликации ДНК клетки даст пару «БҮ—Г». Благодаря этому в очередном редупликационном синтезе появляется пара «Г—Ц» (рис. 65). Таким образом вместо исходной пары «А—Т» в определенном участке молекулы ДНК образуется пара «Г—Ц», что соответствует мутации по типу замены.

О появлении генных мутаций вследствие ошибок рекомбинации наследственного материала свидетельствует меньшее в 10—20 раз количество мутаций в клетках дрожжей при бесполом размножении, чем при половом, когда происходит мейоз.

Репарация наследственного материала заключается в ферментативном разрушении измененного участка молекулы ДНК с восстановлением на этом отрезке последовательности нуклеотидов, комплементарной фрагменту неповрежденной молекулы ДНК. В некотором проценте случаев фермент ошибочно разрушает фрагмент нормальной молекулы ДНК, комплементарный измененному. В результате последующего синтеза образуется мутантная двойная спираль.

Так как молекула ДНК представлена двойной спиралью, образование генной мутации проходит в два этапа. На первом этапе изменение захватывает лишь одну молекулу биспирали. Это состояние называется молекулярной гетерозиготностью или потенциальной мутацией. Переход в истинную мутацию происходит путем распространения изменения на гомологичный локус комплементарной молекулы. В результате достигается состояние молекулярной гомозиготности. Распространение изменения на обе молекулы двойной спирали приводит к тому, что мутация наследуется всеми потомками мутировавшей клетки. Согласно распространенной гипотезе переход в состояние молекулярной гомозиготности является результатом ошибки репарации. Альтернативное объяснение заключается в том, что в ближайшем цикле редупликации образуются полностью мутантная и нормальная биспираль ДНК, которые при делении расходятся в разные дочерние клетки. В последующих циклах редупликации и деления одна клеточная линия погибает вследствие различной жизнеспособности мутантных и нормальных клеток.

5.3.3. Биологические антимутационные механизмы

В результате точковых мутаций изменяется смысл биологической информации, записанной в генах. Последствия этого могут быть двоякого рода. В мало меняющихся условиях обитания новая информация обычно снижает выживаемость вида. При резкой смене условий обитания, освоении видом новой экологической ниши наличие разнообразной информации в генофонде полезно. Характерен пример с бабочками березовыми пяденицами (*Biston betularia*). Исходная популяция бабочек на Британских островах состояла из светлых особей, темные особи — меланисты — встречались в единичных экземплярах. К началу текущего столетия в промышленных районах Англии меланисты составляли уже более 99% популяции, что было связано с загрязнением лесов копотью. На фоне закопченных стволов деревьев темная окраска стала защитной. В незагрязненных областях светлые формы сохраняются в большинстве. Темная окраска бабочек развивается в присутствии доминантного аллеля *C* (*carbonaria*), а светлая — рецессивного *c*. Наличие двух аллелей по локусу синтеза меланина, таким образом, расширяет зону расселения березовых пядениц.

Интенсивность мутационного процесса поддерживается на уровне, при котором возникновение и сохранение новой биологической

информации не вызывает катастрофического снижения жизнеспособности вида. Важная роль в ограничении неблагоприятных последствий генных мутаций принадлежит естественным антимутационным барьерам, различающимся по своей природе. Так, парность хромосом в диплоидных кариотипах эукариотических организмов, благодаря феномену гетерозиготности, препятствует непременно проявлению в фенотипе рецессивных мутаций. Формой защиты против точковых мутаций служат повторы (экстракопии) некоторых генов, например кодирующих рРНК, тРНК, гистоновые белки хроматина. Интенсивность мутационного процесса снижается благодаря таким свойствам биологического кода, как триплетность и вырожденность. Протяженность в три азотистых основания минимизирует число перестановок внутри кодона. При вырожденности кода мутация в виде замены основания может дать кодон-синоним, так что нормальная последовательность аминокислот в соответствующем полипептиде не изменяется. Так, β -полипептид гемоглобина человека кодируется фрагментом ДНК из 438 нуклеотидов. Около 25% замен одного из них не вносит искажений в аминокислотную последовательность, а 2—3% приводят к образованию укороченного полипептида в связи с преждевременной терминацией синтеза иРНК. Оставшиеся 73% приводят к замене одного аминокислотного остатка. Изменения разных нуклеотидов триплета неравнозначны. Наименее эффективны замены третьего нуклеотида, 64% которых происходит без искажения смысла. Наиболее эффективны замены второго нуклеотида, которые вызывают мутации в 100%. Ограничение неблагоприятных последствий точковых мутаций достигается также благодаря неравнозначному функциональному действию различных замен аминокислот. Если новая и заменяемая аминокислоты сходны по основным свойствам, изменения в третичной структуре и биологических свойствах белка незначительны. Так, мутантные гемоглобины S и C человека отличаются от нормального замещением глутаминовой кислоты в 6-ом положении на валин и лизин. Первая замена резко изменяет свойства гемоглобина и приводит к развитию тяжелой серповидноклеточной анемии. При второй замене развивается малокровие легкой степени. Одна из причин этого заключается в том, что глутаминовая кислота и лизин гидрофильные аминокислоты, а валин гидрофобная. Рассмотренные антимулационные барьеры ограничивают проявления мутации в фенотипе особей.

Репарация или коррекция молекулярных нарушений структуры ДНК приводит к устранению из наследственного материала клетки измененного участка. Молекулярные нарушения ДНК, вызываемые различными физическими и химическими факторами, устраняются разными путями. Более универсальной является система «репарации путем вырезания», которая состоит из следующих этапов (рис. 66): а) разрыв молекулы ДНК в месте повреждения с сохранением целостности комплементарной молекулы на этом участке; б) удаление (вырезание) зоны повреждения с расширением дефекта в обе стороны; в) синтез фрагмента ДНК («заплаты») на месте разрушенного; г) восстановление непрерывности

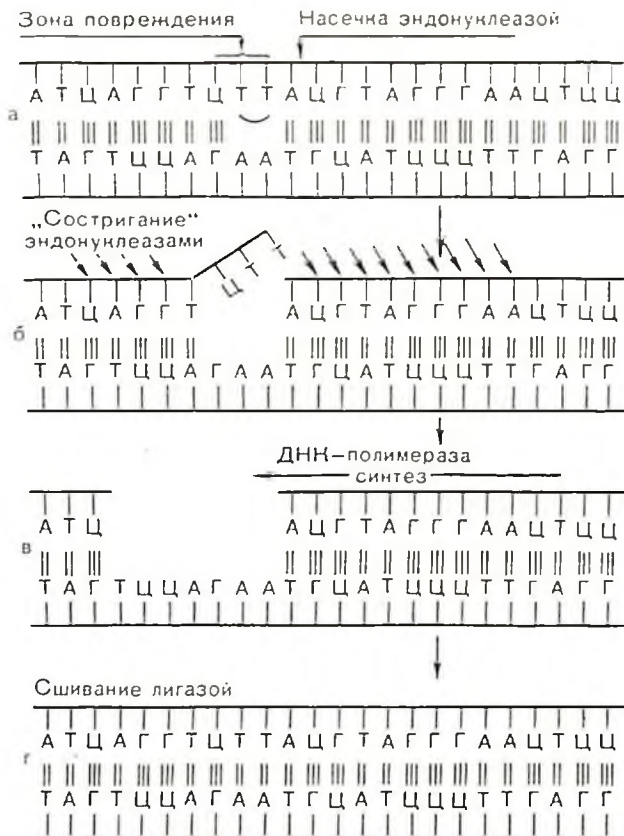


Рис. 66. Этапы репарации ДНК путем вырезания. Объяснение в тексте.

100 нуклеотидов, 5 мин — 2 ч и 3—4 нуклеотида соответственно. У эукариот найдена также система «п о с т р е п л и к а т и в н о й р е п а р а ц и и», которая функционирует в синтетическом периоде митотического цикла. В процессе предмитотического синтеза участки молекулы ДНК имеющие, например, тимидиновые димеры — Т — Т —, не редулицируются и на их месте образуются бреши. Недостающие фрагменты достраиваются с использованием в качестве матрицы нормальной молекулы ДНК. Это позволяет «обойти» поврежденный участок и избежать наследования первичного мутационного изменения дочерними клетками.

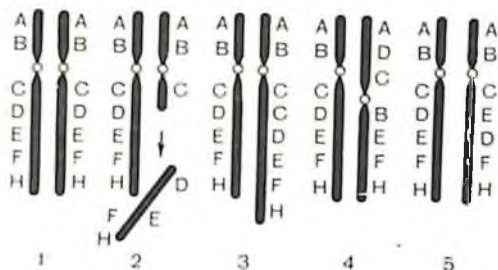
Эффективность репарации и других антимутиационных барьеров с достаточной точностью не определена. Она зависит от природы повреждений ДНК и состояния клеток. Так, в клетках почек сирийского хомячка удаляется до 70% измененных нуклеотидов. Длительное культивирование этих клеток вне организма подавляет репаративные процессы.

репарируемой молекулы ДНК.

Описанным способом из молекулы ДНК устраняются, например, пиримидиновые димеры (ТТ, ТЦ, ЦЦ), которые образуются под действием УФ-облучения. Эта система репарации функционирует в клетках человека, а ее генетический дефект, заключающийся в нарушении первого этапа, приводит к заболеванию пигментной ксеродермой. У таких пациентов часто наблюдаются изменения ДНК и хромосом при действии солнечных лучей. В клетках эукариот обнаружены две разные системы «репарации путем вырезания», которые устраняют дефекты различной природы, отличаются протяженностью разрушаемого фрагмента ДНК и длительностью процесса репарации — 1—24 ч и

Рис. 67. Внутривхромосомные перестройки.

1 — исходная пара гомологичных хромосом; 2 — делеция; 3 — дупликация; 4 — инверсия



5.3.4. Хромосомные мутации

Хромосомные мутации, хромосомные перестройки или аберрации заключаются в изменении количества или перераспределении наследственного материала хромосом. Их рассматривают как рекомбинации генов, имеющие в отличие от мейотической рекомбинации нерегулярный характер. Некоторые виды таких мутаций диагностируются по изменению морфологии метафазных хромосом с помощью микроскопа. Перестройки подразделяют на внутривхромосомные и межхромосомные. Внутривхромосомные перестройки (рис. 67) заключаются в утрате части хромосомы (делеция), удвоении или умножении некоторых ее участков (дупликация), повороте фрагмента хромосомы на 180° с изменением последовательности расположения генов (инверсия). Дупликации и делеции приводят к изменению дозы генов, поэтому их рассматривают также как частичные три- или моносомии по соответствующим хромосомам. При межхромосомных перестройках негомологичные хромосомы обмениваются участками, т. е. происходит транслокация наследственного материала. Часты комбинированные нарушения морфологии хромосом, например сочетание делеции и транслокации. Некоторые виды хромосомных аберраций приводят к изменению генного состава групп сцепления (делеции, дупликации, транслокации), другие (инверсии) — нет. Во втором случае отклонения в фенотипе мутанта обуславливаются эффектом положения, а частота хромосомных перестроек зависит от влияния внешних факторов и состояния организма. Механизмы возникновения разных видов мутаций различны, однако во всех случаях имеет место разрыв хромосомы с возможным соединением фрагментов в последующем. К хромосомным мутациям приводит первичное изменение физико-химического состояния вещества хромосомы.

При индукции хромосомных аберраций ионизирующим излучением повреждения хромосом, вопреки теоретическим ожиданиям, распределяются неслучайным образом. Наблюдается предпочтительная локализация разрывов в гетерохроматиновых участках. Избирательное распределение мутаций в еще большей степени наблюдается при химическом мутагенезе.

Хромосомные мутации изменяют дозу некоторых генов, вызывают

перераспределение генов между группами сцепления, меняют локализацию их в группе сцепления. Этим они нарушают генный баланс клеток организма, в результате чего происходят отклонения в соматическом (физическом) и психическом развитии особи. Как правило, изменения распространяются на несколько систем органов. У человека наиболее часто отмечаются пороки развития головного мозга, опорно-двигательной, сердечно-сосудистой, мочеполовой систем. Наблюдается умственная отсталость разной степени выраженности в сочетании с физическим недоразвитием. Отклонения со стороны половой системы функционально проявляются в первичном бесплодии мужчин и женщин, привычном невынашивании беременности. При доношении беременно-

Таблица 17. Признаки частичных трисомий по разным участкам хромосомы 7

| Признаки | Участок хромосомы 7 | |
|--------------------------------|--------------------------|----------------------|
| | 7 31,7 | 7 21 (или 22) — 7 31 |
| Низкая масса тела при рождении | + | — |
| Задержка роста | + | — |
| Выступающий затылок или лоб | + | + |
| Микроцефалия | — | + |
| Глазная щель | горизонтальная, узкая | Узкая |
| Эпикант | — | + |
| Переносица | Нормальная | Плоская |
| Ретрогнатизм | + | — |
| Микрогнатизм | + | — |
| Волчья пасть | + | — |
| Гипотония | ± | + |
| Уши | Низко посажены | Большие |

Примечание: + наличие признака; — его отсутствие.

Таблица 18. Обнаружение формы анеуплоидий у человека по разным хромосомам

| № хромо- сомы | Полисомии | Трисомии | Моносомии | № хромо- сомы | Полисомии | Трисомии | Моносомии |
|------------------|-----------|----------|-----------|------------------|-----------|----------|-----------|
| 1 | 0 | 0 | П | 13 | 0 | П, М | 0 |
| 2 | 0 | П | 0 | 14 | 0 | П | 0 |
| 3 | 0 | П | П | 15 | 0 | П | 0 |
| 4 | 0 | 0 | 0 | 16 | 0 | П | 0 |
| 5 | 0 | 0 | 0 | 17 | 0 | 0 | 0 |
| 6 | 0 | 0 | 0 | 18 | 0 | П, М | 0 |
| 7 | 0 | П | 0 | 19 | 0 | 0 | 0 |
| 8 | 0 | П | 0 | 20 | 0 | П | 0 |
| 9 | 0 | П | 0 | 21 | 0 | П, М | П |
| 10 | 0 | П | 0 | 22 | 0 | П | П |
| 11 | 0 | 0 | 0 | X | П, М | П, М | П, М |
| 12 | 0 | 0 | 0 | Y | П | П, М | П, М |

Примечание: 0 — не обнаружено аномалий; П — полная форма; М — мозаичная форма.

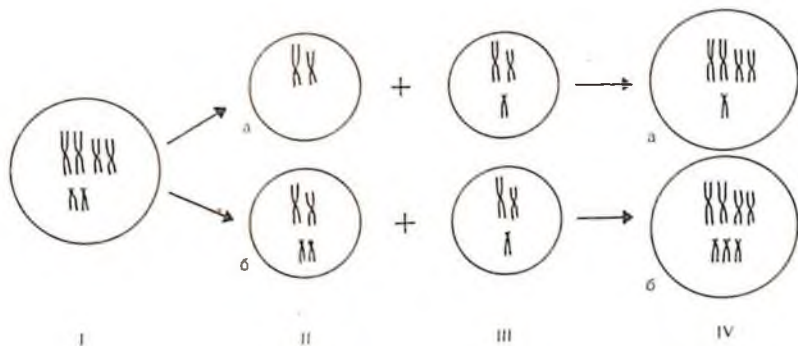


Рис. 68. Схема образования гамет с несбалансированным числом хромосом. I — исходная клетка в процессе гаметогенеза; II — гаметы: а — с нехваткой хромосом; б — с лишней хромосомой; III — нормальные гаметы второго родителя; IV — зиготы: а — моносомия; б — трисомия.

сти у таких женщин рождаются дети с небольшой массой тела. Тяжесть фенотипических нарушений коррелирует с количеством утраченного или дополнительного наследственного материала. Конкретное выражение изменений фенотипа зависит от локализации мутации в той или иной хромосоме или ее участке (табл. 17). Мутации по аутосомам, как правило, приводят к более неблагоприятным последствиям, чем по половым хромосомам. Влияние одной и той же мутации на жизнеспособность особи варьирует. Общее число описанных хромосомных мутаций у человека превышает 700. Распределение некоторых видов аббераций по отдельным хромосомам с полной или мозаичной формой изменения фенотипа показано в табл. 18.

5.3.5. Геномные мутации

К геномным мутациям относят гаплоидию, полиплоидию и анеуплоидию. Анеуплоидией называют изменение количества отдельных хромосом — отсутствие (моносомия) или наличие дополнительных (трисомия, тетрасомия, в общем случае полисомия) хромосом, т. е. несбалансированный хромосомный набор. Клетки с измененным числом хромосом появляются вследствие нарушений в процессе митоза или мейоза, в связи с чем различают митотическую и мейотическую анеуплоидию. Образование гамет с несбалансированным числом хромосом иллюстрирует рис. 68. Если дочерний организм развивается из зиготы, в образовании которой участвовала половая клетка с измененным хромосомным набором, мутация распространяется на все клетки потомка, что приводит к полной форме изменения фенотипа. Если мутация возникла вследствие нарушения митотического деления blastomeres на стадии дробления, ее наследует лишь часть клеток организма. В этом случае наблюдается мозаичная форма изменения фенотипа. У человека, по-видимому, лишь моносомия по паре половых хромосом с кариотипом XO совместима с жизнью в постнатальном периоде. Известны субъекты с три-, тетра- и пентасомией по X-

хромосоме, трисомией по У-хромосоме. Совместимые с жизнью трисомии аутосом наиболее часто затрагивают хромосомы 8, 13, 18 и 21, которые отличаются от других аутосом групп С, D, E и G относительно высоким содержанием гетерохроматина. Неблагоприятные последствия изменения числа хромосом варьируют у разных особей. Так, $\frac{2}{3}$ организмов с трисомией 21 погибает в эмбриональном периоде онтогенеза, тогда как $\frac{1}{3}$ переживает момент рождения и образует группу больных синдромом Дауна. До рождения доживает один из 40—50 эмбрионов с моносомией X0 (синдром Шерешевского — Тернера). Распределение анеуплоидий по парам хромосом дано в табл. 18.

Уменьшение и увеличение числа хромосомных наборов соматических клеток по сравнению с диплоидным обозначают соответственно как гаплоидию и полиплоидию. Г а п л о и д н ы е о р г а н и з м ы в естественных условиях обитания обнаруживаются в основном среди растений, в том числе высших (дурман, пшеница, кукуруза). Так как клетки таких организмов имеют по одной хромосоме каждой гомологичной пары, все рецессивные аллели проявляются в фенотипе, чем объясняется сниженная жизнеспособность гаплоидов. Гаплоидные растения отличаются от диплоидных меньшими размерами, что связано с пониженной вдвое дозой генов. У гаплоидных организмов нарушается процесс мейоза, что делает их почти бесплодными. В условиях воздействия на икру резких колебаний температуры в эксперименте получали гаплоидных тритонов, которые отличались сниженной жизнеспособностью.

П о л и п л о и д н ы е о р г а н и з м ы часто встречаются среди растений, что объясняется распространенностью в растительном мире вегетативного размножения и партеногенеза. Так, более трети всех покрытосемянных являются полиплоидными. В природе среди животных, не размножающихся партеногенетически, полиплоидные особи редки. В эксперименте полиплоиды получены у насекомых (тутовый шелкопряд), амфибий (тритон), птиц (индюк), млекопитающих (мышь, кролик). Различают а в т о п о л и п л о и д и ю и а л л о п о л и п л о и д и ю. В первом случае отмечается умножение хромосомных наборов одного биологического вида. Во втором случае в организме объединяются геномы разных видов. К развитию автополиплоидов приводят отклонения от нормального хода митоза, мейоза, первого деления зиготы (рис. 69). М и т о т и ч е с к а я п о л и п л о и д и з а ц и я происходит вследствие незавершения деления клетки цитотомией. Все потомки такой клетки имеют увеличенное вдвое число хромосомных наборов и являются тетраплоидным. Так как часть клеток организма остается диплоидной, возникает мозаичная форма полиплоида. Если увеличение числа хромосомных наборов по аналогичному механизму происходит при первом делении зиготы (з и г о т и ч е с к а я п о л и п л о и д и з а ц и я), то тетраплоидными оказываются все соматические клетки, что соответствует полной форме полиплоидного организма. При нерасхождении хромосом в первом делении мейоза образуются гаметы с нередуцированным, диплоидным хромосомным набором. Участие такой гаметы в

оплодотворении дает триплоидный организм. При этой разновидности автополиплоидии, называемой мейотической изменением числа хромосомных наборов распространяется также на все клетки организма. Аллополиплоидные организмы образуются путем межвидовой (отдаленной) гибридизации. Типичным примером может служить гибрид редьки и капусты Г. Д. Карпеченко. В клетках этого гибрида собраны хромосомные наборы обоих родителей. Полиплоидные организмы в сравнении с диплоидными имеют, как правило, большие размеры благодаря увеличению размеров клеток.

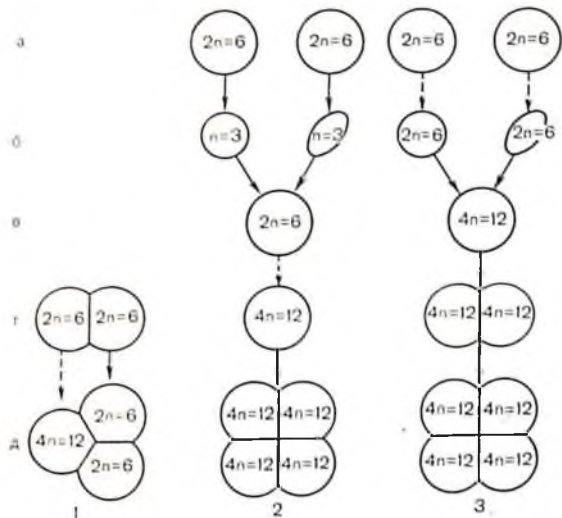


Рис. 69. Схема полиплоидизации.

1 — митотическая; 2 — зиготическая; 3 — мейотическая; а — исходные диплоидные клетки; б — гаметы; в — зиготы; г — д — соматические клетки организма.

Из-за нарушения мейоза в условиях увеличенного количества хромосом у многих полиплоидов снижена плодовитость. Ряд полиплоидных форм растений имеют повышенную устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды, что объясняется меньшей вероятностью проявления в фенотипе рецессивных аллелей. Наряду с этим для автополиплоидов характерны нарушения онтогенеза. Так, курица, соматические клетки которой при двух половых хромосомах имели три набора аутосом, при нормальной жизнеспособности отличалась недоразвитием правой половой железы и мозаичным строением (овотестис) левой. У млекопитающих отклонения в развитии более выражены. У мышей, например, большинство триплоидных эмбрионов погибает в первой половине беременности. Так как автополиплоиды имеют сбалансированный набор хромосом, отклонения в развитии объясняются изменением дозы генов.

Полиплоидные зародыши человека обнаружены при изучении материала, полученного при выкидышах. Описаны единичные случаи рождения три- и тетраплоидных людей. Продолжительность жизни новорожденных с полной триплоидией варьировала от 15 мин до 7 сут. Нарушения фенотипа при этом разнообразны: отмечается общее соматическое недоразвитие, сращение III — IV пальцев кисти и стоп, дефект межжелудочковой перегородки сердца (в $\frac{1}{3}$ случаев), уродства мочеполовой и нервной систем. Мозаичная диплоидно-триплоидная форма обнаружена у жизнеспособных детей 9—10 лет.



Рис. 70. Соматическая мутация у плодовой мухи. Сектор белого цвета (1) на красном глазе (2).

Рис. 71. Односторонняя гинекомастия (увеличенная молочная железа) у 14-летнего мальчика.

5.3.6. Соматические мутации

Мутации, возникающие в телесных клетках на той или иной стадии индивидуального развития организма, называют **соматическими**. Различают генные, хромосомные и геномные соматические мутации. Механизмы развития и частота возникновения соматических мутаций сходны с аналогичными показателями генеративных мутаций. Соматическая мутация наследуется потомками только той клетки, в которой она произошла, поэтому распространение ее в организме всегда мозаично. Чем раньше в онтогенезе появляется такая мутация, тем больше мутантных клеток образуется в результате последующих делений и тем значительнее объем изменений в фенотипе. При сохранении мутантными клетками пространственной близости измененный участок отчетливо выделяется на фоне органа с нормальным клеточным составом (рис. 70). У видов, размножающихся исключительно половым путем, соматические мутации в ряду поколений организмов не передаются. Вегетативное размножение открывает такую возможность и позволяет использовать соматические мутации в селекции, например растений. Так И. В. Мичуриным был создан сорт Антоновка 600-граммовая. Соматической мутацией по типу анеуплоидии, заключающейся в утрате Y-хромосомы, можно объяснить мозаичный фенотип мальчика (рис. 71).

У животных и человека в определенных органах, например печени, закономерно имеются полиплоидные клетки, число которых увеличивается с возрастом. Учитывая более крупные размеры таких клеток, **избирательная соматическая полиплоидия** представляет собой полезное явление. Она способствует увеличению функциональных возможностей органа в условиях, когда достичь этого путем интенсификации пролиферации клеток невозможно.

Изменение числа хромосом и их морфологии типично для клеток злокачественных новообразований животных и человека. Одинаковые

изменения наблюдаются в опухолях разной природы. Некоторые новообразования однако имеют специфические нарушения карноти-па. Так, при хроническом миелоидном лейкозе — опухолевом разрастании кроветворной ткани костного мозга — в измененных клетках регистрируется делеция длинного плеча хромосомы 22 с транслокацией отделившегося фрагмента на хромосому 9. Для острой формы этого заболевания типична, хотя и не обязательна, транслокация наследственного материала между 8 и 21 хромосомами.

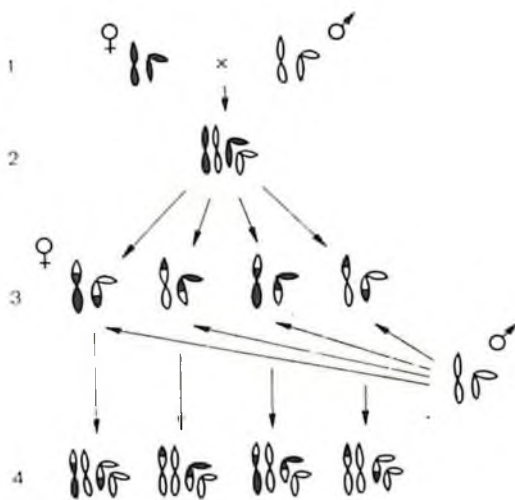


Рис. 72. Клеточные механизмы комбинативный изменчивости.

1 — гаметы исходной пары родителей; 2 — генотип потомка F₁; 3 — гаметы потомка F₁; 4 — генотипы потомков F₂.

5.3.7. Комбинативная изменчивость

Комбинативной называют изменчивость, которая зависит от перекombинации аллелей в генотипах потомков по сравнению с генотипами родителей. В отличие от перераспределения наследственного материала нерегулярного типа при хромосомных aberrациях такая рекомбинация у организмов, размножающихся половым способом, происходит закономерно.

Существует три механизма комбинативной изменчивости (рис. 72). Два из них связаны с мейозом. Благодаря обмену генетическим материалом между гомологичными хромосомами при кроссинговере аллельный состав хромосом половых клеток потомка изменяется в сравнении с таковым гамет родителей. В связи с неизвестным характером расхождения отцовских и материнских хромосом каждой гомологичной пары в анафазе редукционного деления в хромосомных наборах гамет потомка представлены одновременно хромосомы, унаследованные от обоих родителей, причем в разных сочетаниях (на рис. 72, см. 1, 3). Третий механизм комбинативной изменчивости связан с оплодотворением. Благодаря случайному подбору гамет, участвующих в оплодотворении, создается разнообразие сочетаний хромосом и, следовательно, аллельного состава зигот (см. рис. 72, 4).

Явление комбинативной изменчивости объясняет, почему в детях и внуках сочетаются признаки родственников по отцовской или материнской линии.

5.3.8. Медико-генетический аспект брака

Живые существа, включая человека, являются генетическими наследниками своих предков, что проявляется в наличии в генотипах родственников определенной доли общих аллелей. Вероятность наличия у каждого из двух индивидуумов в известном локусе аллелей, полученных от общего предка и идентичных по происхождению, называют коэффициентом родства. Он выражается в долях единицы. Так, применительно к человеку, для родителей и детей, братьев и сестер, исключая монозиготных близнецов, этот коэффициент составляет $1/2$. Значения его для других степеней родства приведены в табл. 19.

Таблица 19. Доля общих аллелей у людей разной степени кровного родства

| Степень родства | Доля общих аллелей |
|--|--------------------|
| Родитель, ребенок, сибс (брат, сестра) | $1/2$ |
| Монозиготные близнецы | $1/0$ |
| Дизиготные » | $1/2$ |
| Дед, внук, дядя, тетя, племянник, племянница | $1/4$ |
| Двоюродные сибсы (братья, сестры) | $1/8$ |
| Троюродные | $1/32$ |

Понятие родства в том смысле, в каком оно используется здесь, несколько неопределенно. В эволюционном смысле, например, все люди на известном этапе существования человечества имели общих предков и, следовательно, состоят в родстве. Об этом свидетельствуют простые расчеты. Живущие ныне люди имеют по два родителя, четыре пра-родителя, восемь прапрародителей. Таким образом n поколений тому назад каждый из них имел 2^n предков. Примем, что в среднем за столетие сменяется четыре поколения. Тогда 1000 лет тому назад у любых двух индивидуумов наших дней, не состоящих в родстве друг с другом, имелось бы 2^{40} предков. Известно, однако, что в X веке население планеты не превышало 200 млн. человек. В сравнительно недалеком прошлом, однако, человечество было представлено совокупностью относительно малочисленных групп, в пределах которых и заключались браки. Люди каждой группы имели более высокий показатель генетического родства, чем индивидуумы из разных групп.

У человека аллельный состав генотипов потомков зависит от системы браков, практикуемой конкретной группой людей на протяжении длительного периода времени. При не избирательных браках (панмиксии) существует равная вероятность вступления в брак любого индивидуума одного пола с любым индивидуумом противоположного пола из числа лиц, входящих в данную группу. Если индивидуумы, состоящие в родстве, вступают в брак чаще, чем при случайном подборе брачных пар, говорят об инбридинге, если реже — об аутбридинге. Существуют

также системы положительного и отрицательного ассортативного (избирательного) образования брачных пар. В первом случае отмечается более частое, а во втором — более редкое вступление в брак индивидуумов, сходных по определенным фенотипическим признакам. Так, браки, между глухонемыми, а также людьми, сходными по росту или умственному развитию, наблюдаются чаще, чем можно было бы ожидать при панмиксии. Напротив, рыжеволосые мужчины и женщины избегают вступать в брак друг с другом. Генетические последствия разных систем браков заключаются в изменении уровня гетерозиготности потомков. На рис. 73 показано изменение уровня гомозиготности потомства в ряду поколений под влиянием скрещиваний при различной степени родства родителей. При самооплодотворении, являющемся наиболее тесной формой инбридинга, относительная доля гетерозигот в следующем поколении снижается вдвое, что обуславливает высокую скорость перехода в гомозиготное состояние. При снижении степени генетического родства родителей указанный процесс резко замедляется. Так, шесть поколений самооплодотворения оказывается более эффективным, чем семнадцать поколений браков типа «брат-сестра» или «родитель-потомок». Сходным с инбридингом, но более мягким действием обладает положительное ассортативное скрещивание.

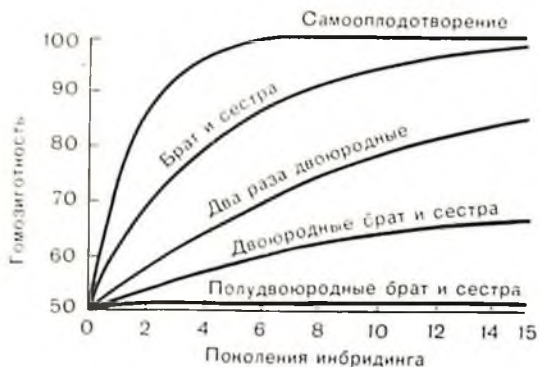


Рис. 73. Изменение гомозиготности потомков в ряду поколений при разной степени генетического родства скрещиваемых особей.

Величину гомозиготизации организма выражают через коэффициент инбридинга (F), который показывает вероятность наличия в определенном локусе хромосом родителей аллелей, идентичных по происхождению. Другими словами, этот коэффициент отражает долю локусов в генотипе потомка конкретной пары родителей, по которым он гомозиготен:

$$F = \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n'+1} \cdot (1 + F_2),$$

где n и n' — число поколений, считая от общего предка до родителей индивидуума; F_2 — коэффициент инбридинга для общего предка.

Если предок неинбреден, то $F_2 = 0$, а $F = \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n'+1}$. Так, двоюродные сибсы отделены от своих прародителей двумя поколениями. Тогда, по возможным линиям родства (от деда или от бабушки), если сами прародители неинбредны, для потомства двоюродных сибсов коэффициент инбридинга равен:

$$F = \underbrace{\left(\frac{1}{2}\right)^{2+2}}_{\text{(общий предок - мужчина)}} + \underbrace{\left(\frac{1}{2}\right)^{2+2}}_{\text{(общий предок - женщина)}} = \frac{1}{16}.$$

Коэффициенты инбридинга лиц, рождаемых в браках «родитель — потомок», равен $\frac{1}{4}$, а «дядя (тетя) — племянница (племянник)» — $\frac{1}{8}$.

В группах людей относительно редко встречаются так называемые и н ц е с т н ы е б р а к и (запретные) между родственниками первой степени родства («отец — дочь», «брат — сестра»). В истории человечества столь тесная форма инбридинга как система допускалась в отдельных случаях, например в династии Птоломеев, правивших в Египте в 305—30 годах до н. э. В племени эрnodан с Малабарского берега полуострова Индостан старшая дочь обычно становилась второй женой отца. В настоящее время браки такого рода запрещены почти повсеместно. Во многих государствах запрещены браки «племянник (племянница) — тетя (дядя)». В США более чем в трети штатов запрещены браки между двоюродными сибсами. Частота браков последнего типа в большинстве западноевропейских стран ниже 1%. В высокогорных деревнях Швейцарии, еврейских общинах многих городов Германии частота браков между двоюродными родственниками составляет 6—12%. Частота родственных браков по Самаркандской области в среднем равна 11,6% (табл. 20). Высокая частота близкородственных браков типична для малых по размерам групп людей, изолированных в силу географических (высокогорье), экономических, религиозных (секта самаритян), национальных и расовых особенностей уклада жизни или предрассудков.

Медицинское значение различных систем браков обуславливается тем, что в условиях инбредного размножения при близкородственных браках среди потомков растет число гомозигот, в том числе и по локусам вредных рецессивных аллелей. Длительно практикуемый инбридинг у растений и животных часто, хотя и не всегда вызывает снижение жизнеспособности и плодовитости. Предполагают, что такая «и н б р е д н а я д е п р е с с и я» является следствием утраты по многим локусам гетерозиготности. О сниженной жизнеспособности потомства родителей-родственников говорит увеличенная детская смертность в таких семьях (табл. 21). В них повышается также вероятность наследственных заболеваний, передающихся по ауто-сомно-рецессивному типу. Вместе с тем известны примеры длительно

Т а б л и ц а 20. Структура браков (Самаркандская область)

| Типы браков | Сельское население | Городское население | Итого |
|------------------------------|--------------------|---------------------|-------|
| По родству: | | | |
| Всего обследовано | 4988 | 1998 | 6986 |
| неизвестные случаи | 362 | 142 | 504 |
| супруги не состоят в родстве | 4026 | 1646 | 4862 |
| супруги состоят в родстве: | 600 | 210 | 810 |
| дядя — племянница | 48 | 4 | 52 |
| Племянник — тетя | 14 | 4 | 18 |
| двоюродные сибсы | 199 | 129 | 328 |
| троюродные сибсы | 72 | 21 | 93 |
| дальние родственники | 265 | 52 | 317 |
| инцестный брак | 2 | 0 | 2 |

Таблица 21 Детская смертность в потомстве родителей, состоящих и несостоящих в родстве, на примере трех местностей во Франции (на 1000 случаев рождения)

| Местность | Родство родителей | Мертворождения | Умершие в возрасте | | |
|-----------|-------------------|----------------|--------------------|----------|----------------|
| | | | 0-2 мес | 2-12 мес | от года и выше |
| Морибан | Нет | 21 | 23 | 39 | 55 |
| | Есть | 50 | 43 | 38 | 96 |
| Финистер | Нет | 21 | 13 | 25 | 70 |
| | Есть | 28 | 31 | 50 | 96 |
| Луар | Нет | 19 | 21 | 19 | 39 |
| | Есть | 26 | 30 | 24 | 56 |

существующих малочисленных групп людей, которые не испытывают вредных последствий инбридинга.

Аутбридинг поддерживает высокий уровень гетерозиготности, что иногда приводит к повышению жизнеспособности. Хотя это строго не доказано, увеличение роста жителей Европы в текущем столетии (явление акселерации) может быть отчасти связано с преодолением ограничений в заключении браков.

5.3.9. Генетическая инженерия

Формы генотипической изменчивости, рассмотренные выше, вызывают изменение содержания или перераспределение наследственной информации в процессе развития организмов в естественных условиях. В настоящее время возникло новое направление молекулярной биологии и генетики — генетическая инженерия, которая занимается направленным изменением биологической информации клеток или организмов для получения живых существ с заданными фенотипическими характеристиками. Задачи генетической инженерии разнообразны, что объясняет разные уровни ее применения — организменный, клеточный, генный.

Представление об организменном уровне применения генетической инженерии дает пример аллофенных животных. Тела их состоят из генотипически разных тканей, развившихся из клеток нескольких родителей, искусственно объединенных в данном потомке (рис. 74). Так, зародыши мышей на стадии восьми бластомеров, извлеченные из двух и более матерей, в пробирке разбиваются на отдельные бластомеры. Путем комбинации бластомеров создается комплексный эмбрион, который на стадии гастрюлы вводится в матку мыши-воспитательницы. Рожденный аллофенный мышенок объединяет в фенотипе черты всех родителей, но вместе с тем отличается некоторыми уникальными свойствами. Интересен, например, факт нормального развития и жизнедеятельности аллофенного потомка, составленного из клеток родителей, ткани которых во взрослом состоянии иммунологически не совместимы.

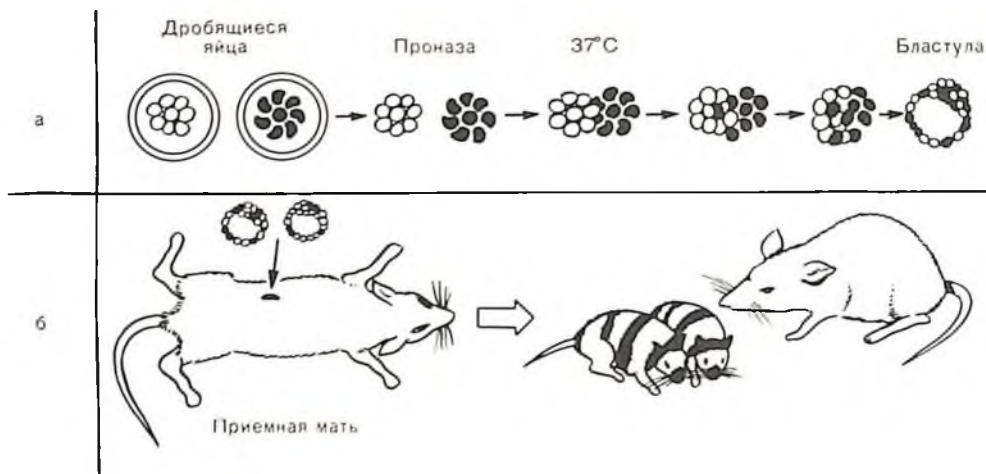


Рис. 74. Получение аллофенных мышей путем образования смешанной бластулы. а — процедуры, осуществляемые в пробирке; б — введение смешанной бластулы в матку приемной матери и рождение аллофенного потомка.

Путем объединения цитоплазмы яйцеклетки и ядерного материала соматической клетки с последующим развитием полноценного организма создаются генетически тождественные особи даже у млекопитающих. В селекции это открывает возможность прямой передачи потомкам особо ценного генотипа в обход явления комбинативной изменчивости.

На клеточном уровне применения генетической инженерии путем соматической гибридизации получают гибриды, совмещающие в одной клетке генотипы организмов разных биологических видов. Особенность гибридов «человек-мышь», например, заключается в постепенном удалении из клетки человеческих хромосом. Наблюдения за изменениями клеточного фенотипа после потери отдельной хромосомы уточняют генный состав групп сцепления человека.

Эффективным путем управления наследственностью на генном уровне является генная инженерия. Она объединяет в себе методы получения отдельных генов и введения их в геномы других организмов с целью изменить фенотип последних. Основные этапы процесса изменения генотипа и фенотипа в этом случае заключается в следующем: 1) выделение гена из клетки-донора или искусственный его синтез; 2) присоединение гена к молекуле ДНК (вектору), способной ввести его в клетку-реципиент; 3) включение гена в геном клетки-реципиента; 4) активация гена и проявление информации в фенотипе клетки-реципиента путем ее транскрипции и трансляции. Роль векторов выполняют фаги, вирусы, плазмиды, эписомы, митохондриальная ДНК.

Достижения генной инженерии используются в нескольких направлениях. Биотехнологическое направление

заключается в получении микроорганизмов, которые благодаря внедрению соответствующих генов синтезируют биологически активные вещества. Так, получены штаммы микроба кишечной палочки, продуцирующие соматостатин и инсулин человека — гормоны, необходимые для лечения сахарного диабета. Селекционеры путем пересадки генов азобактерий пытаются получить растения, фиксирующие азот непосредственно из воздуха. Некоторые перспективы открываются и в области медицины. Введение в организм соответствующих генов при дефективности собственных устранит наследственно обусловленные нарушения обмена веществ.

Генная инженерия служит мощным орудием изменения наследственности живых организмов на благо человека. Но безответственность в исследованиях такого рода таит опасность глобальной катастрофы в связи с появлением патогенных свойств у микроорганизмов, в обычных условиях безвредных для человека. На Международной конференции в г. Асиломаре (США) в 1975 г. выработаны требования, соблюдение которых снижает вероятность неблагоприятных последствий генной инженерии. Так, в качестве клеток-реципиентов предлагается использовать штаммы «саморазрушающихся бактерий», которые при температуре человеческого тела погибают.

5.3.10. Медико-генетическое консультирование

Механизмам наследственности принадлежит ведущая роль в процессах развития и жизнедеятельности живых организмов, поэтому изменения в наследственном материале нередко приводят к нарушению здоровья человека — возникновению наследственных болезней. В зависимости от уровня, на котором произошло изменение, выделяют генные и хромосомные болезни. В основе генных наследственных болезней наиболее часто лежат неблагоприятные по фенотипическим проявлениям мутации структурных генов. Группа хромосомных болезней представлена патологическими состояниями, причиной которых служат хромосомные или геномные мутации. К наследственной патологии относят также болезни с наследственным предрасположением. В их развитии решающее значение имеет определенное сочетание генетических и внешних факторов.

В диагностике наследственных болезней широко и эффективно используются данные клинических лабораторных исследований. Иногда для постановки и уточнения диагноза таких заболеваний приходится прибегать к специальным генетическим методам. Особенности многих генных и хромосомных болезней служат возможность воспроизведения их в потомках, а также гетерозиготное носительство неблагоприятных рецессивных аллелей клинически здоровыми индивидуумами. В обоих случаях встает задача прогнозирования здоровья потомства, которая решается на данных специального генетического обследования.

Помощь лечащему врачу в постановке диагноза наследственного заболевания, определение прогноза здоровья будущего или родившегося

ребенка проводится врачом-генетиком в рамках специализированной медицинской помощи — медико-генетического консультирования.

Медико-генетическое консультирование включает три главных этапа. На первом этапе проводится уточнение диагноза с использованием специальных генетических методов. Выполняется подробное генеалогическое обследование и составляется родословная, что позволяет сделать заключение о типе и варианте наследования патологического состояния. С помощью биохимико-генетических методов устанавливаются генетически обусловленные изменения обмена веществ. Эти данные ценны тем, что они нередко выявляют непосредственную причину патологического состояния в виде дефекта синтеза определенного фермента. При наличии клинических проявлений хромосомной болезни показано применение цитогенетического метода. При подозрении на заболевание, связанное с нарушением синтеза иммуноглобулинов, проводится иммуногенетическое обследование, включающее анализ глобулиновой фракции белков крови и тестов на функциональное состояние разных типов лимфоцитов.

Диагностика гетерозиготного носительства рецессивных аллелей основана на выявлении фенотипических различий между гомо- и гетерозиготными индивидуумами, главным образом по количеству первичного продукта генной активности. У лиц, гетерозиготных по аллелю фенилкетонурии, например, концентрация фенилаланина в крови, особенно на фоне введения в организм аминокислоты извне, выше, чем у нормальных гомозигот. Гетерозиготы по аллелю серповидноклеточности отличаются наличием в эритроцитах, наряду с нормальным, аномального гемоглобина, что устанавливается биохимически (см. рис. 61).

Все более широкое применение в целях прогноза здоровья ожидаемого ребенка приобретает пренатальная (дородовая) диагностика. Метод ультразвукового скенирования или ультрасонографии основан на регистрации пропускания тканями плода ультразвуковых волн. С его помощью определяются анатомические отклонения и нарушения пропорционального развития частей организма. В отличие от рентгенографии этот метод безопасен для матери и плода. Перспективен метод амниоцентеза, заключающийся в заборе шприцем, обычно на 15—16-й неделе беременности, околоплодной жидкости с содержащимися в ней слушенными клетками плода. Далее жидкость и клетки, прямо или после культивирования на питательной среде, подвергают цитологическим, цитогенетическим, биохимико-генетическим, иммуногенетическим исследованиям. В случае обнаружения тяжелой патологии производится операция искусственного прерывания беременности.

На втором этапе медико-генетического консультирования определяется прогноз потомства, который основывается на данных о типе и варианте наследования патологического состояния, результатах пренатальной диагностики.

Третий этап медико-генетического консультирования состоит в

формулировании заключения и объяснении заинтересованным лицам в доступной форме смысла генетического риска. Основная задача врача-генетика на этом этапе заключается в консультативной помощи семье при принятии решения о деторождении.

Для оказания специализированной генетической помощи организуются медико-генетические консультации, выполняющие четыре главные функции: 1) определение прогноза в семьях с наследственной патологией; 2) разъяснение величины риска и помощь в выборе решения; 3) уточнение диагноза наследственного заболевания для лечащего врача; 4) пропаганда медико-генетических знаний.

Согласно ориентировочным расчетам в консультациях врача-генетика нуждаются 5—25% всех семей.

Глава 6

БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ

6.1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ И ТИПЫ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Во времени жизнь организована как смена поколений организмов. Организмы каждого поколения осуществляют закономерный процесс развития или жизненный цикл. Наиболее демонстративен жизненный цикл многоклеточных растений и животных, размножающихся половым способом, который начинается одной клеткой — зиготой. Совершающиеся в определенной последовательности преобразования клеток, образующихся в результате деления зиготы и ее потомков, обуславливают рост организма, выделение в нем клеток разных направлений специализации и частей, различающихся строением и выполняемыми функциями, и наконец, достижение состояния зрелости. Зрелый организм выполняет главную биологическую задачу — воспроизведение особей следующего поколения. В дальнейшем организм стареет, что проявляется в снижении уровня его жизнедеятельности. Жизненный цикл завершается смертью. Жизненные циклы некоторых одноклеточных эукариот и микроорганизмов нередко исчерпываются клеточным циклом. Их усложнение связано с возможностью образования цист или спор, включением стадии полового размножения. Переходной формой между циклами одноклеточных и многоклеточных организмов служит жизненный цикл некоторых колониальных простейших, например *Volvox*. В отличие от одноклеточных у них происходит стабильное выделение в развитии линий генеративных и соматических клеток, однако не наблюдается разнообразия морфофункциональных специализаций соматических клеток. У многих простейших и низших многоклеточных циклы отличаются высокой степенью сложности.

Совокупность взаимосвязанных и детерминированных хронологических событий, закономерно совершающихся в процессе осуществления организмом жизненного цикла, обозначают терминами «онтогенез» или «индивидуальное развитие».

Различают два главных типа индивидуального развития — не прямое (с метаморфозом) и прямое. Первый из названных типов характеризуется наличием особой вставочной формы — личинки, более или менее отличной от зрелой особи по строению тела и ведущей активный образ жизни. Некоторые личинки имеют органы захвата и переработки пищи, тогда как другие снабжены лишь органами расселения. Последнее типично для личинок паразитов (мирацидий и циркария сосальщиков, корацидий широкого лентеца). Совокупность процессов, в результате которых происходит переход от личиночной к взрослой форме, называется метаморфозом. Он заключается в изменении внешнего вида и строения животного и достижении им половозрелого состояния. Непрямой тип индивидуального развития свойствен видам, откладывающим яйца с относительно малым количеством желтка.

При прямом развитии зародышевый период заканчивается рождением молодой формы, имеющей общий план строения, набор органов и систем, характерный для зрелого состояния, но отличающейся меньшими размерами, функциональной и структурной незрелостью органов и систем. Этот тип развития присущ животным, откладывающим яйца с высоким содержанием желтка.

Характерные особенности имеет тип развития плацентарных млекопитающих и человека. Он является вариантом прямого развития, но отличается тем, что непосредственно по окончании зародышевого периода после рождения новый организм не способен к самостоятельному образу жизни, так как нуждается в специфическом питании — секрете определенных желез материнского организма (молоко).

Изменения в индивидуальном развитии проявляются на разных уровнях организации особи — генетическом, молекулярно-биохимическом, клеточном, тканевом, органном, системном. Исследования индивидуального развития проводятся с участием специалистов многих отраслей биологической науки — генетиков, биохимиков, морфологов, эмбриологов, молекулярных биологов. Усиление роли междисциплинарных исследований онтогенеза, наметившееся в начале текущего столетия, привело к возникновению самостоятельной области науки о живом — биологии развития. Она изучает наследственные, молекулярные, структурные основы, а также механизмы регуляции онтогенетических изменений на всех этапах жизненного цикла особи.

Основу процесса индивидуального развития составляет наследственная информация, получаемая потомками от родителей. Достаточно, однако, сравнить, например, человека на начальной, одноклеточной стадии онтогенеза и во взрослом состоянии, чтобы прийти к заключению о том, что в ходе развития объем информации, воспроизведенный в структурах и метаболизме организма, возрастает. Об этом свидетельствует, в частности, большее разнообразие химических соединений, их случайное распределение в органах, наличие самих органов и многое другое, что мы наблюдаем у взрослой особи и не обнаруживаем в зиготе. Накопление информации в процессе развития служит важной чертой онтогенеза и свидетельствует о его системном

характере. Первичная наследственная информация зиготы играет роль инструкции, в соответствии с которой при активном регулирующем влиянии факторов окружающей среды в развивающемся организме последовательно образуются и закономерно взаимодействуют друг с другом молекулы и структуры разных уровней сложности. С учетом этого замечания онтогенез можно определить как процесс реализации потомком наследственной информации родителей в определенных условиях окружающей среды. Это определение подчеркивает, что генетические закономерности играют важную роль в индивидуальном развитии, но не исчерпывают всего его содержания.

Кроме зародышевого развития, роста, старения биология развития изучает также молекулярно-генетические, клеточные и системные механизмы регенерации — совокупности процессов, обуславливающих восстановление структур, снашиваемых в процессе жизнедеятельности организма или утрачиваемых вследствие травмы.

6.2. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

Онтогенез представляет собой непрерывный процесс развития особи. Однако для удобства изучения, а также в связи с тем, что на отдельных этапах его происходит смена преобладающих молекулярных, клеточных и системных механизмов и характера отношений организма с окружающей средой онтогенез многоклеточных организмов подразделяют на периоды и стадии. Предложено несколько схем периодизации индивидуального развития. В соответствии с одной из них, имеющей широкое распространение, выделяют эмбриональный и постэмбриональный периоды. У плацентарных животных и человека выделяют дородовой (антенатальный) и послеродовой (постнатальный) периоды. Первый охватывает развитие до рождения особи и происходит под покровом яйцевых оболочек, а у плацентарных в материнском организме. В этот период факторы окружающей среды оказывают на развивающийся организм опосредованное действие. После рождения, с началом постнатального периода принципиальным образом меняются условия существования организма. Он начинает самостоятельную жизнь, вступая в непосредственное взаимодействие с окружающей средой.

Названные периоды онтогенеза подразделяются на стадии, различающиеся по конкретному содержанию изменений. У животных, размножающихся половым способом, эмбриональный период представлен следующими стадиями: одноклеточной (зигота), дробления (образование однослойного зародыша бластулы), гаструляции (образование трехслойного зародыша), гисто- и органогенезов (образование тканей и органов). В первые 8 нед развивающийся организм человека называют эмбрионом или зародышем, что соответствует прохождению им зародышевой стадии. С 9-й недели начинается плодная стадия развития. Организм приобретает характерные наружные формы, в нем обособляются закладки органов. На этой стадии он называется плодом.

В постнатальном периоде при прямом типе развития выделяют

ранний и поздний постнатальный онтогенез. При этом к раннему постнатальному онтогенезу относят отрезок жизни до приобретения черт структурно-функциональной и репродуктивной зрелости, а к позднему — отрезок жизни, соответствующий зрелому состоянию и старению организма. Дальнейшее подразделение наиболее детально проводится для человека. Оно обосновывается результатами исследования возрастной физиологии и медицины. Так, в раннем постнатальном онтогенезе человека выделяют периоды новорожденности, грудного возраста, дошкольного и школьного возраста, полового созревания (пубертатный). Выделение их способствует оптимальному решению практических задач педиатрии, так как ранний постнатальный онтогенез характеризуются относительно быстрой сменой функциональных показателей различных органов и систем организма. Соответственно меняются требования к характеру питания, гигиеническому режиму, а также выносливость по отношению к температурным, физическим, эмоциональным нагрузкам.

Схема периодизации онтогенеза, которой мы будем придерживаться в дальнейшем, вытекает из существа генетических механизмов индивидуального развития, которое рассматривается как процесс реализации наследственной информации, обуславливающий достижение состояния зрелости и участие организма в репродукции. В этой схеме, отражающей общебиологические закономерности, выделяют дорепродуктивный, зрелый (активный репродуктивный) и пострепродуктивный периоды. Первый из них, начинаясь с момента образования зиготы, ограничивается достижением половой зрелости и может быть назван также периодом развития дефинитивного фенотипа, второй — периодом стабильного функционирования органов и систем, третий — периодом старения организма. Одним из главных критериев выделения периодов согласно приводимой схеме является участие организма в репродукции, что создает трудности с установлением точных границ периодов. В частности, у млекопитающих и человека состояние половой зрелости достигается развивающимся организмом нередко раньше, чем он реально получает возможность активно участвовать в размножении. Репродуктивный и пострепродуктивный периоды онтогенеза женщины разграничены достаточно отчетливо (менопауза). Стареющий мужчина сохраняет способность к воспроизведению потомства, однако активность его в этом отношении снижается. Соответственно снижается доля участия в формировании состава генофонда следующего поколения. В силу социальной сущности биологический критерий зрелости, используемый в рассматриваемой схеме, в отношении человека дополняется показателями эффективности обучения, трудовой деятельности, творческой активности людей в разные возрастные периоды.

Дорепродуктивный период включает эмбриональное развитие и ранний постнатальный онтогенез, выделяемые согласно первой схеме периодизации. Хотя акт рождения принципиально изменяет характер отношений между организмом и внешней средой, в раннем постна-

тальном периоде в сравнении с эмбриональным периодом главное направление развития сохраняется. В частности, продолжают формироваться процессы, рост организма, происходят изменения клеточного состава и межтканевых отношений в различных органах. Однако если в эмбриональном периоде формообразовательные процессы доминируют, то в раннем постнатальном онтогенезе происходит смена этих процессов обычными формами жизнедеятельности, характерными для каждого органа во взрослом состоянии.

В последнее время появились основания для выделения в индивидуальном развитии предзародышевого (предэмбрионального) периода, который соответствует гамеогенезу. Такое выделение обосновывается тем, что в дополнение к выработке питательного материала зародыша желтка в оогенезе синтезируются и сохраняются в цитоплазме ооцитов до начала развития некоторые биологически важные макромолекулы, например информационные РНК, контролирующие ранние стадии эмбриогенеза.

6.3. ПРЕДЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Предэмбриональный период или прогенез заключается в образовании половых клеток. Яйцеклетки и сперматозоиды развиваются из первичных половых клеток, которые обособляются на ранних стадиях эмбриогенеза. У аскариды и веслоногого рака циклопа это происходит после первых делений дробления, у моллюсков, насекомых, высших позвоночных — несколько позже, но до наступления стадии гастрюлы.

Области зародыша, в которых обнаруживаются первичные половые клетки, различаются у разных групп организма. У млекопитающих, как и у других позвоночных, первичные половые клетки образуются во внезародышевой мезодерме, отличающейся ранним развитием кровеносных сосудов и повышенной в сравнении с другими областями зародыша концентрацией питательных веществ. Впоследствии они мигрируют к месту своей окончательной локализации в развивающуюся половую железу — яичник или семенник.

Образование первичных половых клеток, по-видимому, связано с наличием особой «половой цитоплазмы», располагающейся обычно на вегетативном полюсе яйцеклетки. У многих животных участок цитоплазмы яйца, ответственный за выделение первичных половых клеток, отличается пигментацией или содержанием гранул, названных половыми детерминантами. В яйцеклетках двукрылых и лягушки эти гранулы видны еще до начала развития. В последующем они попадают в цитоплазму первичных половых клеток. Последние нередко отличаются от других клеток зародыша большей величиной, хорошо заметным ядром, некоторыми цитохимическими особенностями, например более высокой активностью фермента щелочной фосфатазы. Использование цитохимических методов маркировки позволило проследить возникновение и миграцию первичных половых клеток у человека (рис. 75). Они появляются в стенке желточного мешка спустя 24 сут после оплодотворения. У 4-недельного

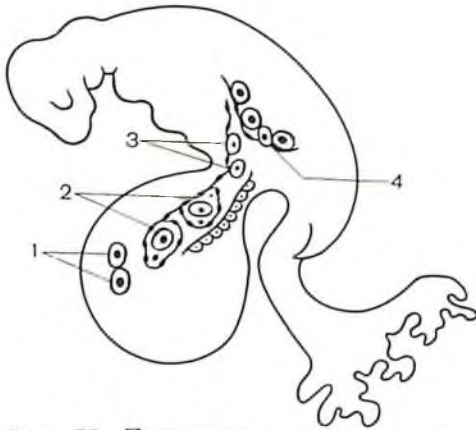


Рис. 75. Первичные половые клетки человека.

1 — в желточном мешке; 2 — в кровеносных сосудах; 3 — в брыжейке; 4 — в половой железе.

зародыша эти клетки обнаруживаются в брыжейке задней кишки, а спустя неделю — в зачатке половой железы.

Вплоть до недавнего времени было неясно, служат ли первичные половые клетки единственным источником окончательных (дефинитивных) половых клеток, или же они стимулируют превращение в гаметы клеток так называемого зачаткового эпителия половой железы. Сейчас можно считать доказанным, что все дефинитивные гаметы происходят из первичных половых клеток.

Образование окончательных половых клеток из первичных происходит в процессе гаметогенеза. Последовательность событий и механизмы, приводящие к возникновению гаплоидных гамет, описаны в главе 4. Наряду с этим в ходе оогенеза наблюдается ряд изменений, которые непосредственно связаны с обеспечением развития нового организма на ранних этапах, следующих за оплодотворением. Эти изменения целесообразно рассмотреть в настоящей главе.

Развитие женских половых клеток происходит в яичниках (рис. 76). Первоначально половые клетки занимают поверхностный слой яичника, называемый герминативным. Еще в эмбриогенезе у млекопитающих они окружаются так называемыми фолликулярными клетками, что приводит к образованию первичных или примордиальных фолликулов. Функция фолликулярных клеток сводится, в основном, к обеспечению притока в яйцеклетку питательных веществ — белков, жиров, аминокислот. Синтез этих веществ осуществляется клетками вне яичника, например в печени. Можно сказать, что в питании яйцеклетки принимает участие весь организм. Благодаря размножению клеток стенка фолликула становится многослойной, а сам он при этом увеличивается в размерах. В процессе дальнейшего роста фолликула фолликулярные клетки внутри слоя постепенно расходятся, а образующаяся полость заполняется жидкостью. В результате возникает зрелый фолликул или пузырьчатый яичниковый фолликул, содержащий яйцеклетку, способную к оплодотворению. В яичнике женщин, достигших половозрелого возраста, ежемесячно созревает обычно один фолликул, в результате разрыва стенки которого яйцеклетка, окруженная слоем фолликулярных клеток, покидает яичник и попадает в яйцевод. Разрыв зрелого фолликула с выходом яйцеклетки называется овуляцией. После овуляции фолликул сокращается, и его полость заполняется клетками, содержащими в цитоплазме желтый пигмент. Образуется желтое тело, функционирующее как временная

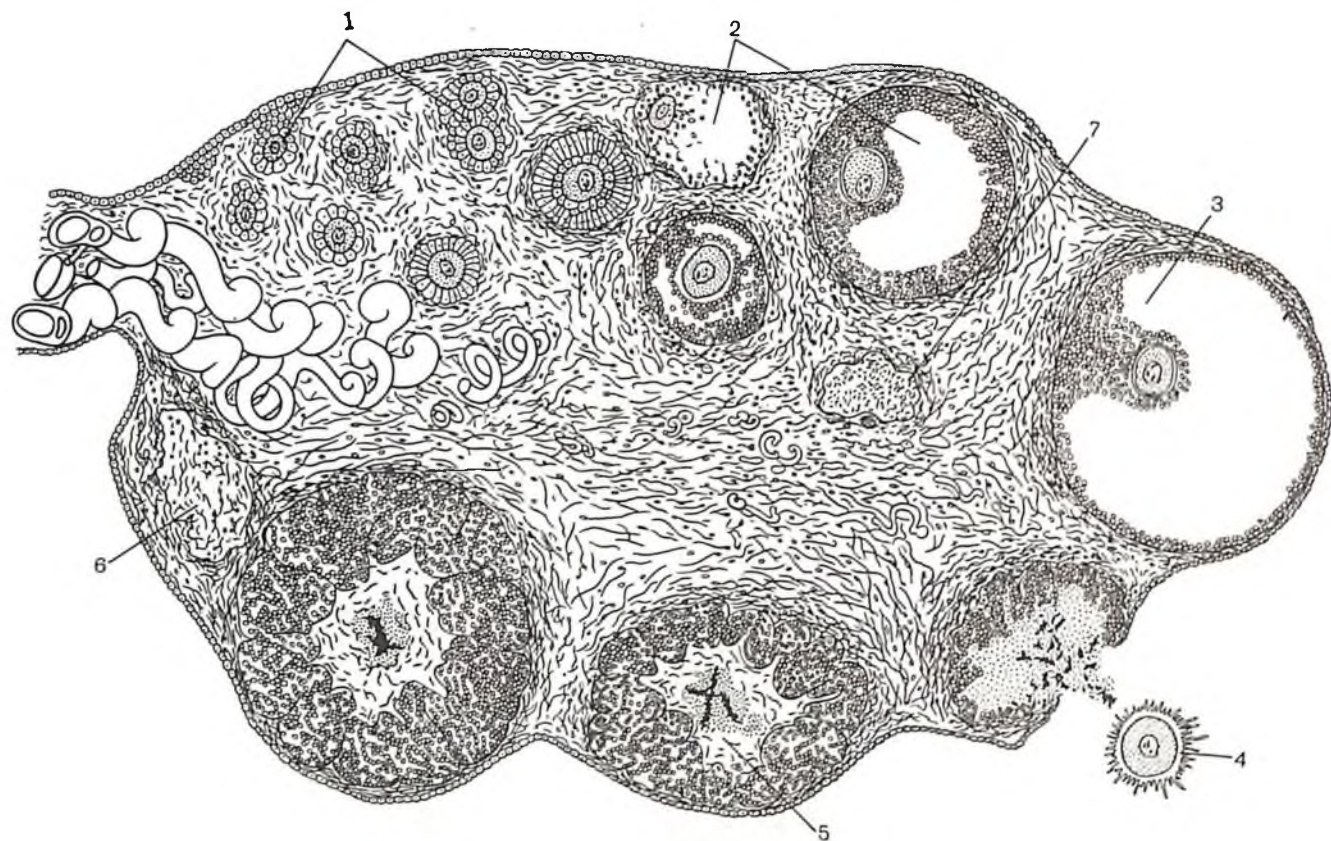


Рис. 76. Развитие яйцеклеток в яичнике женщины.

1 — первичные (примордиальные) фолликулы; 2 — растущие фолликулы; 3 — зрелый фолликул; 4 — овуляция; 5 — желтое тело; 6 — белое тело; 7 — атретический фолликул.

железа внутренней секреции. В том случае, если оплодотворения не происходит, желтое тело подвергается обратному развитию и замещается рубцом из соединительной ткани. При состоявшейся беременности желтое тело разрастается и активно функционирует в течение первой половины беременности. Совокупность этих процессов составляет содержание о в а р и а л ь н о г о ц и к л а. Их последовательность регулируется гормонами. Три гонадотропных, т. е. действующих на функцию половых желез, гормона образуется в гипофизе. Из них фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) вызывает рост фолликулов, лютеинизирующий гормон (ЛГ), совместно с ФСГ вызывает созревание фолликула, овуляцию и образование желтого тела. Лютеотропный гормон (ЛТГ) способствует поддержанию желтого тела в активном состоянии. По принципу обратной связи на гипофиз действуют два гормона яичника — эстроген (синтезируется клетками растущих фолликулов) и прогестерон (вырабатывается клетками желтого тела). Эстроген стимулирует секрецию гипофизом ЛГ и понижает секрецию ФСГ, подготавливая овуляцию и образование желтого тела. Когда желтое тело подвергается обратному развитию, уменьшается образование прогестерона, что стимулирует синтез гипофизом ФСГ, рост очередного фолликула, образование повышенных количеств эстрогена. Таким образом закономерная смена действия гормонов обуславливает правильный ход овариального цикла. В случае беременности, когда желтое тело сохраняется, роста очередного фолликула не происходит, а регуляторные функции переходят от гормонов яичника к гормонам плаценты. Секреция гипофизом ФСГ и ЛГ регулируется активностью нервных клеток гипоталамической области головного мозга, которая зависит от концентрации в организме гормонов яичника.

К изменениям, наблюдаемым в оогенезе и связанным с обеспечением ранних этапов развития зародыша, относятся амплификация генов, интенсивное образование рРНК и иРНК «впрок» для использования в биосинтезе белков на стадиях зиготы, дробления, бластулы, ранней гастролы, а также создание запаса питательного материала желтка.

А м п л и ф и к а ц и я — это образование многочисленных копий генов, кодирующих нуклеотидные последовательности рРНК. В результате амплификации названных генов количество ДНК в ооците может увеличиваться более чем в 100 раз по сравнению с гаплоидным количеством. На этих копиях, которые из ядра выходят в цитоплазму, осуществляется синтез рРНК. Множественное копирование соответствующих генов позволяет в короткие сроки осуществить синтез достаточного для обеспечения ранних стадий эмбриогенеза количества рРНК. В ооцитах шпорцевой лягушки, например, благодаря амплификации указанные сроки сокращаются до 3—6 месяцев. Если бы число генов сохранилось таким, как и в соматических клетках, процесс синтеза рРНК растянулся бы на 500 лет.

В оогенезе с и н т е з и р у ю т с я «в п р о к» некоторые иРНК. Это происходит на хромосомах, приобретающих вид «ламповых щеток», о которых уже упоминалось (см. 4.4). Примерно $\frac{2}{3}$ иРНК, образованной таким образом, используется в качестве матриц при синтезе белков не ооцитом, а клетками развивающегося зародыша.

Амплификация генов рРНК, накопление рРНК и иРНК для биосинтеза белков в теле зародыша происходят в профазе первого деления мейоза вплоть до диплотены. На этом отрезке оогенеза наблюдается относительно небольшое увеличение размеров яйцеклетки, благодаря чему он получил название периода малого роста.

Важнейшим событием предэмбрионального периода является образование и накопление в цитоплазме яйцеклетки питательных веществ, расходуемых после оплодотворения, — желтка, гликогена, жира. Желток — это гранулы или различной формы пластинки кристаллизованных белковых веществ. Хотя точное место образования желтка в клетке окончательно не установлено, отложение его в ооците, по-видимому, связано с мембранами цитоплазматической сети и(или) пластинчатого комплекса, а также митохондриями.

Отложение питательных веществ сопровождается увеличением размеров яйцеклетки (период большого роста). Это приводит к уменьшению показателя ядерно-цитоплазматического отношения. По завершении периодов роста размеры яйцеклеток увеличиваются, например, у дрозофилы в 90 000, у лягушки в 64 000, у мыши в 40 раз. Продолжительность роста также варьирует. У плодовой мухи он занимает примерно 3 сут, у человека — около 30 лет.

6.3.1. Морфофункциональная организация зрелых половых клеток

Ооцит представляет собой клетку, специализированную к выполнению функции размножения (см. 4.3), что проявляется в особенностях его строения, которые формируются в предэмбриональном периоде.

Овулировавшее яйцо по морфологическим показателям сходно с другими клетками. На первый взгляд в нем не обнаруживается ничего, что предопределяло бы сложное строение будущего организма. В процессе развития яйцеклетки, однако, проявляются некоторые специфические черты организации (рис. 77). Так, выделяется поверхностный сократимый кортикальный слой цитоплазмы, который располагается непосредственно под клеточной мембраной и имеет толщину 2—3 мкм. У большинства видов животных в кортикальном слое содержатся гранулы полисахаридной природы диаметром от долей микрометра до 2 мкм, а также некоторое количество пигмента. С разрыва кортикальных гранул начинаются, по-видимому, изменения цитоплазмы яйцеклетки, активируемые контактом со сперматозоидом в ходе оплодотворения. Изнутри кортикальный слой четко отграничен от остальной цитоплазмы, снаружи он связан с плазматической мембраной клетки.

Кортикальный слой играет важную формообразовательную роль на начальных стадиях эмбриогенеза. Его изменения непосредственно вслед за оплодотворением защищают яйцо от проникновения сверхчисленных сперматозоидов. Кортикальный слой участвует в закономерном распределении веществ в цитоплазме яйцеклетки в ходе оплазматической сегрегации (см. ниже). Его структурой определяется положение

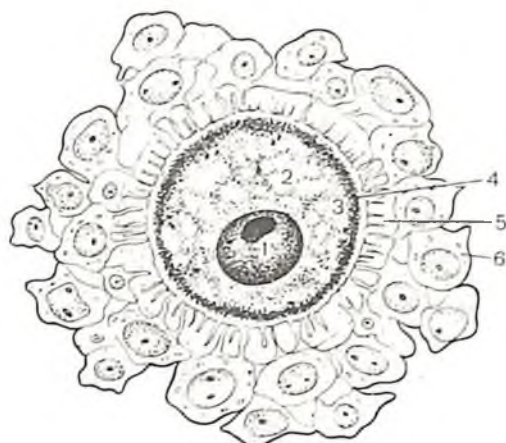
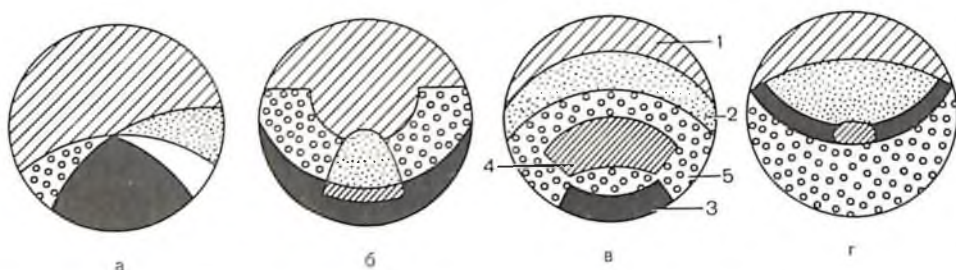


Рис. 77. Организация зрелого яйца.
1 — ядро; 2 — цитоплазма; 3 — кортикальный слой; 4 — цитоплазматическая мембрана; 5 — блестящая зона; 6 — фолликулярные клетки

Рис. 78. Дифференцировка цитоплазмы яйца (карты презумптивных органов).

а — низшие хордовые (асцидии), б — рыбы, в — амфибии; г — рептилии и птицы; 1 — эктодерма, 2 — нервная пластинка; 3 — хорда; 4 — кишечная энтодерма; 5 — мезодерма.



сагиттальной плоскости и полярность яйца — главные факторы пространственной упорядоченности развития. Механизмы формообразовательных влияний кортикального слоя не выяснены.

В оогенезе у большинства животных в связи с процессом отложения желтка выявляется полярность яйцеклеток. Противоположные полюсы называют вегетативным и анимальным. Воображаемая линия, соединяющая эти полюсы, представляет главную ось яйца. Она ориентирует в пространстве основные изменения, происходящие в развитии. Анимально-вегетативная поляризация характеризует яйцеклетки всех животных, но у разных представителей выражена в неодинаковой степени.

Полярность яйца проявляется в эксцентричном расположении ядра, которое смещается в область анимального полюса, а также в особенностях локализации цитоплазматических включений. Так, во многих яйцах количество желтка заметно возрастает от анимального полюса к вегетативному. Иногда полюсы существенно различаются по пигментации. Например, у амфибий анимальная часть яйца интенсивно окрашена, а вегетативная — почти лишена пигмента.

Яйца некоторых видов животных еще до оплодотворения приобретают билатеральную симметрию. У млекопитающих она заметна благодаря асимметричному распределению в цитоплазме яйцеклеток жира. Эта симметрия, однако, еще лабильна и может быть после оплодотворения перестроена.

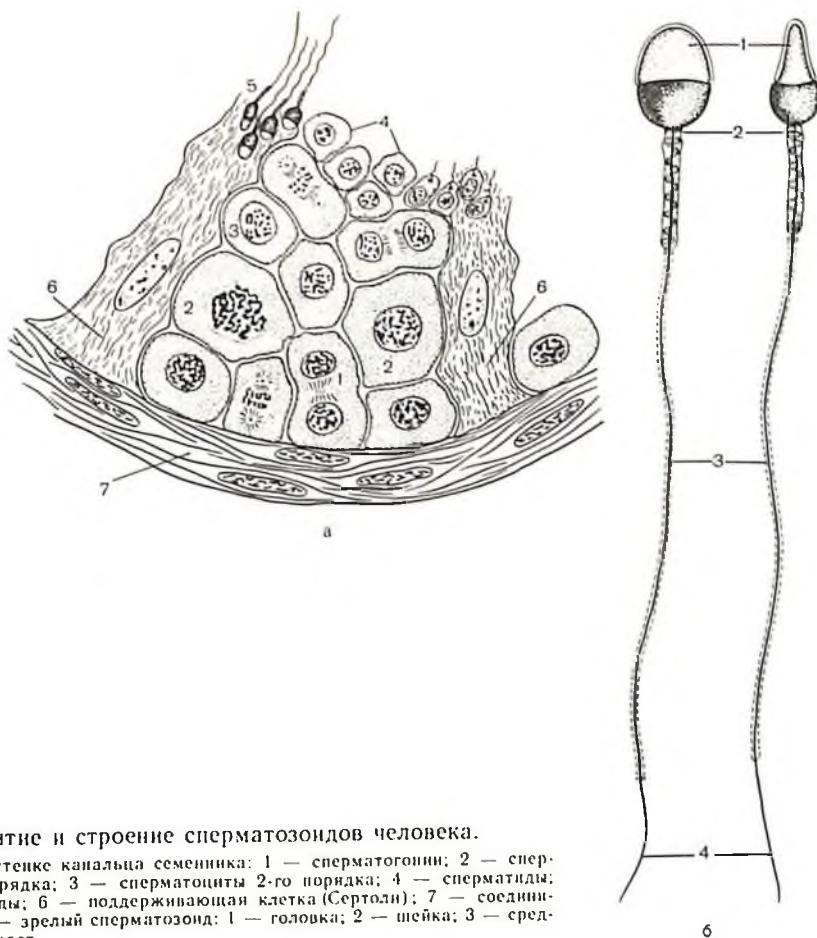


Рис. 79. Развитие и строение сперматозоидов человека.

а — развитие в стенке канала семенника: 1 — сперматогонии; 2 — сперматоциты 1-го порядка; 3 — сперматоциты 2-го порядка; 4 — сперматиды; 5 — сперматозоиды; 6 — поддерживающая клетка (Сертоли); 7 — соединительная ткань; 6 — зрелый сперматозоид: 1 — головка; 2 — шейка; 3 — средний отдел; 4 — хвост.

Специфическая организация яйца проявляется и в особенностях химизма разных участков цитоплазмы. Благодаря этому уже на уровне яйцеклетки можно представить карту презумптивных зачатков частей будущего организма (рис. 78). У различных видов с разной степенью выраженности в процессе созревания яйца непосредственно перед оплодотворением происходят перемещения цитоплазмы. Этот процесс, называемый *ооплазматической сегрегацией*, приводит к тому, что в разных участках яйца состав цитоплазмы становится различным. Так наблюдается перемещение и увеличение концентрации гликогена и РНК на анимальном полюсе. Аскорбиновая кислота, локализация которой в яйцеклетках коррелирует с размещением пластинчатого комплекса, концентрируется главным образом по экватору.

Закономерное смещение и избирательное распределение цитоплазмы, начинаясь еще в неоплодотворенном яйце, продолжается, а нередко становится особенно заметным после проникновения в яйцеклетку сперматозоида. Этот процесс в форме неслучайного перераспре-

деления цитоплазмы между бластомерами происходит и далее на ранних стадиях эмбриогенеза.

Кроме плазмолеммы, большинство яйцеклеток имеет одну или несколько дополнительных оболочек. «Голые» яйцеклетки описаны только у губок и кишечнополостных. В зависимости от происхождения различают первичные, вторичные и третичные оболочки.

Первичные оболочки особенно хорошо выражены у позвоночных. Они возникают в результате выделения ооцитом и, возможно, фолликулярными клетками веществ, которые образуют слой, контактирующий непосредственно с плазматической мембраной яйцеклетки. Электронно-микроскопические данные свидетельствуют об общности строения и процесса формирования первичной оболочки яиц различных позвоночных. По мере образования эта оболочка пронизывается отростками фолликулярных клеток. На поверхности ооцита, в свою очередь, возникает большое количество микроворсинок, вдающихся во внутреннюю часть первичной оболочки. Образование отростков фолликулярными клетками и микроворсинок ооцитом служит приспособлением, увеличивающим транспорт в ооцит питательных веществ. Зрелый ооцит, выходящий из яичника при овуляции, сохраняет свою первичную оболочку.

Вторичные оболочки имеются не у всех яиц. Они распространены у насекомых и образуются выделениями фолликулярных клеток яичника. Во вторичных оболочках яиц многих насекомых обнаруживается микропиле — канал для проникновения внутрь яйцеклетки сперматозоида.

Третичные оболочки разнообразны по строению, химическому составу и физиологическому значению. Они образуются при прохождении яйца по яйцеводу за счет секреторной деятельности специальных желез и могут иметь сложное строение. Так, у птиц они представлены белковой подскорлуповой пергаментной оболочкой и скорлупой. У акул рыб третичная оболочка имеет роговой компонент и выполняет роль «люльки» для зародыша.

Строение вторичных и третичных яичевых оболочек животных разных видов соответствует тем условиям, в которых происходит развитие зародыша. Так, оболочки яиц многих рыб и амфибий, у которых развитие происходит в водной среде, имеют студенистую консистенцию, яйца рептилий и птиц одеты кожистыми и скорлуповыми оболочками. В силу внутриутробного развития зародышей яйца млекопитающих имеют первичную оболочку, которая получила название блестящей — *zona pellucida*.

Яйцеклетка и сперматозоид по своим структурным показателям являются высокоспециализированными клетками. Черты специализации мужской половой клетки, как и женской, приобретаются в ходе гаметогенеза.

Развитие сперматозоидов происходит в извитых канальцах семенника. Стенки этих канальцев состоят из соединительнотканной основы и слоя фолликулярных (сертолиевых) клеток. Последние образуют углубления, в которых слоями размещены мужские половые клетки на различных стадиях сперматогенеза (рис. 79, а).

В связи с тем что сперматогенез начинается неодновременно по длине канальца и в разных канальцах, то он распространяется как бы волнообразно. Последовательные стадии сперматогенеза образуют сперматогенный цикл.

Зре́лый сперматозоид состоит из четырех главных частей — головки, шейки, средней части, хвоста (рис. 79, б).

Головка представлена почти исключительно ядром, которое окружено лишь тонким слоем цитоплазмы. В последней обнаруживается так называемая акросома, которая образуется в связи с пластинчатым комплексом сперматозоида и состоит из компактной массы над ядром и мембраны. Ей принадлежит большая роль в обеспечении проникновения сперматозоида в яйцо при оплодотворении.

В шейке сперматозоида расположены две центриоли — проксимальная и дистальная, занимающие положение соответственно ближе и дальше от ядра. Дистальная центриоль участвует в образовании осевой нити хвоста, а проксимальная — веретена деления оплодотворенного яйца.

Средняя часть сперматозоида почти полностью занята митохондриями. Последние расположены в виде изолированных компактных скоплений или окружают дистальную центриоль и начало осевой нити хвоста. Они обеспечивают энергией двигательную активность мужских половых клеток.

Хвост или жгутик служит органом движения. В основе его лежит осевая нить, окруженная небольшим количеством цитоплазмы и плазматической мембраной. У млекопитающих осевая нить окружена дополнительными, более тонкими нитями, а у некоторых видов животных — ундулирующей мембраной.

6.4. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

6.4.1. Оплодотворение

Оплодотворение заключается в соединении сперматозоида с яйцом. С него начинается эмбриональный период индивидуального развития. Важнейшими этапами процесса оплодотворения являются: 1) проникновение сперматозоида в яйцо; 2) активация в яйце разнообразных синтетических процессов; 3) слияние ядер яйца и сперматозоида с восстановлением диплоидного набора хромосом.

Для того чтобы оплодотворение произошло, необходимо сближение женских и мужских половых клеток. Оно достигается благодаря осеменению сперматозоидами самца яйцеклеток самки. При осеменении, обеспечивающие осеменение, разнообразны у разных видов животных. У большинства водных животных осеменение наружное, т. е. половые клетки выделяются особями обоего пола во внешнюю среду. При внутреннем осеменении при помощи специальных копулятивных органов сперматозоиды вводятся в половые пути самки. Необходимым условием успешного осеменения как наружного, так и внутреннего служит согласованное поведение самки и самца в брачный период.

Продолжительность жизни и способность к оплодотворению у яиц и

сперматозоидов ограничены. Яйца большинства беспозвоночных и водных позвоночных должны быть оплодотворены почти сразу же после овуляции. У большинства млекопитающих яйцо сохраняет способность к оплодотворению на протяжении 24 ч, а у человека 12—24 ч после овуляции.

Сперматозоиды сохраняют оплодотворяющую способность в половых путях самки также в течение нескольких часов. Однако у таких животных, как пчелы, летучие мыши мужские гаметы в половых путях самок остаются жизнеспособными и активными на протяжении года и более.

Продолжительность жизни сперматозоидов и сохранение ими оплодотворяющей способности зависит от ряда внешних факторов (температура, освещенность, концентрация углекислого газа, водородных ионов в среде, в которой находятся гаметы).

Оплодотворение происходит лишь при определенной концентрации сперматозоидов в семенной жидкости. Так, обычно в 1 мл эякулята мужчины содержится около 350 млн. сперматозоидов. Если количество их падает ниже 60 млн. в 1 мл, оплодотворяющая способность спермы резко снижается.

В практике животноводства и птицеводства большое значение имеет разработка способов консервации спермы элитных производителей с сохранением сперматозоидами оплодотворяющей способности. Для целей искусственного осеменения сперму таких производителей собирают в особый резервуар и медленно охлаждают примерно до 4,5°C. В таком виде она может быть использована для оплодотворения в течение недели. При некоторых условиях (добавление глицерина) сперматозоиды переносят быстрое замораживание до температуры —79—196°C с сохранением оплодотворяющей способности до 6 лет. Сперма, используемая для искусственного осеменения, как правило, разводится в несколько раз, что позволяет осеменить семенной жидкостью элитного самца большее, чем в естественных условиях число самок. С помощью этого приема в течение редуکتивного сезона от одного племенного быка или барана удается получить до 2500 потомков.

В условиях осеменения непосредственный контакт сперматозоида и яйцеклетки, с которого начинается процесс оплодотворения, обеспечивается, с одной стороны, избыток мужских гамет, а с другой — специальными механизмами дистантного взаимодействия половых клеток.

Долгое время была распространена точка зрения, согласно которой в основе движения сперматозоида к яйцу лежит явление хемотаксиса. Направленное перемещение мужской гаметы по градиенту концентрации определенного вещества обнаружено лишь в исключительных случаях. Так, у некоторых папоротникообразных сперматозоиды движутся по градиенту концентрации яблочной кислоты.

Правилom, однако, служит выделение яйцеклеткой и сперматозоидом особых веществ, регулирующих двигательную активность мужских гамет. Эти вещества названы соответственно гиногамонами и андрогамонами. Гиногамоны I, представляющие собой низ-

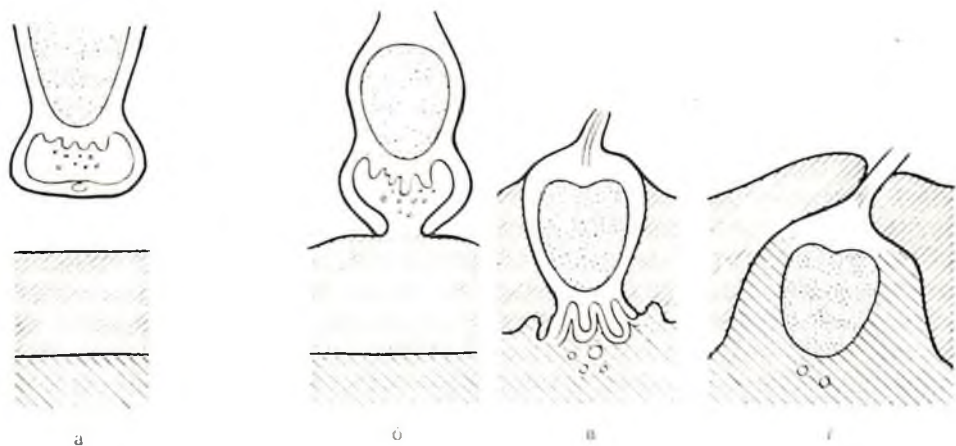


Рис. 80. Последовательные стадии взаимодействия сперматозоида и яйца при оплодотворении.

а — приближение сперматозоида к яйцу; б, в — соединение мембран половых клеток и образование бугорка оплодотворения; г — перемещение ядра сперматозоида в цитоплазму яйца.

комолекулярные небелковые соединения, повышают вероятность контакта гамет, стимулируя подвижность сперматозоидов. Андрогамоны I, имеющие сходную химическую природу, являются антагонистами гиногамонов I. В отличие от последних гиногамоны II (фертилизины, изоагглютинины), будучи по химической структуре белками или гликопротеидами и обладая видовой специфичностью, блокируют двигательную активность мужских гамет своего вида путем их склеивания в процессе иммунной реакции агглютинации в результате соединения с белками-андрогамоном II (антифертилизинами), встроенными в оболочку сперматозоида. Биологический смысл дистантных взаимодействий, модифицирующих подвижность сперматозоидов, заключается в повышении вероятности их контакта с яйцом, а взаимодействий, ограничивающих подвижность мужских гамет, — в предохранении яйца от проникновения избытка сперматозоидов. Возможно, что реакцией гамет на основе взаимодействия гино- и андрогармонов II достигается прикрепление оплодотворяющего сперматозоида к поверхности яйцеклетки. Непосредственный контакт сперматозоида и яйца вызывает в обеих клетках закономерные изменения, обуславливающие проникновение ядра и центриоли мужской гаметы внутрь яйцеклетки и активацию метаболизма последней. Указанные изменения со стороны сперматозоида получили название акросомной реакции, а со стороны яйцеклетки — кортикальной реакции. Последовательные стадии контактных взаимодействий яйца и сперматозоида при оплодотворении показаны на рис. 80.

У млекопитающих и человека оплодотворяющий сперматозоид преодолевает несколько рядов фолликулярных клеток, примыкающих к яйцу, блестящую оболочку и плазматическую мембрану.

Проникновению сперматозоида в яйцо способствует фермент гиалуронидаза и другие биологически активные соединения (спермолизи-

ны), которые повышают проницаемость основного межклеточного вещества, разрыхляя его. Ферменты выделяются акросомой в процессе а к р о с о м н о й р е а к ц и и. Сушность ее заключается в следующем. В момент контакта с яйцеклеткой на вершине головки спермия плазматическая мембрана и прилежащая к ней часть мембраны акросомного пузырька растворяются. Благодаря выделению из акросомной гранулы ферментов происходит растворение прилежащего участка яйцевой оболочки. Акросомная мембрана выпячивается наружу и образует вырост в виде полой трубочки. Последняя удлинится, проходит через яйцевые оболочки и вступает в контакт с плазматической мембраной яйца. В области такого контакта возникает выпячивание или бугорок оплодотворения, вслед за чем плазматические мембраны обеих гамет сливаются и начинается объединение их содержимого. С этого момента сперматозоид и яйцо представляют собой единую клетку — зиготу. Акросомная реакция протекает исключительно быстро. У морских звезд, например, она начинается спустя всего 1 с от момента контакта гамет, а образование акросомного выроста происходит в основном в первые 10 с и полностью завершается за 60 с.

При общем сходстве акросомной реакции у различных видов животных она имеет свои особенности. Так, у кольчатых червей образуется не один, а несколько выростов акросомной мембраны. У многих беспозвоночных и рыб навстречу яйцеклетке выбрасывается акросомная нить. В таких случаях акросома хорошо развита. У многих насекомых, осетровых и костистых рыб контактные взаимодействия гамет происходят при наличии плотных яйцевых оболочек и спермий достигает поверхности яйца в особых участках по специальному каналу (микропиле), не встречая особых препятствий. При этом акросома утрачивает свое значение и редуцируется.

Акросомная реакция у млекопитающих отличается от таковой у беспозвоночных и низших позвоночных тем, что она протекает без образования акросомного выроста. После контакта с яйцом плазматическая и акросомная мембраны на вершине головки сперматозоида слипаются во многих местах. В точках слипания возникают небольшие отверстия, через которые в окружающую среду выделяются заключенные в акросоме ферменты. Последние разрыхляют зоны контактов между фолликулярными клетками яйценосного бугорка и материал блестящей оболочки, в результате чего сперматозоид получает доступ к собственной оболочке яйца. Оплодотворяющая способность сперматозоидов млекопитающих повышается благодаря воздействию на них среды женских половых путей. Оптимальная продолжительность воздействия различна для разных видов и составляет примерно 1,5 ч для овцы, 3 ч для крысы, 5 ч для кролика, около 7 ч для человека.

Активация яйца или **к о р т и к а л ь н а я р е а к ц и я**, развивающаяся в результате контакта со сперматозоидом, имеет морфологические и биохимические проявления.

Видимым при малых увеличениях микроскопа проявлением активации, которое часто используется как ее критерий, служат изменения поверхностного кортикального слоя ооплазмы и образование

оболочки оплодотворения. Эта оболочка, называемая также желточной, возникает путем отслаивания от поверхности яйца. Под нею формируется перивителлиновое (околожелточное) пространство, в которое изливается содержимое гранул кортикального слоя цитоплазмы яйцеклетки. Оболочка оплодотворения защищает яйцо от проникновения сверхчисленных спермиев, т. е. обеспечивает «блок полиспермии». Жидкость, скапливающаяся в перивителлиновом пространстве, служит специфичной средой, в которой протекает развитие зародыша до того момента, когда он покидает яйцевые оболочки.

Биохимически активация яйца сводится к усилению его метаболической активности. Отмечается существенное увеличение потребления кислорода, начинается интенсивный синтез белка.

Обычно сперматозоид втягивается в ооплазму целиком, но у некоторых видов хвостовой отдел остается снаружи и отбрасывается. Дальнейшая судьба отдельных частей сперматозоида в цитоплазме яйца различна — одни органически включаются в развитие оплодотворенного яйца, другие дегенерируют. Так, дистальная центриоль, лежащая в основании жгутика, дегенерирует, тогда как проксимальная участвует в формировании митотического веретена первого деления дробления. Однако в случае партеногенетического развития яиц также образуется веретено деления, причем нормального строения. Это говорит о том, что центриоли веретена дробления могут возникать независимо от центриолей спермия. Митохондрии средней части спермия набухают и распадаются.

Ядро сперматозоида, продвигаясь к месту встречи с женским ядром, преобразуется в мужской пронуклеус. Его хроматин, ранее плотно упакованный, разрыхляется, ядерная оболочка растворяется.

Преобразования и перемещения мужского пронуклеуса, как правило, происходят одновременно с завершением второго деления созревания яйца, за исключением тех случаев, когда к моменту проникновения сперматозоида женский пронуклеус уже сформирован. Если же сперматозоид входит в яйцо на ранних стадиях мейоза, то он не изменяется вплоть до наступления оогенеза в цитоплазме яйцеклетки появляется именно на этой стадии преобразование ядра спермия. У морских ежей и фактор, вызывающий преобразование ядра спермия. У морских ежей и некоторых червей наблюдается объединение непосредственно пронуклеусов с образованием ядра зиготы — синкариона, чаще, однако, объединение отцовского и материнского хромосомных наборов происходит минуя фазу общего ядра, путем образования единой экваториальной (метафазной) пластинки первого деления зиготы.

Закономерное распределение цитоплазмы, отличающейся по определенным показателям в объеме ооцита, намечается у представителей некоторых видов еще до оплодотворения (см. рис. 78). У большинства видов животных проникновение сперматозоида в яйцо резко усиливает процесс ооплазматической сегрегации. Последний заключается в перемещении, отмишивании различных составных частей ооплазмы. В результате намечаются основные черты пространственной организации эмбриона, происходит пространственная «разметка» дальнейшего развития — делений дробления, перемещения клеточного

материала в ходе гастрюляции. Наглядна ооплазматическая сегрегация у амфибий. Сперматозоид, перемещаясь внутрь яйца, увлекает часть гранул кортикального слоя, что вызывает перемещение в область вхождения мужской гаметы гранул из других участков. В результате против места проникновения сперматозоида, в плоскости его вхождения в яйцо, в которой указанный отток более выражен, на границе вегетативного и анимального полушарий образуется участок разряжения серого оттенка, имеющий серповидную форму — с е р ы й с е р п. Значение последнего состоит в том, что он намечает плоскость двусторонней симметрии. Материал серого серпа в дальнейшем используется для построения дорсальной губы бластопора — «первичного организатора» формирования комплекса осевых органов зародыша (см. 6.5.1).

Хотя для оплодотворения яйцеклетки необходим один сперматозоид (м о н о с п е р м и я), у некоторых видов птиц, рептилий, акулковых рыб в цитоплазму яйца проникает одновременно несколько мужских гамет (п о л и с п е р м и я). Ядра сверхчисленных сперматозоидов могут некоторое время делиться, однако, в конце концов, неизбежно гибнут.

6.4.2. Дробление. Бластула

С т а д и я д р о б л е н и я эмбриогенеза заключается в повторяющихся делениях клеток зародыша. Превращения ядерного материала в делениях дробления полностью соответствуют тому, что наблюдается в ходе обычного митоза — за удвоением количества ДНК следует ее точное распределение между дочерними клетками. Отличительной чертой делений дробления служит отсутствие роста новообразующихся клеток перед очередным делением. Благодаря этому объем тела зародыша не изменяется.

Отсутствие клеточного роста между делениями дробления выражается в особенностях жизненного цикла клеток развивающегося зародыша на рассматриваемой стадии. Из него фактически полностью выпадает постмитотический (G_1) период интерфазы, а период предмитотического синтеза ДНК (S) начинается в телофазе предшествующего митотического цикла. Клетки, образующиеся в процессе дробления, называются б л а с т о м е р а м и.

Биологическое значение изменений на стадии дробления сводится к следующему. Благодаря повторяющимся циклам редупликации и разделения ДНК происходит размножение (редупликация) генотипа зиготы. В результате цитотомии, сопровождающей деление ядер, зародыш из одноклеточного превращается в многоклеточный. Так как деления дробления не сопровождаются ростом бластомеров, они способствуют повышению величины ядерно-цитоплазматического отношения, сниженного в период большого роста ооцита, до значений, типичных для соматических клеток. Многоклеточность, возникающая в ходе дробления, сопровождается образованием и прогрессивным расширением площади межклеточных контактов. Это обстоятельство представляется важным в связи с большим значением контактного взаимодействия

клеток в процессе эмбриогенеза. Одна из особенностей цитотомии в делениях дробления заключается в том, что направления борозд дробления зависят от неоднородности внутренней организации отдельных участков цитоплазмы. Это приводит к тому, что на этой стадии усиливается процесс оплазматической сегрегации. К концу стадии дробления устанавливается определенная мозаика бластомеров, отличающихся в той или иной мере по структуре цитоплазмы и направлениям дальнейшего развития.

Разным группам животных свойствен свой режим дробления, который зависит от количества и распределения в яйцеклетках желтка (рис. 81), формы и перемещений бластомеров.

У ланцетника и амфибий при умеренном количестве желтка в яйце борозды дробления разделяют его полностью. Такое дробление называется **полным** или **глоблестическим**. В результате при достаточно равномерном распределении желтка в цитоплазме (гомолецитальные яйца ланцетника) образуются бластомеры равной величины. При неравномерном распределении желтка (телолецитальные яйца амфибий) бластомеры оказываются разного размера. Соответственно этому показателю выделяют дробление **равномерное** и **неравномерное**. Мелкие бластомеры возникают в области анимального полюса (**микромеры**), крупные — в области вегетативного полюса зародыша (**макромеры**).

У животных, яйца которых содержат большое количество желтка, последний при дроблении не делится. Такое дробление называется **неполным** или **меробластическим**. В зависимости от расположения желтка дробление может быть **дискoidalным** и **поверхностным**. В первом случае желток концентрируется на вегетативном полюсе и составляет значительную часть яйца, а в образовании клеток зародыша принимает участие лишь цитоплазма анимального полюса яйцеклетки (костистые рыбы, пресмыкающиеся,

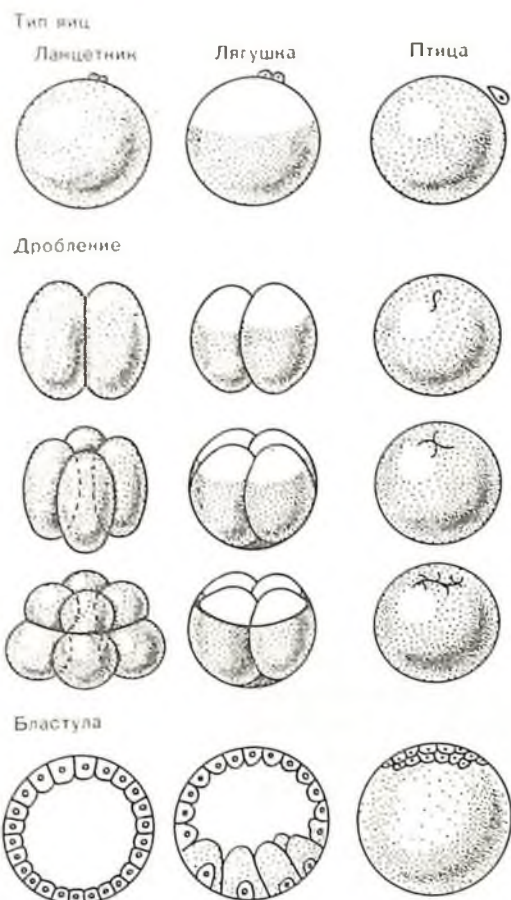


Рис. 81. Типы яиц и соответствующие им типы дробления.

птицы). Во втором случае желток расположен в виде пояса внутри яйца (центролецитальные яйца насекомых и некоторых других беспозвоночных). При этом первые деления ядра, находящегося первоначально в центре яйца, который свободен от желтка, проходят без деления цитоплазмы. Затем участки центральной цитоплазмы с ядрами перемещаются к поверхности, где сливаются со слоем периферической цитоплазмы, который после этого делится на клеточные территории, соответствующие отдельным бластомерам. Процесс деления на массу желтка не распространяется.

Влияние распределения желтка на характер дробления подтверждается экспериментально. Так, при центрифугировании оплодотворенных яиц лягушки желток смещается к вегетативному полюсу, что изменяет тип дробления с полного неравномерного на дискоидальное.

Влияние распределения желтка на тип дробления опосредуется зависимостью от этого показателя локализации в клетке ядра и ориентации веретена деления. Эта зависимость описывается правилами Сакса—Гертвига, согласно которым: 1) ядро клетки стремится занять место в центре свободной от желтка области цитоплазмы; 2) длинная ось веретена деления ориентируется по направлению наибольшей протяженности свободной от желтка цитоплазмы.

На различиях в характере взаиморасположения бластомеров основана еще одна классификация типов дробления. Р а д и а л ь н о е дробление наблюдается у губок, иглокожих, хордовых. В этом случае плоскости цитотомии клеток в последующих делениях проходят перпендикулярно друг другу. В итоге бластомеры располагаются друг над другом широтными рядами симметрично относительно любой плоскости зародыша, которую можно провести через анимально-вегетативную ось.

Среди моллюсков, ресничных и кольчатых червей распространено с п и р а л ь н о е дробление, при котором в последовательных делениях происходит закономерное по направлению смещение новообразующихся клеток относительно анимально-вегетативной оси яйца. Плоскости клеточных делений в этом случае проходят под углом к названной оси, а также к экватору. При этом бластомеры располагаются не правильными широтными рядами, а более или менее чередуются друг с другом. Спиральное дробление на определенной стадии развития переходит в б и л а т е р а л ь н о е дробление, которое в качестве самостоятельного встречается у некоторых червей, например аскариды. Первая борозда дробления в этом случае проходит не меридионально, а в плоскости экватора яйца. Спиральный и билатеральный типы дробления обуславливаются закономерными поворотами бластомеров соответственно в анафазе или интерфазе клеточных циклов.

У низших беспозвоночных, в частности паразитических плоских червей, наблюдается а н а р х и ч е с к о е дробление, когда слабо связанные друг с другом бластомеры формируют неправильной формы цепочки.

Спиральное и билатеральное дробление называют д е т е р м и н и р о в а н н ы м. Этим подчеркивается ранняя жесткая детерминация (предопределение) дальнейшего развития бластомеров

уже после первых делений. Радиальное дробление называют *регулярным*. Путь развития blastomeres в этом случае определяется однозначно на более поздних стадиях эмбриогенеза.

Яйцам каждого вида животных свойствен определенный ритм дробления. Так, у золотой рыбки (*Pisces auratum*) дробление происходит регулярно каждые 20 мин. У лягушки первые дробления совершаются приблизительно каждые 60 мин. Дробление у млекопитающих осуществляется медленными темпами — интервал между смежными делениями нередко достигает 10 и более часов. По мере дробления меняются временные показатели отдельных фаз клеточного цикла blastomeres. В качестве общей тенденции отмечается удлинение продолжительности клеточного цикла.

Деление blastomeres бывает *синхронным* и *несинхронным*. У большинства видов оно происходит несинхронно с самого начала развития, у других становится таковым уже после первых делений. Если бы режим делений, характерный для начала стадии дробления сохранялся достаточно долго, то уже через 20 ч эмбрионального развития зародыш лягушки, например, состоял бы из 1 млн. клеток. Через 2 сут от начала дробления он имел бы 25×10^{13} клеток, а через 3 сут зародыш достиг бы размеров $5,2 \times 10^{12}$ м³.

Дробление у представителей разных групп животных имеет свои особенности, однако оно завершается образованием близкой по строению структуры — *бластулы*.

Бластула состоит из слоя клеток — *бластодермы*, ограничивающего полость — *бластоцель*. Бластула формируется, начиная с ранних этапов дробления благодаря расхождению blastomeres. Возникающая при этом полость заполняется жидкостью. Бластодерма представляет собой пласт клеток, в связи с чем образование бластулы нередко обозначают как процесс эпителизации ее стенки, благодаря которому устанавливаются более тесные межклеточные контакты и создается основа для скоординированных перемещений blastomeres в дальнейшем развитии.

Строение бластул у разных видов животных во многом зависит от типа дробления. При равномерном дроблении, например у ланцетника, бластула принимает вид однослойного пузырька с большим blastocelom. Ее называют *типичной бластолой* или *целобластолой*.

В случае телолецитальных яиц (амфибии) пласт бластодермы построен из клеток разных размеров — мелких на анимальном и крупных на вегетативном полюсах. Такое строение типично для *амфибластулы*.

Дискоидальное дробление (птицы) приводит к формированию *дискобластулы*, полость которой имеет вид сплюсненной щели, подчас очень узкой, находящейся под зародышевым диском.

При поверхностном дроблении центральная часть зародыша заполнена желтком, а бластодерма состоит из одного слоя клеток. Бластуну такого строения называют *перибластолой*.

Бластула с небольшим, центрально расположенным blastocelom

называется *стерробластулой*. Она встречается у моллюсков, некоторых кишечнополостных, червей. На определенном этапе своего развития к стерробластуле по строению приближается бластула млекопитающих.

Известны кишечнополостные, у которых в бластуле отсутствует бластоцель. Зародыш имеет вид плотного комка клеток и называется *морулой*.

В процессе образования бластулы происходят важные изменения состояния клеток зародыша. Наблюдается десинхронизация клеточных делений, удлиняется продолжительность клеточного цикла, в последнем появляется постмитотический период. У рыб и амфибий лишь по достижении стадии бластулы начинается транскрипция ядерного генома бластомеров, т. е. использование в жизнедеятельности зародыша собственной наследственной информации. Это проявляется в активации синтеза РНК в ядрах. У млекопитающих заметный синтез РНК наблюдается со стадии двух бластомеров.

6.4.3. Гастрюляция

У представителей большинства групп животных бластула имеет вид полого шара, поэтому ее называют однослойным зародышем. На следующей стадии эмбриогенеза происходит расчленение клеточного материала на два (кишечнополостные и, возможно, губки) или три зародышевых пласта или листка. Указанный процесс называется *гастрюляцией*, а зародыш на этой стадии *гастролой*.

Первоначально образуются *наружный* (*эктодерма*) и *внутренний* (*энтодерма*) листки. Позже возникает третий, *средний* зародышевый листок (*мезодерма*), располагающийся в теле зародыша между эктодермой и энтодермой.

Зародышевые листки — это динамичные скопления клеток, закономерно образующиеся в эмбриогенезе многоклеточных животных, которые характеризуются определенным пространственным взаиморасположением. Превращения клеточного материала зародышевых листков на основе широких взаимодействий в рамках целостного организма зародыша приводят в дальнейшем развитии к возникновению необходимых органов и систем органов.

Выделяют четыре основных способа образования наружного и внутреннего листков. Часто, однако, наблюдается комбинация нескольких способов гастрюляции (рис. 82).

Достаточно широко в природе представлен способ *инвазии*, который заключается в том, что определенный участок бластодермы, сохраняя структуру пласта, вворачивается внутрь бластоцели. Таким способом гастрюляция проходит, например, у ланцетника, для которого характерно полное, почти равномерное дробление, дающее близкие по размерам бластомеры на анимальном и вегетативном полюсах. Гастрюляция начинается с движения внутрь бластомеров вегетативного полюса. По мере того как они продвигаются по направлению к анимальному полюсу, бластоцель уменьшается вплоть до полного исчезновения на завершающем этапе. В итоге

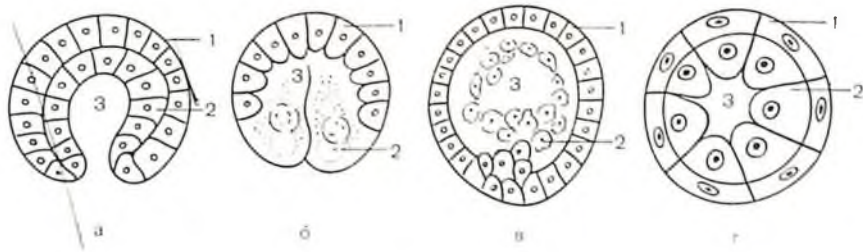


Рис. 82. Типы гаструл.

а — инвагинационная; б — эпиболеская, в — иммиграционная, г — деленияционная. 1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — бластоцель.

образуется двухслойный мешок, наружной стенкой которого служит первичная эктодерма, а внутренней — первичная энтодерма. Последняя выстилает полость первичной кишки или гастрощель. Отверстие, при помощи которого эта полость сообщается с наружной средой, называется первичным ртом или бластопором. Края бластопора образуют его губы.

Судьба бластопора в развитии у представителей разных групп животных различна. У первичноротых он превращается в дефинитивный (окончательный) рот взрослого организма. У вторичноротых он нередко дает анальное отверстие. Рот у таких животных возникает на переднем конце тела.

При полном неравномерном дроблении (амфибии) макромеры вегетативного полюса практически не способны к перемещениям. В этом случае зародыш превращается в двухслойный путем эпиболии — обрастания макромеров быстро делящимися микромерами анимального полюса. У зародышей таких животных первоначально бластопор не образуется и отсутствует гастрощель. Впоследствии, когда макромеры, делясь, приобретают меньшие размеры, образуется зачаток первичной кишки.

Распространенным способом гастрულიции у кишечноротовых является иммиграция — вычисление части клеток стенки бластулы внутрь бластоцели. В эволюционном плане это, видимо, наиболее древний способ образования эктодермы и энтодермы. Выселение клеток происходит у разных видов животных по всей поверхности, а также на одном или двух полюсах бластулы. Поэтому различают мультиполярную, униполярную или биполярную иммиграцию.

У кишечноротовых с таким способом гастрულიции нередко выселение бластомеров в бластоцель происходит настолько активно, что она фактически исчезает, будучи заполнена клетками.

Делением и ациия как способ гастрულიции встречается у кишечноротовых, имеющих бластулу в виде морулы. В этом случае клетки, находящиеся снаружи, преобразуются в пласт. Оставшиеся клетки, занимающие более внутреннее положение, формируют энтодерму. При таком способе гастрულიции клеточные перемещения минимальны.

Четыре способа гастрულიции, описанные выше, редко встречаются в чистом виде. Так описано сочетание инвагинации с эпиболией

(амфибии), деляминации с иммиграцией (иглокожие). Можно поэтому назвать пятый способ гастрюляции — с м е ш а н н ы й.

Закладка третьего зародышевого листка происходит двумя главными способами: телобластическим и энтероцельным.

Т е л о б л а с т и ч е с к и й способ характерен для первичноротых животных, особенно с выраженным спиральным типом дробления. Выше отмечалось, что при этом типе дробления очень рано выявляется путь дальнейшего развития отдельных бластомеров. У моллюсков, например, для которых типичен телобластический способ, мезодерма образуется путем серии последовательных делений двух клеток (телобластов или мезобластов), симметрично расположенных в полости бластоцеля в районе губ бластопора. Сами эти клетки являются потомками единственного, точно идентифицируемого бластомера, получившего обозначение 4d.

Кроме моллюсков, закладка мезодермы телобластическим способом в его типичном варианте происходит у кольчатых червей, некоторых ракообразных. Напротив, у большинства представителей типа членистоногих телобластический способ представлен в затушеванном виде.

Э н т е р о ц е л ь н ы й способ образования мезодермы типичен для иглокожих. Будучи представлен в достаточно ясной форме у ланцетника, у большинства других хордовых этот способ обнаруживается в стертой форме.

В случае энтероцельного способа клеточный материал будущей мезодермы первоначально входит в состав стенки первичной кишки, т. е. участка бластодермы, впячивающегося в бластоцель при образовании наружного и внутреннего зародышевых листков. Лишь позже мезодерма выделяется в качестве самостоятельной закладки путем симметричного выпячивания в полость бластоцеля определенных участков стенки первичной кишки с последующей их отщуровкой.

В ходе дальнейших превращений мезодермальных закладок, образующихся телобластически, в них возникают полые участки, представляющие собой целом или вторичную полость тела. Целом при энтероцельном способе формируется как полость отщуровывающихся мезодермальных пузырьков, т. е. является частью бывшей полости первичной кишки.

Первоначально третий зародышевый листок представляет собой массу отростчатых клеток. Эта так называемая н е д и ф ф е р е н ц и р о в а н н а я м е з о д е р м а в дальнейшем развитии подразделяется в переднезаднем направлении на отдельные участки — с о м и т ы. Из различных зон сомитов на стадии гисто- и органогенезов образуются определенные производные, о чем будет сказано ниже.

В процессе гастрюляции, благодаря закономерному перераспределению клеточного материала возникают закладки будущих органов. Современные исследования показали, что на этой стадии в зародыше впервые удается обнаружить в достаточно больших концентрациях белки, специфичные для некоторых направлений клеточной дифференцировки взрослого организма. Так показано начало синтеза гемоглобина и белка мышечной ткани миоглобина.

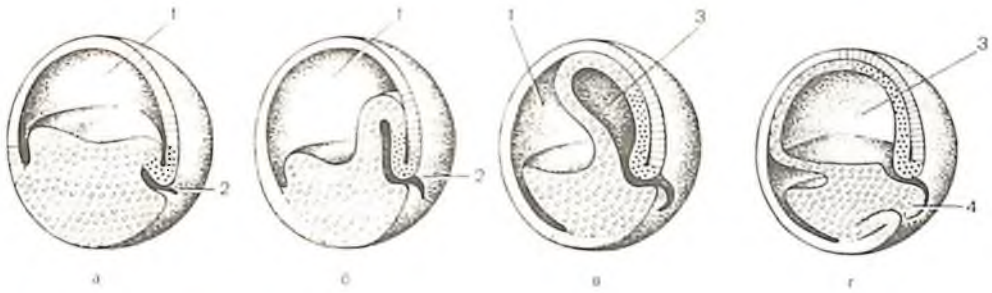


Рис. 83. Гастрюляция у лягушки.

Этапы процесса: а — серповидная бороздка, б — начало образования гастротели, в, г — замыкание бластопора, 1 — бластопор, 2 — серповидная бороздка, 3 — полость гастротели (гастротель); 4 — желточная пробка

6.4.4. Гастрюляция у представителей некоторых классов позвоночных животных

Перечисленные выше способы закладки зародышевых листков отражают главные направления преобразований клеточного материала в процессе гастрюляции. В конкретном выражении у представителей различных групп животных названный процесс отличается значительным разнообразием деталей. Подробное освещение этих деталей выходит за рамки настоящего курса. Вместе с тем для уяснения значения изменений, происходящих на стадии гастрюляции, с которой совпадает начало образования тканеспецифических белков и которая продолжается непосредственно в стадию гисто- и органогенезов, полезно ознакомиться с ходом гастрюляции у некоторых представителей животного мира, у наиболее хорошо изученных в этом отношении амфибий (низшие позвоночные, анамниа), птиц (высшие позвоночные, амниота), а также высших млекопитающих, к которым принадлежит и человек.

Гастрюляция у амфибий. Эта стадия представляет собой сложный комплекс клеточных перемещений. Хотя основными способами образования экто- и энтодермы у названных животных считают эпиболию и инвагинацию, гастрюляция у них начинается, по-видимому, с незначительного погружения некоторых из богатых желтком макромеров вегетативного полюса внутрь тела зародыша. В связи с ограниченностью указанных перемещений они получили название предгастрюляционных.

Собственно гастрюляция начинается в области серого серпа (см. 6.4.1), где возникает щель, представляющая собой закладку бластопора, и принимающую позже вид серповидной бороздки (рис. 83). В результате погружения клеток в области бороздки образуется полость, которая дает начало первичной кишке. Зачаток бластопора располагается на заднем конце зародыша. Верхняя кромка бластопора обращена к спинной стороне, поэтому она получила название *дорсальной губы*.

На этом этапе ведущую роль в процессе гастрюляции начинает играть эпиболия. Клеточный материал как бы наползает, смещаясь в

анимально-вегетативном направлении, и подворачивается через дорсальную губу бластопора внутрь бластоцеля. При этом источником клеточного материала, проходящего через дорсальную губу, служат бластомеры крыши бластоцеля в области анимального полушария, которые интенсивно размножаются. В процессе гастрюляции наблюдается также увеличение площади поверхности крыши полости бластулы за счет вклинивания между бластомерами, занимающими наружное положение, клеток, поднимающихся из более глубоких слоев. Это приводит к изменению соотношения площадей поверхности зародыша, занимаемых анимальными и вегетативными бластомерами, в пользу первых.

Бластопор, разрастаясь, охватывает вегетативную зону кольцом. Вегетативные бластомеры в просвете бластопора образуют так называемую желточную пробку. На этом этапе, кроме дорсальной губы бластопора, выделяют также вентральную (брюшную) и боковые губы, через которые внутрь бластоцеля подворачивается сравнительно малое количество клеточного материала.

Клетки, сместившиеся через бластопор внутрь, сначала образуют сплошную массу, которая оттесняет бластоцель вентрально, существенно уменьшая ее размеры. Далее в результате процесса инвагинации происходит распределение клеток по внутренней поверхности бластодермы, что приводит к возникновению первичной кишки, полость которой называется гастротелью.

В следующую фазу из стенки первичной кишки выделяется клеточный материал мезодермы и хорды, т. е. образование третьего зародышевого листка происходит энтероцельным способом.

Гастрюляция у птиц. Эмбриогенез высших позвоночных (рептилии, птицы, млекопитающие), составляющих группу амниот, характеризуется особенностями, отражающими освоение ими наземной среды обитания. Рассмотрим эти особенности на примере эмбрионального развития птиц.

Как у всех амниот, у птиц клеточный материал на ранних стадиях развития разделяется на две части: зародышевую и внезародышевую. Первая в дальнейшем используется для построения тканей непосредственно организма, вторая — эмбриональных провизорных органов.

По завершении стадии дробления зародыш птицы представлен распластанным на желтке бластодиском — несколькими слоями бластомеров, причем клетки наиболее вентрального слоя тесно контактируют с желтком. Центральная зона бластодиска или зародышевый щиток является собственно зародышем. С краев он окаймлен приподнятым над желтком валиком. Далее от центра бластодиска к периферии находится внезародышевая часть, плотно прилегающая к желтку.

Стадию гастрюляции у птиц можно разделить на два этапа. Сначала из клеточного материала отделяется гипобласт, который позже преобразуется во внезародышевую энтодерму. Соответственно современным представлениям этот этап гастрюляции

происходит, видимо, путем множественной иммиграции клеток, начиная с будущего заднего края зародышевого щитка. Ряд эмбриологов вплоть до настоящего времени рассматривают способ выделения гипобласта как деляминацию.

На втором этапе клеточный материал бластодиска, оставшийся после выделения гипобласта и называемый э п и б л а с т о м, подразделяется на зачатки хорды, мезодермы, зародышевой энтодермы. Оставшаяся после этого часть эпибласта соответствует эктодерме.

В начале преобразования клеточного материала эпибласта наблюдаются сложные перемещения клеток, имеющие итогом схождение их к заднему концу бластодиска, где в силу этого образуется клеточное сгущение в виде п е р в и ч н о й п о л о с к и. Указанная структура является динамичным, «проточным» образованием. Клетки эпибласта «вливаются» в нее спереди и с боков, однако в ней не задерживаются, а перемещаются в полость между эпи- и гипобластом, рыхло распределяясь по их поверхности. Благодаря различиям в интенсивности миграции клеток в первичной полоске на переднем конце образуется углубление — п е р в и ч н а я я м к а, а по средней линии — желобок. Первичная полоска с желобком называется п е р в и ч н о й б о р о з д к о й. Кпереди от первичной ямки возникает скопление клеток — п е р в и ч н ы й у з е л о к.

Через переднюю часть первичной бороздки и первичный узелок клеточные потоки направляются преимущественно кпереди, а через заднюю часть первичной полоски — кзади от первичного узелка. Это важное обстоятельство, так как различна судьба клеточного материала, выселяющегося из эпибласта двумя названными потоками. Через переднюю часть первичной бороздки и узелок последовательно мигрируют клетки, формирующие закладки головной и осевой (сомиты) мезодермы, хорды. Часть клеток, образующих мезодерму, перемещается через центральную область первичной бороздки, а клетки внезародышевой мезодермы через заднюю ее часть.

В фазе завершения процесса гастрюляции первичная бороздка прогрессивно укорачивается, а первичный узелок смещается кзади и впоследствии образует анальное отверстие.

Рассматривая стадию гастрюляции эмбриогенеза в сравнительном плане, можно сказать, что второй этап гастрюляции птиц гомологичен гастрюляции амфибий. При этом первичная бороздка соответствует бластопору, а первичный узелок — его дорсальной губе.

Выше рассмотрены изменения клеточного материала зародышевого диска. В это время внезародышевые порции гипо- и эпибласта распространяются по поверхности желтка, что приводит к возникновению ж е л т о ч н о г о м е ш к а. В обрастании желтка участвуют все три зародышевых листка, однако мезодерма, в связи с более поздним ее образованием, несколько отстает. При этом боковая мезодерма подразделяется на париетальный (пристеночный) и висцеральный (внутренностный) листки. Собственно стенка желточного мешка образуется внезародышевой желточной энтодермой и висцеральным листком мезодермы. Эктодерма и париетальная мезодерма примут

участие в формировании стенок другого провизорного органа — амниона, а также серозной оболочки (хориона), ограничивающей пространство, названное *экзоцеломом*. В экзоцеломе вырастает аллантоис — вырост задней кишки зародыша.

Гастрюляция у высших [плацентарных] млекопитающих. Особенности эмбрионального развития этих животных становятся заметными уже на стадии дробления. В связи с асимметричностью яйцеклеток оно у названных животных полное, однако его нельзя отнести строго ни к радиальному, ни к спиральному типу. Практически с самого начала процесс деления является асинхронным. В отличие от низших позвоночных, уже на стадии 2—4 бластомеров активизируется собственный генетический аппарат. В результате дробления первоначально образуется плотная структура — морула или стерробластула. На ранних стадиях (у мыши на стадии 16 клеток) в такой стерробластуле определяется группа внутренних, более темных, и наружных, светлых, бластомеров, которые соответствуют зародышевой и внезародышевой частям развивающегося организма. Практически сразу же (у мыши на стадии 32 бластомеров) зародыш приобретает полость, заполненную жидкостью, и превращается в пузырек — бластоцисту. Стенка такого пузырька — трофобласт — построена из клеток внезародышевой части; располагающаяся на одном из ее полюсов плотная группа клеток — зародышевый узелок (эмбриобласт) соответствует непосредственно зародышу.

Собственно гастрюляция начинается с обособления слоя клеток эмбриобласта, обращенного в полость бластоцисты, — энтодермы (гипобласта). Клетки краевой зоны этого зачатка распространяются по внутренней поверхности трофобласта, ограничивая полость желточного мешка, который у плацентарных млекопитающих рудиментарен.

В части зародышевого узелка, оставшейся после отделения гипобласта, процесс образования закладок зародышевых листков во многом сходен с таковым у других амниот, например птиц. В ходе преобразований клеточного материала зародышевого щитка формируются первичная полоска, первичная бороздка, первичный узелок.

Определенные особенности существуют в образовании закладки такого провизорного органа как амнион. У большинства видов млекопитающих амниотическая полость возникает путем расхождения клеток эмбриобласта, а не путем замыкания туловищных складок, формируемых внезародышевой эктодермой и париетальной мезодермой.

Так же как у низших амниот, часть клеток, высекаясь через первичную бороздку в пространство между трофобластами и стенкой желточного мешка, дает внезародышевую мезодерму. Последней, наряду с трофобластом, принадлежит большая роль в образовании хориона — провизорного органа, обеспечивающего контакт зародыша с материнским организмом и эффективное получение им питательных веществ, кислорода. Особенность приматов состоит в том, что внезародышевая мезодерма у них выделяется очень рано, еще до обособления зародышевого щитка в результате отделения гипобласта.

6.4.5. Образование тканей и органов

Процесс формирования систем органов в эмбриональном развитии называется **органогенезом**. В построении любого органа участвует несколько тканей, клеточные и неклеточные компоненты которых образуются непосредственно в ходе воссоздания структуры органов. Поэтому стадия органогенеза является и стадией гистогенеза. Процесс органогенеза интенсивно изучался у позвоночных и особенно млекопитающих, что объясняется потребностями медицины и ветеринарии.

В рассматриваемой стадии можно выделить две фазы. Первая, называемая **нейруляцией**, состоит в образовании комплекса осевых органов — нервной трубки, хорды. Вторая фаза заключается в построении остальных органов, приобретении различными участками тела типичной для них формы и черт внутренней организации, установлении определенных пропорций. Отличительной чертой первой фазы органогенеза служит то, что в морфологические перестройки, сопровождающие формирование центральной нервной системы, вовлекается почти весь зародыш. Развитие других органов представляет собой пространственно ограниченные процессы.

Зародыш на стадии **нейруляции** называется **нейрулой**. Материал, используемый на построение нервной системы у позвоночных животных, представляет собой пласт клеток эктодермы над зачатком хорды и сомитами (**нейроэктодерма**). Сначала в этой области происходит уплощение клеточного пласта, что приводит к образованию **нервной пластинки**, края которой, приподнимаясь, формируют **нервные валики**. За счет перемещения клеток по средней линии нервной пластинки возникает углубление. На этом этапе **нейруляции** закладка нервной системы называется **первым желобком**. Одновременно нервная пластинка как бы складывается по средней линии, а несколько позже ее края смыкаются. В результате этих процессов возникает **нервная трубка с полостью** — **невроцелем**. Смыкание валиков происходит сначала в средней, а затем в задней части первого желобка. В последнюю очередь это происходит в головной части, которая превосходит другие области по ширине. Передний, расширенный отдел в дальнейшем развитии образует головной мозг, остальная часть нервной трубки — спинной мозг.

Нервная трубка отделяется от эктодермального пласта, который над ней смыкается.

В процессе **нейруляции** часть клеток не попадает в состав нервной трубки, а образует скопление вдоль нее — **ганглиозную пластинку** или **нервный гребень**. Материал ганглиозной пластинки дает много производных, среди которых нервные клетки спинномозговых и симпатических нервных узлов, клетки мозгового вещества надпочечников, пигментные клетки эпидермиса кожи, волос, перьев, хрящевые и костные клетки.

Образование хорды по времени соответствует самым ранним этапам **нейруляции** и происходит путем обособления по средней линии

клеточного материала из зачатка, общего с энтодермой и мезодермой — стенки первичной кишки (см. 6.4.3).

По бокам от хорды располагается еще один компонент комплекса осевых органов — мезодерма сомитов.

Развитие отдельных органов включает прогрессивное изменение их формы, состава тканей, структурно-химические преобразования клеток, появление и закономерную смену биохимических и физиологических характеристик. Элементы частной эмбриологии, изучающей конкретные органогенезы, включены в курсы анатомии, гистологии, физиологии. Мы остановимся на рассмотрении производных, которые образует каждый из зародышевых листков, и общих закономерностях органогенеза.

Из материала наружного зародышевого листка (эктодермы) развиваются эпидермис кожи и его производные (перо, волосы, ногти, кожные и молочные железы), компоненты органов зрения, слуха, обоняния, эпителий ротовой полости, эмаль зубов.

Производными энтодермы являются эпителий желудка и кишечника, клетки печени, секретирующие клетки поджелудочной, кишечных и желудочных желез. Передний отдел эмбриональной кишки образует эпителий легких и воздухоносных путей, а также секретирующие отделы передней и средней доли гипофиза, щитовидной и парашитовидной желез.

К началу стадии органогенезов мезодерма представлена сомитами, занимающими положение сбоку от хорды и переходящими в сегментную или сомитную ножку, а также боковой пластинкой с висцеральным (спланхноплевра) и париетальным (соматоплевра) листками.

Клеточный материал сомитов распределяется между несколькими зачатками. Наружная область сомита, прилегающая к эктодерме, представлена дермотомом и образует соединительнотканый компонент кожи (дерму). Внутренняя часть склеротомом участвует в образовании скелетных структур, в частности тел позвонков. Между дермотомом и склеротомом располагается миотом — зачаток поперечнополосатой мускулатуры.

В области сомитной ножки располагается зачаток органов мочеиспускания (нефротом). Материал спланхо- и соматоплевры используется в развитии половой (гонотом), сердечно-сосудистой и лимфатической систем, плевры, брюшины, перикарда.

Еще до подразделения зачатка мезодермы на сомиты из него выселяются клетки, характеризующиеся наличием отростков. К ним присоединяется также некоторое количество клеток, выселяющихся из других зародышевых листков, в частности эктодермы. Совокупность указанных клеток образует мезенхиму. Из этого зачатка развиваются все виды соединительной ткани, гладкая мускулатура, кровеносная и лимфатическая система.

Классификация органов по их происхождению в эмбриогенезе из определенного зародышевого листка довольно распространена, однако носит условный характер, так как в построении любого органа или части организма принимают участие производные нескольких зародышевых листков.

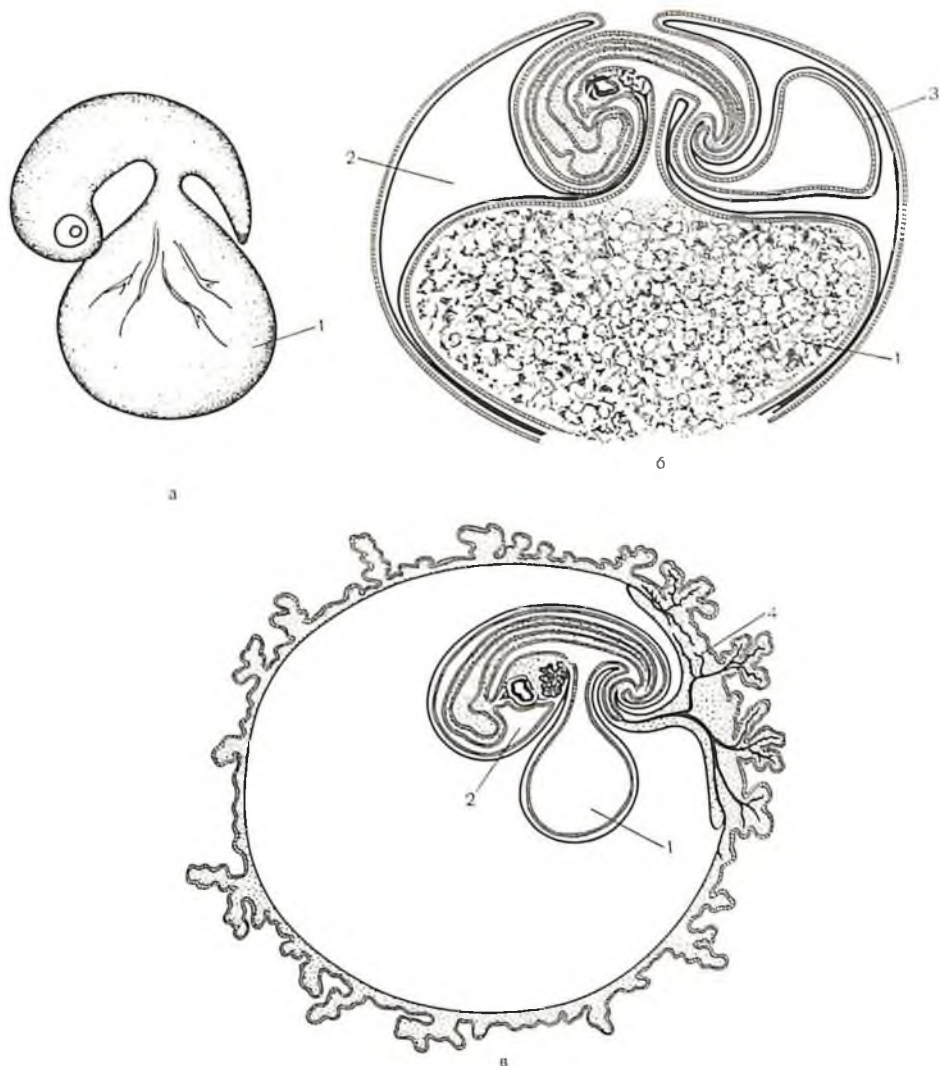


Рис. 84. Провизорные органы позвоночных.

а — рыбы; б — птицы; в — млекопитающие; 1 — желточный мешок, 2 — амнион; 3 — аллантоис; 4 — хорион.

6.4.6. Провизорные органы зародышей позвоночных

В эмбриональном развитии позвоночных и прежде всего амниот большую роль играют провизорные органы, которые функционируют у зародыша и отсутствуют во взрослом состоянии. К ним относятся желточный мешок и так называемые зародышевые оболочки — амнион, хорион и аллантоис (рис. 84).

Образование желточного мешка описано при рассмотрении гастрюляции у птиц (см. 6.4.4). Желточный мешок выполняет ряд

важнейших функций. Во внезародышевой мезенхиме возникают скопления клеток — кровяные островки. Клетки с периферии островка преобразуются в пласт и ограничивают просвет будущего кровеносного сосуда. Клетки кровяного островка, располагающиеся во внутренней его зоне, превращаются в кровяные клетки. Объединение сосудов приводит к формированию сосудистой сети. Часть сосудов входят в складки, образуемые на внутренней поверхности стенки желточного мешка, которые проникают глубоко в массу желтка, что создает благоприятные условия для всасывания продуктов расщепления питательных веществ в кровеносное русло. Через специальные сосуды кровеносная сеть желточного мешка соединяется с сердечно-сосудистой системой зародыша. Благодаря описанному строению желточный мешок осуществляет функции питания, дыхания, выделения, кровотока.

В образовании амниона и хориона участвует внезародышевая эктодерма и наружный листок внезародышевой мезодермы. Первоначально вблизи головного конца зародыша образуются складки, которые распространяются спереди назад, сближаются и, наконец, смыкаются над телом зародыша по средней линии. Последний оказывается заключенным в две оболочки — ближайшая к нему называется амниотической, следующая серозной или хорионом. Амниотическая оболочка ограничивает полость амниона, заполненную амниотической жидкостью, омывающей теперь зародыш со всех сторон, и благодаря которой зародыш развивается в водной среде, что предохраняет его от механических травмирующих воздействий, прилипания к оболочкам.

Благодаря серозной оболочке снаружи от амниотической формируется еще одна полость, называемая внезародышевым целомом или экзоцеломом.

Еще один провизорный орган — аллантоис, образуясь как вырост задней кишки, врастает в экзоцелом и в конце концов заполняет ее целиком. Главная функция аллантоиса состоит в том, что он является зародышевым органом выделения. В нем скапливаются продукты распада, образующиеся в ходе обмена веществ в теле зародыша.

Так, стенка аллантоиса, в которой развивается богатая сеть кровеносных сосудов, плотно прилегает к серозной оболочке, по существу срастаясь с ней (хорион-аллантоис). Последнее обстоятельство создает необходимые условия для газообмена, т. е. выполнения хорион-аллантоисом дыхательной функции. Серозная оболочка совместно с аллантоисом принимает, по-видимому, участие в утилизации в процессах развития веществ белковой оболочки яйца.

Своеобразие процесса эмбрионального развития высших млекопитающих распространяется и на провизорные органы.

У млекопитающих, так же как у рептилий и птиц, образуются амнион, аллантоис, желточный мешок. Последний в связи с алецитальностью яйцеклеток существенной роли в питании зародыша не играет.

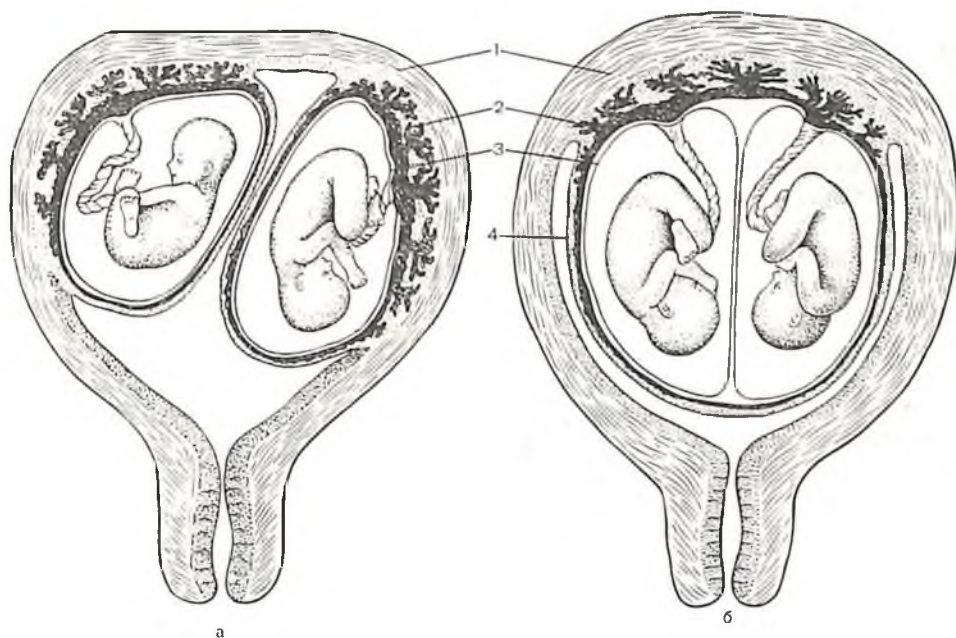
Еще одна особенность млекопитающих состоит в том, что у большинства из них амниотическая полость формируется не путем

Рис. 85. Оболочки зародыша человека (длина 5 мм).



Рис. 86. Близнецы.

а — разнояйцевые с независимыми оболочками, б — однояйцевые с единой плацентой: 1 — стенка матки; 2 — ворсинки хориона; 3 — амнион; 4 — гладкий хорион.



смыкания складок, образуемых внезародышевой эктодермой (трофобластом), а путем расхождения клеток зародышевого узелка. Оболочки зародыша человека показаны на рис. 85 и 86.

Большое значение в установлении связи зародыша с материнским организмом при внутриутробном развитии принадлежит изменениям трофобласта. По его наружной поверхности образуются многочисленные выросты — первичные ворсинки. Последние превращаются во вторичные ворсинки после того, как в них вырастает внезародышевая мезенхима, в которой интенсивно образуются

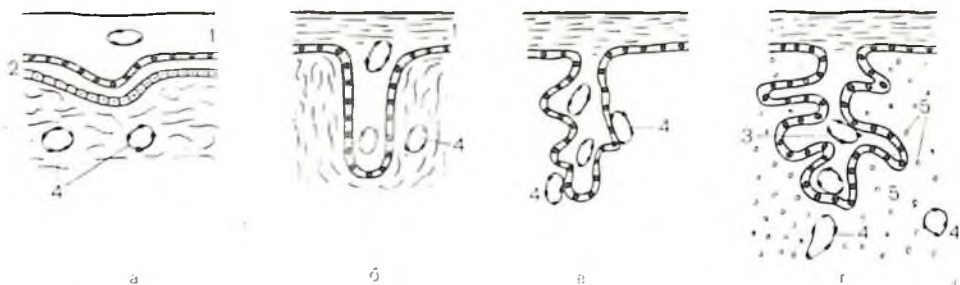


Рис. 87. Типы плацент.

а — эпителиохориальная; б — соединительнотканно-хориальная в — эндотелиохориальная; г — гемохориальная; 1 — эпителий хориона; 2 — эпителий матки; 3 — кровеносные сосуды хориона; 4 — кровеносные сосуды матки; 5 — материнская кровь.

кровеносные сосуды. Возникает ворсинчатая оболочка или хорион, гомологичная серозной оболочке рептилий и птиц.

Ворсины хориона образуют зародышевую часть плаценты (детское место) — органа, при помощи которого зародыш получает из организма матери все необходимое для развития. Материнская часть плаценты представлена участком стенки матки, с которым связаны ворсины хориона. Процесс внедрения зародыша в стенку матки называется имплантацией.

В зависимости от уровня контакта ворсины и слизистой оболочки матки различают несколько типов плацент (рис. 87).

В плаценте эпителиохориального типа (полуплаценте), характерной для свиньи, лошади, бегемота, верблюда, китообразных, ворсины хориона погружены в складки слизистой оболочки матки без нарушения целостности эпителия, выстилающего ее просвет.

Для жвачных типична десмохориальная (соединительно-тканнохориальная) плацента. В этом случае целостность эпителиальной выстилки полости матки нарушается. Ворсины хориона погружены в соединительную ткань стенки органа, однако прямой контакт с кровеносными сосудами отсутствует.

В плаценте эндотелиохориального типа ворсины хориона вступают в непосредственный контакт с эндотелием — клетками, ограничивающими просвет сосудов стенки матки.

Гемохориальная плацента приматов и человека обеспечивает наиболее тесную связь зародыша с организмом матери. В этом случае ворсины хориона омываются кровью, изливающейся из сосудов в силу нарушения целости их стенок в лакуны, которые образуются в стенке матки в области детского места.

6.5. МЕХАНИЗМЫ ОНТОГЕНЕЗА НА КЛЕТОЧНОМ И НАДКЛЕТОЧНОМ УРОВНЯХ

В условиях нормального развития преобразования отдельных частей и организма в целом строго согласованы по срокам, месту и объему изменений.

Процесс, в результате которого относительно однородный материал зародыша в ходе эмбриогенеза преобразуется в устойчивые элементы, разнородные по морфологии, биохимическим показателям, функциям и т. д., называют *дифференциацией* (*дифференцировкой*). Этот процесс распространяется на все главные структурные уровни организма. Так, возникновение разнообразия типов клеток соответствует явлению цитологической дифференцировки, а образование разных тканей — гистологической.

В процессе дифференцировки клеточный материал эмбриональных закладок преобразуется в определенный элемент взрослого организма. Напомним, что мезодермальные сомиты подразделяются на дерматом, склеротом и миотом. Первый из названных зачатков дает соединительнотканые клетки (фибробласты) дермы кожи, второй — клетки хряща (хондроциты), третий — поперечнополосатые мышечные волокна. Следовательно, конечный результат развития отдельных эмбриональных закладок предопределен или детерминирован. Для обозначения предопределенности, необратимости дифференцировки в эмбриогенезе используют термин «*детерминация*». Некоторые эмбриологи отождествляют с понятием детерминации совокупность факторов, обуславливающих закономерный характер формообразовательных процессов, или же воздействие одной части зародыша на другие его части, побуждающие эти последние к прохождению в подходящих условиях фрагмента пути своего нормального развития.

Степень предопределенности путей дальнейшего развития конкретной части зародыша в ходе эмбриогенеза меняется. Так, опыты по разделению, сращиванию или перемешиванию бластомеров на стадии дробления показали, что у видов с радиальным (регуляционным) типом дробления бластомеры нескольких поколений, если их изолировать и поместить в подходящие условия, проявляют *тотипотентность* (равнонаследственность), т. е. развиваются в полноценный организм. У многих гидромедуз, например, клетки тотипотентны до стадии 32 бластомеров. Равнонаследственность клеток обнаружена у кроликов на стадиях 2 и 4 бластомеров. У мышей нормальный ход развития воспроизводится как из отдельных бластомеров, так и из нескольких объединенных зародышей. В последнем случае кратного увеличения структур и частей не наблюдалось. За равнонаследственность и тотипотентность клеток зародышей человека до стадии 2—4 бластомеров говорят случаи рождения двух, трех, четырех однойцевых близнецов. Одна двойня приходится примерно на 80, тройня на 6400 и четверня на 512 000 родов.

На стадии бластулы клетки уже не проявляют свойства тотипотентности, однако способны к *перепределиванию* (*трансдетерминации*) пути дальнейшего развития. Опыты, выполненные на зародышах амфибий, показали, что перекрестные пересадки участков экто- или мезодермы приводят к изменению направления дальнейшего развития в соответствии с новым положением.

Результаты аналогичных пересадок на стадии гастролы свидетельствуют об утрате способности клеточного материала к транс-

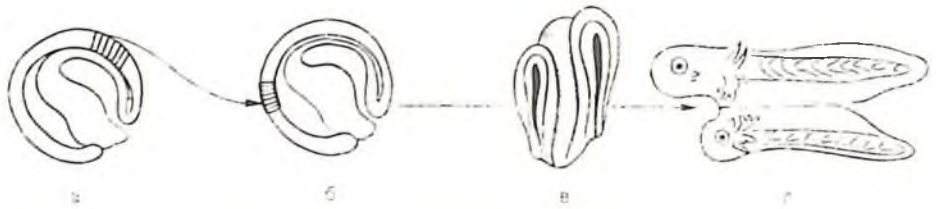


Рис. 88. Первичная эмбриональная индукция у амфибий.

а — материал донора (участок дорсальной губы бластопора), б — трансплантация материала донора на брюшную сторону зародыша реципиента, в — образование второй нервной трубки, г — образование второго зародыша

терминации (см. 6.5.1). Таким образом, лабильная детерминация путей развития, наблюдаемая на ранних стадиях, сменяется стабильной детерминацией.

По мере прохождения зародышем последовательных стадий эмбриогенеза происходит ограничение или даже утрата отдельными зачатками потенций к изменениям в нескольких направлениях, т. е. имеет место канализация развития.

На любой из стадий эмбриогенеза зародыш представляет собой целостность, что обуславливает взаимосвязь и взаимосогласованность развития отдельных его частей. Дифференциация и детерминация осуществляются на фоне интеграции всех проявлений развития в единый сбалансированный процесс. Изменение потенции отдельных частей к развитию происходит не случайно, а в зависимости от положения этих частей в преобразующемся зародыше в ходе эмбриогенеза в целом. Такая интеграция делает результаты развития определенными не только в деталях, но и в целом.

6.5.1. Эмбриональная индукция

Большое значение в упорядочении хода эмбриогенеза принадлежит эмбриональной индукции. Начало принципиальному изучению этого явления положил опыт Г. Шпемана и Г. Мангольд, результаты которого были опубликованы в 1924 г. В нем дорсальная губа бластопора, подлежащая в нормальных условиях эктодерме, развивающейся в структуры нервной системы, из зародыша гребенчатого (непигментированного) тритона на стадии ранней гаструлы вырезалась и пересаживалась под эктодерму брюшной стороны, дающую в дальнейшем эпидермис кожи зародыша примерно той же стадии развития обыкновенного (пигментированного) тритона (рис. 88). В итоге на брюшной стороне зародыша-реципиента возникали сначала нервная трубка и другие компоненты комплекса осевых органов — хорда, сомиты, а затем формировался дополнительный зародыш. Наблюдения за распределением пигментированных клеток показали, что ткани дополнительного зародыша формируются почти исключительно из клеточного материала реципиента.

Приведенные данные убедительно доказывают, что в ходе эмбриогенеза некоторые части зародыша выполняют роль ин-

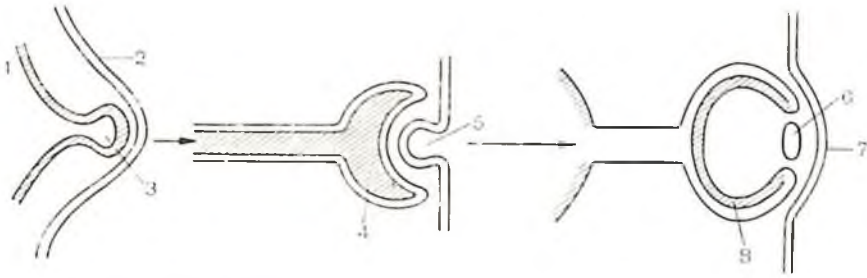


Рис. 89. Индукция хрусталика глаза.

1 — передний рот, 2 — эктодерма, 3 — глазной пузырь, 4 — глазной бокал, 5 — зачаток хрусталика, 6 — хрусталик, 7 — роговица, 8 — сетчатка.

дукторов или организаторов (по терминологии Г. Шпемана), намечающих пути развития других частей. Явление эмбриональной индукции состоит в побуждении к развитию в определенном направлении одних структур зародыша в результате воздействия на них других структур, возникающих на более ранних стадиях.

Отдельные примеры индукционных воздействий ограниченного характера, например образование хрусталика из эктодермы под действием зачатка глаза (рис. 89), были известны и ранее. Значение результатов опыта Г. Шпемана и Г. Мангольд состоит в установлении факта первичной эмбриональной индукции, т. е. первого шага в цепи последовательных (вторичных, третичных) индукционных процессов в дальнейшем развитии.

Дорсальная губа бластопора, представляющая по своим потенциям хордо-мезодермальный зачаток, является первичным индуктором и организатором у амфибий. У рыб ему соответствует дорсальный край бластодиска, у птиц — первичный узелок.

Зачаток бластопора у амфибий возникает в области серого серпа. Если небольшой участок кортикального слоя цитоплазмы яйцеклетки лягушки из области названной структуры пересадить на брюшную сторону другого зародыша, то у последнего индуцируется дополнительная нервная система. Можно предположить, что клеточный материал дорсальной губы бластопора наследует свойства первичного организатора, которые были каким-то образом запрограммированы еще на уровне яйца.

Многочисленными исследованиями, выполненными в 20—30-х годах текущего столетия, показано, что в условиях эксперимента индукцию развития эктодермы в направлении нервной системы вызывают многие факторы — вытяжки из разных органов беспозвоночных и позвоночных животных, тканей растений, неорганические вещества.

Наряду с этим было установлено, что существуют «специфические индукторы», т. е. вещества, оказывающие индуцирующее действие в ничтожных концентрациях, и различающиеся по конечному результату своего действия. Так, экстракт из печени млекопитающих индуцирует главным образом мозговые структуры, а из костного мозга — мезодермальные. При совместном воздействии обоих индукторов формировался зародыш почти нормального вида. В тканях куриных зародышей

высокоактивные индукторы относятся к классу белков или нуклеопротеинов.

В развитии многих зачатков выявляются цепи последовательных индукций. Так, описана индукция глазным бокалом хрусталика, хрусталиком и даже взрослым глазом роговицы. Продолговатый мозг индуцирует развитие слухового пузырька, а последний — хрящевую капсулу. В отличие от первичной эмбриональной индукции, результатом которой служит образование дополнительного зародыша, примеры, описанные выше, относятся к тканевому и органному уровню структурной организации. В основе таких межорганных и межтканевых индукций лежат, по-видимому, не химические, а контактные воздействия одних клеток на другие.

Важным обстоятельством служит то, что в нормальном развитии индуктор оказывает соответствующее действие лишь в отношении зачатков, которые характеризуются восприимчивостью. Способность эмбрионального зачатка к восприятию индукционного стимула называется компетенцией. Таким образом, индукционные процессы в эмбриогенезе происходят благодаря приобретению одними частями свойств индукторов, а другими — свойства компетентности.

В парах элементов «индуктор — компетентный зачаток» содержание изменений, провоцируемых индуктором, зависит от внутренних потенций зачатка. Так, зачаток бедра задней конечности цыпленка пересаживали под эпителий зачатка конечного (дистального) отдела крыла.

Из трансплантата под влиянием эпителия, в норме индуцирующего конечный отдел крыла, из презуптивного материала бедра сформировались дистальные структуры, из ноги — стопа, фаланги пальцев.

Современные исследования показали, что действие индуктора не воспринимается одиночными клетками, причем клетки в трехмерном скоплении изменяются быстрее, чем будучи распластаны тонким слоем. Чем больше масса индуцируемого зачатка, тем активнее в нем происходит дифференцировка частей.

Такие характеристики эмбриогенеза, как тотипотентность частей зародыша на достаточно ранних стадиях, прогрессивное ограничение путей развития зачатков, явление нарастающей дифференциации, о которых шла речь выше, хорошо согласуются с наличием цепей индукционных процессов. При этом закономерная смена индукторов и состояний компетентности могут служить инструментом детерминации последовательных этапов развития: от значительных (например, формирование комплексов осевых органов) до ограниченных объемом органа или клеточной группы.

Наблюдения показывают, что зачаток почти любого органа проходит в своем развитии две фазы. В фазе зависимой дифференцировки его судьба во многом зависит от действия индукторов и внешнего окружения. С определенного момента зачаток вступает в фазу независимой дифференцировки и осуществляет закономерный цикл преобразований даже при изменении внешних условий. Трансплантация зачатка в нетипичное окружение

в 1-й фазе приведет к т р а н с д и ф ф е р е н ц и р о в к е, во 2-й — не вызовет изменения пути развития.

Представления о смене организаторов и состояния компетенции зачатков как факторах детерминации последовательных этапов развития структур не противоречат положению о том, что на любой стадии организм является целостностью, а не мозаикой органов и частей. Целостность обуславливается системой связей между отдельными элементами зародыша, характеристики которой закономерно изменяются. Лишь условно можно говорить об одних частях зародыша как об индукторах, а о других — как о реагирующих элементах. В процессе развития, включаясь в разные системы связей, «индукторы и реакторы» (по терминологии И. И. Шмальгаузена) постоянно меняются ролями. Факторы, обуславливающие закономерный характер итога развития в целом и на отдельных этапах, возникают по мере дифференцировки зародыша благодаря взаимодействию результатов этой дифференцировки.

Типы взаимозависимостей, наблюдаемых в индивидуальном развитии (онтогенетические корреляции) рассматриваются в 7.12.5.

6.5.2. Изменения клеток и клеточных комплексов в эмбриональном развитии

В ходе эмбрионального развития изменения наблюдаются на всех уровнях структурной организации зародыша.

К типичным преобразованиям клеточных комплексов относятся местные утолщения или обособления пластов, образование складок, объединение или распад клеточных масс, сгущения клеток или их концентрация вокруг каких-либо структур.

В пользу участия указанных преобразований в формообразовательных процессах говорят многие факты. Так, сгущение мезенхимных клеток предшествует образованию зародышевых кровеносных сосудов, хряща, кости или мышечной ткани. Клетки из зачатка глаза развиваются в сетчатку, находясь в трехмерном скоплении, и в пигментный эпителий, будучи распластанными. Собственно, это и происходит в результате превращения глазного пузыря в глазной бокал при нормальном развитии.

Механизмы, обуславливающие зависимость формообразовательных процессов от преобразований клеточных комплексов, пока не выяснены. Они могут способствовать или затруднять диффузию веществ, изменять характер контактных взаимодействий.

Важная роль в эмбриогенезе принадлежит пролиферации, перемещениям, избирательной сортировке, дифференцировке, гибели клеток зародыша.

К л е т о ч н о е р а з м н о ж е н и е (пролиферация) лежит в основе развития всех органов. Благодаря ему достигается определенная масса тканей. В отдельных зачатках делящиеся клетки могут располагаться без видимого порядка или концентрироваться в особых м а т р и ч н ы х з о н а х. Последнее наблюдается, например, в за-

зачатке центральной нервной системы, где митозы происходят только в клеточном слое, прилежащем к нейроцеллю. В отдельных случаях от матричной зоны зависит дальнейшая судьба клетки. Так, в развивающемся головном мозге млекопитающих к концу эмбрионального периода образуются в дополнение к первичной матричной зоне, упомянутой выше, вторичные матричные зоны, в частности в мозжечке. В таких зонах образуются только мелкие короткоотростчатые нервные клетки, обеспечивающие межнейрональные связи внутри отдельных нервных центров.

Активные клеточные перемещения в эмбриогенезе обеспечиваются, главным образом, благодаря механизму амебоидного движения. Траектория задается, по-видимому, особенностями рельефа поверхности, по которой клетка движется, путем так называемой контактной ориентировки. Некоторые типы клеток перемещаются по градиенту концентрации химических веществ (хемотаксис), однако этот механизм ориентации встречается редко.

Двигательная активность служит целям доставки клеточного материала в нужную область зародыша. Так, клетки, выселяющиеся из ганглиозной пластинки, мигрируют в зоны развития чувствительных и вегетативных нервных узлов, надпочечников, хрящей жаберных дуг и их производных. В отдельных случаях контакты по ходу движения определяют конечную судьбу клеток. Например, для развития симпатических нервных клеток необходим контакт с определенным участком мезодермы во время движения клеток-предшественниц из ганглиозной пластинки в область локализации симпатических узлов.

Явление избирательной сортировки состоит в выделении и объединении клеток одного зачатка из смеси, содержащей клетки разных зачатков. Оно распространяется на клеточный материал как зародышевых листков, так и отдельных органов. Процесс объединения сходных клеток носит, по-видимому, вероятностный характер. Межклеточные контакты образуются случайно, однако связи однотипных клеток отличаются большей устойчивостью. Значение избирательной сортировки в развитии заключается в окончательном упорядочении положения клеток в клеточных комплексах. Злокачественно перерожденные клетки не отделяются из смеси с нормальными клетками, что может лежать в основе их прорастания в различные ткани и органы.

Дифференцировке клеток принадлежит в процессе развития особая роль. Благодаря ей возникают устойчивые типы клеток, специализированные к выполнению разных функций. Дифференцированные клетки нередко характеризуются сложной морфологией (нервные клетки, палочки и колбочки сетчатки). Фундаментальной чертой, однако, по которой клеточные типы отличаются друг от друга, служит образование ими типоспецифических белков, а также веществ иной химической природы, например углеводной. Так, в мышцах синтезируется сократительный белок миозин, в фоторецепторах — зрительный белок опсин, в эритроцитах — гемоглобин. От

наличия этих белков зависит функциональная специализация клеток многоклеточного организма.

Наряду с типоспецифичными белками клетки, принадлежащие одной ткани, синтезируют некоторое число общих для них тканеспецифичных белков. Все клетки, независимо от тканевой и органной принадлежности, образуют клеточные белки, обеспечивающие проявления жизнедеятельности, общие для всех клеток.

В настоящее время не вызывает сомнения, что синтез отдельных белков контролируется определенными генами, а полный набор генов, за редким исключением (например, безъядерные эритроциты млекопитающих), идентичен в клетках разных типов. Генетические основы клеточной дифференцировки объясняет гипотеза дифференциальной активности генов. Согласно ей различия в спектре белков, образуемых дифференцируемыми клетками, отражают различия в наборе активных генов. В клетках любого направления специализации выделяются как бы три группы активных генов: 1) контролирующие фундаментальные процессы жизнедеятельности клеток (например, энергетические) и активные во всех живых клетках; 2) обуславливающие сходные черты клеток одной ткани (например, возбудимость мембраны нервных клеток, наличие у них устойчивых отростков); 3) контролирующие черты, специфичные для клеток конкретного типа, активность которых лежит в основе, например, морфологических и цитофизиологических различий грушевидных нейронов мозжечка, ганглиопирамидальных нейронов коры большого мозга.

Главный механизм клеточной дифференцировки, согласно современным представлениям, сводится к избирательному блокированию — деблокированию или инактивации — активации отдельных генов или их групп. Способы достижения перечисленных состояний генов интенсивно изучаются, однако все еще далеки от понимания. Большая роль принадлежит, по видимому, изменению физико-химических свойств хроматина, которое во многом зависит от характера взаимодействия ДНК, гистоновых и негистоновых белков.

В ходе дифференцировки клеток зачатка зародыша наблюдается последовательная смена активных генов. Удобным объектом для демонстрации этого явления служат гигантские политенные хромосомы клеток некоторых органов насекомых, например дрозофилы. Зоны таких хромосом, содержащие активные гены, на которых интенсивно синтезируется РНК, выглядят как вздутия. В зависимости от стадии развития и тканевой принадлежности клетки распределение пuffedов по длине хромосомы варьирует (рис. 90).

По мере дифференцировки число активных генов в клетке, по видимому, прогрессивно снижается. Так, из 40 тыс. генов генома морского ежа на стадии бластулы активно примерно 30 тыс., гастролы и личинки — 12—15, у взрослых животных — 3—5 тыс. генов.

Регуляция генной активности клеток зародыша в процессе развития достаточно сложна и во многом неясна. Регуляторные влияния

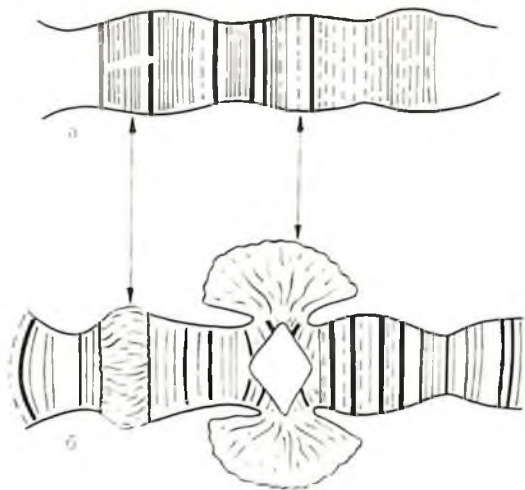


Рис. 90. Пуффы хромосомы.

а — неактивный участок хромосомы; б — участок хромосомы с двумя пуффами.

плеча курицы зоны закономерно гибнущих клеток размещены в определенных местах.

В других случаях роль клеточной гибели менее понятна. Например, на известной стадии развития многих центров головного мозга млекопитающих закономерно погибает более половины клеток. При этом среди гибнущих клеток есть и такие, отростки которых уже установили контакт с органом-мишенью.

6.5.3. Морфогенез

В эмбриогенезе осуществляются интенсивные формообразовательные (морфогенетические) процессы. Благодаря им организм в целом и его отдельные части, с одной стороны, приобретают форму, типичную для взрослого состояния, а с другой — форма конкретных зачатков закономерно изменяется в ходе развития¹.

Примером морфогенеза служит процесс формирования парных конечностей позвоночных (рис. 91).

Первым идентифицируемым морфологическим проявлением этого процесса является образование почки конечности. Ее формирует сгущение мезенхимных клеток, мигрировавших из париетального листка боковой пластинки мезодермы, покрытое утолщенным слоем эпидермиса. Довольно рано выявляется ориентация зачатка конечности

¹ Исторически термин «морфогенез» был предложен для обозначения преобразований формы структур надклеточного уровня. В настоящее время его используют также в отношении формообразовательных процессов на клеточном, субклеточном и доклеточном (сборка вирусов и фагов) уровнях. Здесь этот термин употребляется в первоначальном, более узком значении.

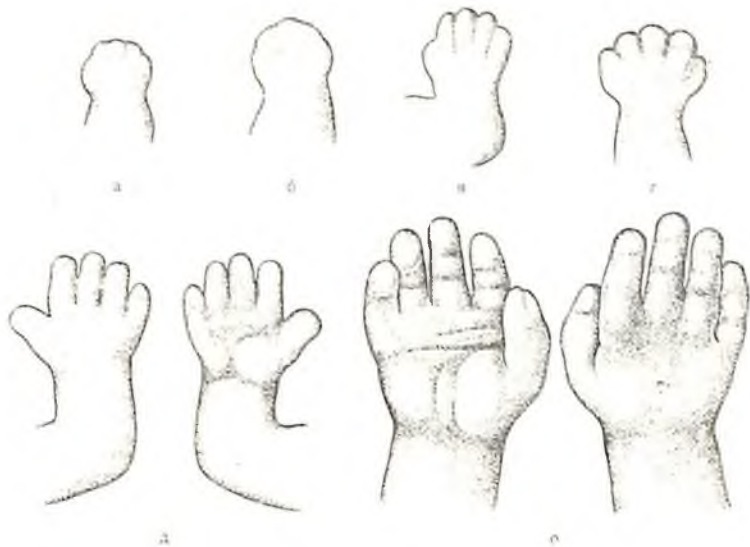


Рис. 91. Формирование (морфогенез) конечности эмбриона человека.

а — почка передней конечности (длина зародыша 12 мм); б — кисть и предплечье (длина зародыша 15 мм); в — изменение формы зачатка руки (длина зародыша 17 мм); г — кисть и предплечье (длина зародыша 20 мм); д — кисть и предплечье (длина зародыша 25 мм); е — кисти плода (длина 52 мм)

относительно главных осей тела зародыша. У амфибий, например, почки передних конечностей направлены вершинами вниз и назад. Морфогенетические преобразования зачатка заключаются первоначально в его уплощении в виде «лопатки» или «пластинки», неровности краев которой соответствуют будущим пальцам. Внутри зачатка образуются уплотнения мезенхимных клеток, которые, дифференцируясь, приобретают способность к синтезу вещества хряща. Хрящевые закладки в дальнейшем преобразуются в скелетные элементы. На этом этапе формируются основные отделы конечностей — плечевой и тазовый пояса, плечо или бедро, элементы предплечья, голени, кисти, стопы. Как уже отмечалось, в преобразованиях хрящевых закладок конечностей известную роль играет закономерная гибель части клеток.

Существует определенная временная последовательность образования закладок разных отделов конечности. В целом проксимальные части скелета возникают раньше дистальных. В процессе формирования закладок основных отделов наблюдаются закономерные перемещения клеточных комплексов в виде сгибания, вращения. Мышцы образуются из материала нижних краев миотомов, врастающего (амфибии) или мигрирующего (высшие позвоночные) в зачаток конечности.

В развитии конечности важное место принадлежит межтканевым индукционным взаимодействиям. С одной стороны, мезенхимные клетки, воздействуя на эпидермис, побуждают его к утолщению, с другой — именно эпидермис обуславливает преобразование формы зачатка — в случае удаления его может подавляться расчленение мезенхимы на хрящи. Так, при пересадке эпителиального покрова

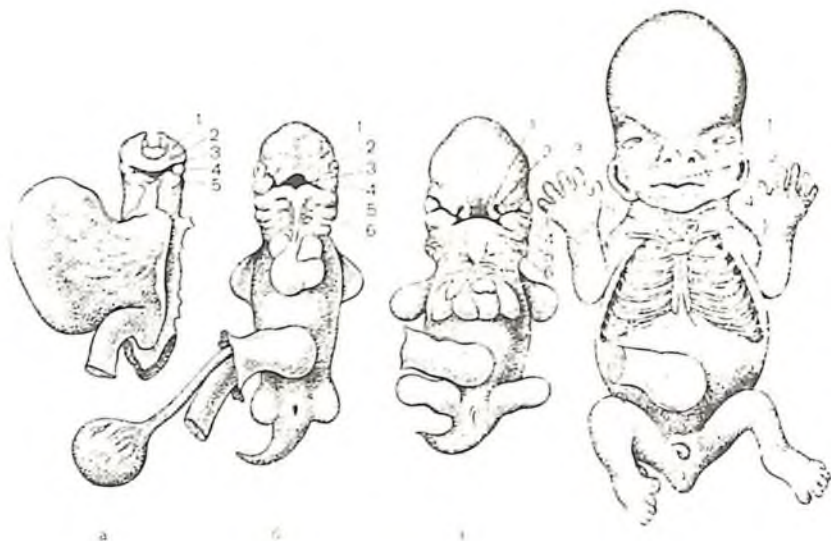


Рис. 92. Формирование (морфогенез) лица.

а — эмбрион длиной 3,5 мм; 1 — лобный отросток, 2 — носовая пластинка, 3 — ротовая пластинка, 4 — верхнечелюстной отросток, 5 — нижнечелюстная дуга, 6 — эмбрион длиной 6,5 мм; 1 — лобный отросток, 2 — носовая ямка, 3 — рот, 4 — верхнечелюстной отросток, 5 — нижнечелюстная дуга, 6 — подъязычная (гноидная) дуга, в эмбрион длиной 9 мм; 1 — эмбрион длиной 12 мм; 1 — среденосовой отросток, 2 — боковой носовой отросток, 3 — носогнойная бороздка, 4 — верхнечелюстной отросток, 5 — нижняя челюсть.

зачатка крыла на зачаток ноги курицы вместо ноги возникает крылоподобная структура. Для выяснения общих закономерностей морфогенеза интересны результаты опытов по развитию добавочных конечностей у хвостатых амфибий при подсадке им под кожу между зачатками передней и задней конечности инородных тканей, например слухового пузырька. Развитие передней или задней добавочной конечности зависит от того, подсаживается ли ткань-стимулятор ближе к передней или задней собственной конечности. Приведенные результаты позволяют предположить наличие различающихся по морфогенетическим потенциям «территорий передней и задней конечностей», локализация которых в развивающемся организме точно определена.

Сложный характер преобразований сопровождает развитие лица и ротовой полости.

Развитие лица и ротовой полости (рис. 92) начинается образованием в месте контакта передней кишки и эктодермы ротовой ямки. Часть дорсальной стенки ротовой ямки развивается в зачаток передней доли гипофиза, который соединяется с зачатком задней доли гипофиза. Последняя является производным промежуточного мозга. Вход в ротовую яму у зародышей млекопитающих сначала представляет отверстие, ограниченное пятью выступами: верхним непарным (лобный), двумя парными верхними (верхнечелюстные отростки) и двумя парными нижними (нижнечелюстные отростки). Последние, срастаясь, образуют нижний край ротового отверстия. В формировании верхнего края ротового отверстия участвуют верхнечелюстные отростки, которые срастаются с боковыми

носовыми и со средним лобным отростками, возникающими в результате преобразования лобного выступа. На среднем лобном отростке образуется поперечный носовой валик — зачаток кончика носа. Наружные носовые отверстия возникают из обонятельных ямок, а крылья носа — из боковых носовых отростков. Задняя стенка первичной ротовой полости прободается и соединяется с кишкой. На внутренних поверхностях верхнечелюстных отростков появляются небные отростки. Срастаясь, они разделяют первичную ротовую полость на собственно ротовую и носовую. В это же время из материала среднего лобного отростка образуется носовая перегородка. Края небных отростков срастаются между собой и нижним краем носовой перегородки, вследствие чего небо приобретает окончательное строение.

Зубы являются производными эктодермы (эмаль) и мезенхимы (пульпа, дентин).

Язык образуется первоначально как выступ нижней стенки кишки между челюстной (мандибулярной) и подъязычной (гиоидной) дужками.

6.5.4. Факторы интеграции процессов развития

Развитие зачатка конечности, лица, ротовой полости убедительно показывает, что видное место в морфогенетических процессах принадлежит преобразованиям отдельных клеток и клеточных комплексов. Главные типы таких преобразований были рассмотрены ранее (см. 6.5.2). Отметим только, что для выполнения ими формообразовательных функций клеточные изменения должны характеризоваться избирательностью в смысле места, времени проявления и степени выраженности.

Описательная и экспериментальная эмбриология дает много примеров тому, что в процессе развития в зависимости от зачатка и стадии наблюдается именно избирательная пролиферация, миграция, дифференцировка, сортировка, гибель клеток. Важнейшая задача современной биологии развития состоит в том, чтобы вскрыть природу факторов пространственно-временной упорядоченности изменений клеточного материала зародыша, обуславливающей закономерный морфогенетический результат.

Ранние представления об индивидуальном развитии отражены в двух взаимоисключающих концепциях — преформизме и эпигенезе.

Напомним, что сторонники концепции преформизма считали, что структура будущего организма во всех деталях представлена (предобразована, преформирована) в половых клетках родителей. Согласно их воззрениям, процесс развития заключается в росте частей зародыша без их новообразования. Укреплению позиций преформизма на рубеже XVII—XVIII веков способствовали успехи микроскопической анатомии, открывшей совершенно новый мир микроскопических структур. Однако в силу ограниченности технических возможностей первых микроскопов в то время нередко допускались ошибки в интерпретации получаемых данных.

Концепция эпигенеза исходит из принципа постепенности развития, в ходе которого происходит усложнение структуры организма. Серьезным экспериментальным обоснованием эпигенеза стали результаты наблюдений К. Ф. Вольфа (1734—1794) над развитием зародыша курицы. Установив, что зачатки кишечника и нервной системы первоначально представлены пластинами и лишь затем приобретают форму трубок, он показал процесс формообразования. Важный вклад в укрепление позиций эпигенеза внесли результаты исследований К. М. Бэра (1792—1876), который обнаружил единство плана строения зародышей разных позвоночных, правильно описал яйцеклетку млекопитающих и человека, дал доказательства преемственности последовательных стадий развития и усложнения организации зародыша.

Вместе с тем он не разделял представлений о том, что закладки на ранних стадиях эмбриогенеза бесструктурны. По К. М. Бэру, индивидуальное развитие не является ни преобразованием, ни новообразованием, но преобразованием структур.

Полемика между преформистами и эпигенетиками вновь оживилась в конце XIX века. Согласно теории неопреформизма, выразителем которой является В. Ру (1850—1924), считается, что в яйце находится не зародыш как таковой, но каждая часть будущего взрослого организма представлена соответствующим участком яйца, причем каждый участок может развиваться лишь в определенной части этого организма, таким образом, между частями яйца и взрослого организма существует взаимно однозначное соответствие, и эти участки обладают одинаковой степенью упорядоченной сложности. Согласно теории «зародышевой плазмы», в трехмерной архитектуре оплодотворенного яйца заключен эскиз упорядоченной сложности взрослого организма.

Опыты Г. Дриша (1867—1945) на морских ежах, показавшие возможность развития целого организма из отдельных бластомеров, позволили ему принять противоположную теорию (неоэпигенеза). Признание этой теории привело Дриша к витализму. Он считал, что пространственное разнообразие и упорядоченность в развивающемся организме происходит под действием особого нематериального фактора — энтелехии.

Как преформизм, так и эпигенез, даже с учетом фактов, установленных генетикой и молекулярной биологией, не отражают действительной сути процесса развития. Конечно, в эмбриогенезе осуществляется эволюционно обусловленная программа развития, характерная для организмов определенного биологического вида. Эта программа отражена в структурах оплодотворенной яйцеклетки. Последнее, однако, нельзя понимать так, что гены служат зачатками признаков или что все признаки взрослого организма в той или иной форме непосредственно представлены в зиготе. Вместе с тем на каждом из очередных этапов развития организм приобретает новые качественные характеристики. Это не означает, что в ходе эмбриогенеза происходит новообразование структур вне связи с общим ходом развития. В плане достижения конечного морфогенетического результата одинаково важны наследственная предопределенность пути развития, свойства

генотипа как системы взаимодействующих генов и условия, в которых развитие происходит. Ярким примером этому служит, в частности, формирование признаков пола (см. 5.2.9).

Развитие сложной формы, закономерной внутренней архитектуры органов и частей многоклеточного организма происходит в результате согласованных изменений большого числа клеток. Возникает вопрос о природе механизмов интеграции изменений на клеточном и тканевом уровнях, составляющих основу преобразования органов и организма в целом в нормальном развитии. То, что эти механизмы не выводятся из поведения отдельных клеток, следует, например, из такого опыта. Путем определенных воздействий можно зачаток головного мозга тритона превратить в смесь клеток. Со временем в подходящих условиях за счет избирательной сортировки клеток восстанавливаются с достаточной степенью приближения к нормальным зачатки глаз, внутреннего уха и др., которые, однако, расположены в совершенном беспорядке.

По отношению к отдельным закладкам зародыш в целом является как бы средой, в которой происходят их преобразования. Для обозначения зависимости последних от свойств этой среды эмбриологи ввели понятие «поля», заимствовав его из физики.

Концепция «морфогенетического поля» как фактора пространственно-временного упорядочения и интеграции процессов развития в эмбриогенезе разрабатывалась в отечественной биологии А. Г. Гурвичем (1874—1954), Н. К. Кольцовым (1872—1940). Наличие поля означает, что в развивающейся структуре действует простой ряд сил, правильно распределяющихся в пространстве. Таким образом, зародыш воспринимается как силовое поле, в пределах которого обнаруживаются разности потенциалов. Природа последних, по Н. К. Кольцову, разнообразна. Они могут быть электрическими, температурными, гравитационными. Суммарное поле зародыша образуется путем наложения полей отдельных клеток и их комплексов. Переход к очередной стадии эмбриогенеза сопровождается перераспределением разностей потенциалов и изменением результирующего поля, что влияет на формообразовательные процессы. Слабым звеном рассматриваемой концепции является вопрос о материальной природе носителей поля, оказывающих влияние на морфогенез конкретных закладок, например передней и задней конечности позвоночных.

Гипотеза «морфогенетического поля» представляет собой теоретическое построение, которое не противоречит главным фундаментальным открытиям экспериментальной эмбриологии, в частности, таким, как явление эмбриональной индукции. В свете гипотезы «поля» интересны данные американского биолога Ч. М. Чайлда (1869—1954), положенные им в основу теории физиологических или «аксиальных» (осевых) градиентов, согласно которой существуют закономерные различия в уровне обмена веществ, тестируемом по напряженности окислительно-восстановительных процессов и некоторым другим показателям, в разных зонах зародыша, т. е. своего рода градиенты метаболической или физиологической активности. Так, в яйцеклетке лягушки выявляется отчетливый

анимально-вегетативный градиент, сохраняющийся и после оплодотворения. В зиготе высокая активность метаболических процессов обнаруживается также вдоль спинной стороны яйца к области серого серпа. Для бластулы, кроме анимально-вегетативного, обнаруживается дорсовентральный градиент с зоной высокой активности в области дорсальной губы blastopora. В процессе гастрюляции уровень активности в области blastopora повышается, а в области анимального полюса падает. С началом нейруляции зона высокой физиологической активности переходит в область зачатка хвоста. По мере развития зародыша система градиентов усложняется. Нарушения естественных градиентов внешними воздействиями приводят к выраженным отклонениям в развитии.

Следует отметить, что физиологические или метаболические градиенты совпадают с основной осью и плоскостью симметрии зародыша, а полюсы активности — с зонами эмбриональных организаторов. Это допускает предположение об их упорядочивающей роли в эмбриогенезе. Изменение системы градиентов в ходе развития может отражать преобразование зародыша как целого во времени.

6.5.5. Влияние внешней среды на развитие организма

На любом этапе онтогенеза организм существует в единстве с окружающей средой. Эмбриогенез в этом отношении не является исключением.

Норма отношений организмов определенного биологического вида и среды обитания складывается в процессе эволюции. Развитие одних видов происходит в широком диапазоне условий, тогда как другие виды могут развиваться при ограниченных колебаниях параметров среды. Для организмов любого вида существуют минимум, оптимум и максимум необходимых условий развития.

По замечанию К. А. Тимирязева, каждый организм в процессе своего развития предъявляет к среде определенные «требования». Последние в зависимости от стадии онтогенеза изменяются, причем их использование организмом связано с его перестройкой. Так, у зародышей костистых рыб первичным органом дыхания служит сосудистая сеть стенки желточного мешка, у личинок сомовых, ведущих придонный образ жизни, эту функцию выполняет грудной плавник. Во взрослом состоянии функция дыхания переходит к жабрам.

В связи с задачей управления эмбриогенезом особый интерес представляет действие на зародыш не обычных по природе и чрезмерных по силе факторов, а колебания естественно встречающихся факторов (температура, влажность, атмосферное давление, излучения, газовый состав среды).

Так, в зависимости от температуры процессы развития замедляются или интенсифицируются. Например, яйца лягушки из одной кладки за один и тот же период при 20°C развиваются в зародыши с сформированным хвостом, а при 15°C — достигают лишь стадии нейрулы. Предполагают, что большое значение для нормального хода эмбриогенеза

неза имеет температурный градиент, создаваемый наседкой в яйце: температура верхней половины яйца на 2—3°C выше, чем нижней.

Роль газового состава среды, в которой осуществляется развитие, иллюстрирует пример с аскаридой. При прекращении доступа к эмбриону кислорода развитие прекращается.

Общим правилом служит то, что под действием света из сине-фиолетовой части спектра эмбриональное развитие многих видов животных ускоряется, а из красной — замедляется.

Хотя на любой стадии зародыш развивается лишь при сохранении связи с внешней средой, в эволюции фактически каждого вида выработались приспособления, обеспечивающие тот или иной уровень автономности эмбриона по отношению к условиям среды. Автономизация онтогенеза, освобождение от прямого действия факторов среды на развивающийся организм соответствует прогрессивному направлению эволюции (см. 7.8.3). Приспособления, обуславливающие такое освобождение, разнообразны и проявляются уже в строении яйцеклеток. Наибольшей эффективности они достигают у высших позвоночных животных, особенно у млекопитающих.

В процессе эмбриогенеза меняются не только «требования» зародыша к среде, но и его реакция на внешние воздействия. В частности, закономерно наблюдаются критические периоды, которые отличаются большой восприимчивостью эмбриона к действию внешних факторов. Такая повышенная чувствительность обнаруживается по отношению к факторам различной природы, т. е. она лишена специфичности.

Положение критических периодов на временной шкале эмбриогенеза соответствует поворотным моментам развития — началу гастрюляции у низших позвоночных, имплантации бластоцисты в слизистую оболочку стенки матки у млекопитающих. Вне критических периодов процесс развития характеризуется устойчивостью.

6.5.6. Нарушение эмбриогенеза

Нарушения естественного хода эмбриогенеза приводят к формированию уродств или пороков развития. Пороками развития называют стойкие отклонения в строении органа (рис. 93) или целого организма (рис. 94), приводящие к функциональным расстройствам. Врожденные пороки встречаются у животных разных типов структурно-функциональной организации, включая человека. Причины, механизмы и пути профилактики их изучает наука тератология, которая представляет собой пограничную область между эмбриологией, генетикой и медициной.

По данным ВОЗ пороки развития имеют место у 1—2% людей. Некоторые из них особенно часты. Так, дивертикул подвздошной кишки и удвоение мочеточников обнаруживаются примерно у 4% новорожденных.

Пороки развития заключаются в отсутствии органа или его части (аплазия), недоразвитии органов (гипоплазия), уменьшении массы тела (гипотрофия), непропорциональном увеличении

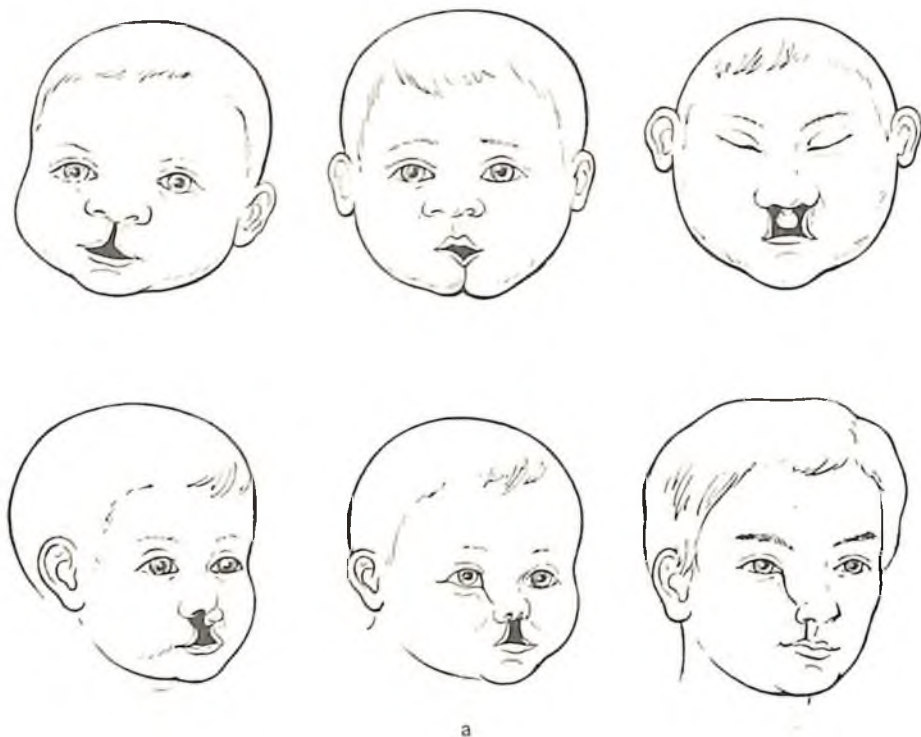


Рис. 93. Нарушения процесса формирования органов и частей тела.
а — незаращение верхней губы и твердого неба.

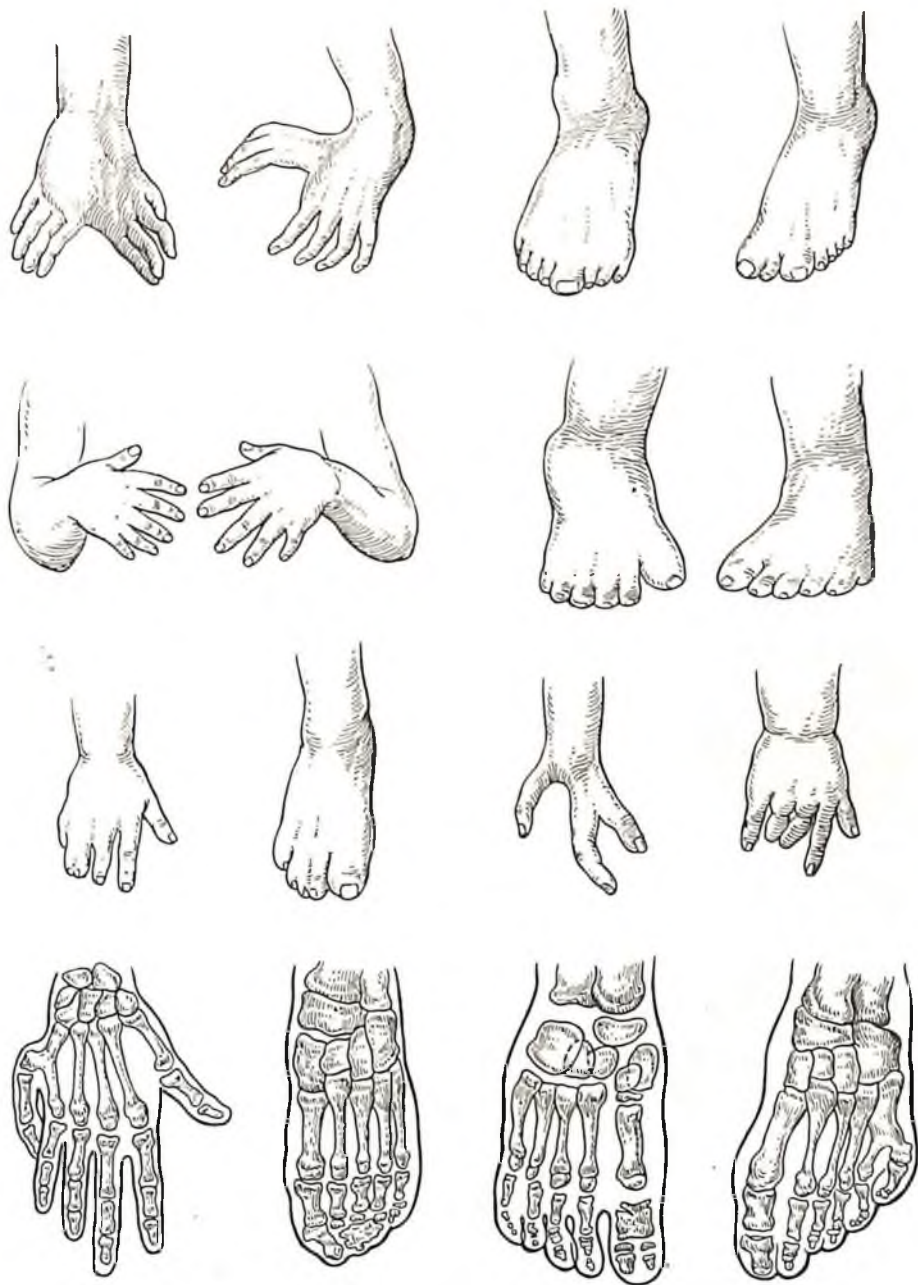
массы органа (гипертрофия), увеличении длины тела (гигантизм), нетипичной локализации группы клеток или органа в организме (гетероплазия, эктопия), нарушении дифференцировки тканей (гетероплазия), сужении (стеноз) или отсутствии (атрезия) канала или отверстия, сохранении эмбриональных структур (персистирование).

В зависимости от причины, приведшей к неправильному развитию, различают пороки генетической, экзогенной (внешней) и комбинированной (мультифакториальной) природы.

В основе пороков генетической природы лежат мутационные изменения наследственного материала (см. 5.3). Экзогенные пороки возникают в связи с действием на зародыш повреждающих внешних факторов. Некоторые из таких пороков являются фенокониями определенных генетических пороков.

Причиной мультифакториальных пороков служит неблагоприятное сочетанное действие на процесс развития генетических и экзогенных факторов. Воздействия, приводящие к порокам, называются тератогенными.

Непосредственной мишенью действия неблагоприятных факторов могут быть половые клетки, а также зародыш на разных стадиях



6

Рис. 93. Продолжение.
б — аномалии развития конечностей.



Рис. 94. Двойные уроды.

а, б, в — срастание головок; г, д, е — срастание грудных клеток; ж, з, и — срастание тазовых областей.

эмбриогенеза. В первом случае говорят о гаметопатиях, во втором — об эмбриопатиях.

Первичные пороки возникают под действием тератогенных факторов, вторичные являются осложнениями первичных пороков. Так, водянка головного мозга представляет собой вторичный порок и развивается как осложнение первичного порока — атрезии водопровода мозга.

Выраженность тератогенного действия неблагоприятных факторов

изменяется в зависимости от стадии эмбриогенеза. Раннимость зародыша возрастает в критические периоды.

Как уже отмечалось, у млекопитающих и человека критические периоды с наибольшей чувствительностью к действию патогенных агентов соответствуют стадиям имплантации эмбриона и развития плаценты. Так, у крыс при действии наркотических средств, эфира, рентгеновских лучей первый максимум смертности зародышей приходился на 4-й день развития, т. е. предимплантационный период. Вторым максимум смертности наблюдается на 10—12-й день эмбриогенеза, т. е. на критический период развития плаценты. Все отклонения от нормального развития зародыша в это время связаны с нарушением плаценты. Преобладающей формой нарушений являются расстройства кровообращения.

Характерной особенностью повреждений зародышевого развития служит их однотипность, проявляющаяся в том, что действие различных тератогенных факторов приводит к сходным отклонениям. Однотипность аномалий объясняется общностью молекулярных основ нарушения роста, дифференцировки и морфогенеза.

6.5.7. Внутритробное развитие человека

Пренатальное развитие человека можно разделить на начальный период (1-я неделя развития), зародышевый период (2—8-я неделя развития) и плодный период, завершающийся рождением ребенка. Возраст плода при рождении составляет 266 ± 7 дней.

После овуляции примерно на 14-й день с момента начала последнего менструального цикла яйцеклетка попадает в маточную трубу, где спустя 24 ч происходит оплодотворение. В течение первых 3 сут развития оплодотворенное яйцо перемещается по трубе, проходя при этом стадию дробления. На 4-й день образуется бластоциста (см. рис. 95), которая на 6-й день после овуляции прикрепляется к поверхности слизистой оболочки стенки матки, а на 7-й день — имплантируется в слизистую оболочку. На этой стадии на вентральной стороне зародышевого диска различима энтодерма в виде тонкого слоя клеток, появляется полость амниона.

В это время питание зародыша зависит от веществ, проникающих из слизистой оболочки путем диффузии. На 14-й день начинается образование плаценты и в то же время образуется желточный мешок. Примерно на 16-й день появляется первичная полоска и начинается формирование зародышевой мезодермы. С 16-го по 21-й день образуется нервная пластинка, которая превращается в нервную трубку. Одновременно происходит сегментация мезодермы на сомиты, а во внутрizarодышевой мезодерме образуются полости перикарда и внутрizarодышевый целом. Возникают закладки сердца, щитовидной железы, почечных сосудов. Питание зародыша все в большей степени зависит от веществ, поступающих из крови матери.

Зародышевый период характеризуется быстрым ростом (рис. 96), дифференцировкой зачатков основных органов и формированием внешних признаков. Зародыш в возрасте 3 нед имеет длину около 2 мм.



Рис. 95. Зародыш человека на стадии бластоцисты.

1 — зародышевый узелок; 2 — трофобласт.

В нем насчитывается 10 сомитов, нервная трубка замкнута почти на всем протяжении вплоть до заднего мозгового пузыря и остается открытой лишь на переднем и заднем концах. В незамкнутой части нервной трубки намечаются передний, средний и задний мозговые пузыри.

Хорда еще не полностью отделена от лежащей под ней энтодермы. Передняя, средняя и задняя кишка различимы. От задней кишки отходит аллантоис. Пупочные вены и артерии следуют за аллантоисом по ножке зародыша в плаценту. К этому сроку сердце начинает сокращаться. Между двумя слоями боковой пластинки мезодермы образуется целом. Устанавливается замкнутое кровообращение

через желточный мешок и ножку зародыша. В ножке сомита обособляются скопления клеток, представляющие собой зачатки канальцев предпочки.

Между 21-м и 32-м днями после овуляции длина зародыша составляет 3,5 мм, число сомитов достигает 25 пар. В это время завершаются ранние стадии развития сердца и устанавливается односторонний ток крови через него. Хорошо видны зачатки рук, зачатки ног только начинают развиваться, отчетливо различима хвостовая почка. Появляются 3 пары висцеральных дуг. В нефротоме развиваются канальцы первичной почки.

В возрасте около 31 дня после овуляции зародыш достигает 7,5 мм в длину. На этой стадии хорошо различимы зачатки рук и ног. Каждый зачаток руки можно разделить на кистевой и плечевой сегменты. В зачатке ноги дифференцировка выражена слабее.

В возрасте около 6 нед зародыш достигает в длину приблизительно 12 мм. На этой стадии можно различить 5 первичных отделов мозга. Особенно больших размеров достигают зачатки переднего и промежуточного мозга, формируются тимус, парашитовидные железы. Идет гистогенез пищеварительного тракта. В это время отчетливо выражена половая дифференцировка гонад.

С 5-й и до конца 8-й недели (рис. 97) развитие человеческого зародыша характеризуется ростом и дифференцировкой органов. Восьминедельный зародыш имеет длину около 40 мм и массу около 5 г. В период между 6-й и 8-й неделями общий вид зародыша изменяется, намечаются черты лица и он начинает обнаруживать больше сходства с человеком. Обособляется шея, голова становится круглой, возникают зачатки наружного уха и носа. Глаза смещаются с боковых поверхностей кпереди и сближаются, появляются веки. Конечности становятся длиннее, четко намечаются и оформляются все их отделы.



Рис. 97. Плод человека.

а — 8 нед; б — 9 нед; в — 10 нед; г — 11 нед; д — 12 нед;
е — 16 нед.

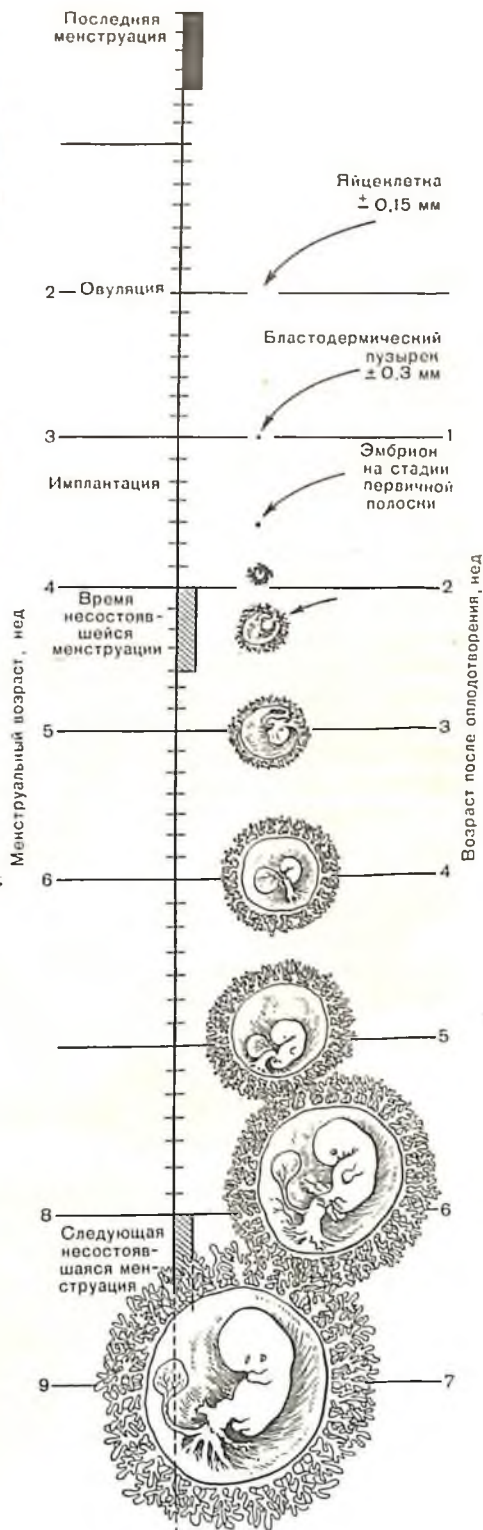


Рис. 96. Истинные размеры эмбрионов человека в зависимости от срока развития.

Хорошо развиваются пальцы, особенно на руках. Хвост почти незаметен.

В переднем отделе мозга начинается рост больших полушарий. Происходит дальнейшая дифференцировка секреторных компонентов вторичной почки. Первичная почка в значительной степени дегенерирует, но на протяжении части зародышевого периода, по-видимому, функционируют обе почки. Начинается образование надпочечников.

К 8-й неделе завершается дифференцировка зачатков гонад в мужские или женские половые железы, например в первых уже отчетливо видны семенные канальцы.

К концу 8-й недели завершается зародышевый период развития. Практически все основные структуры и системы органов дифференцированы. Плодный период, начинающийся с 9-й недели, характеризуется ростом структур, их дальнейшей дифференцировкой и началом функционирования.

Родившийся ребенок некоторое время связан с находящейся в матке плацентой при помощи пупочного канатика. Акушер, помогающий при родах, обычно перерезает канатик, предварительно наложив на него зажим, однако, если зажим не наложен, то пупочные кровеносные сосуды сами сокращаются, прерывая кровообращение между новорожденным и плацентой. Пупочные сосуды лишены иннервации, но просвет их быстро закрывается в результате сокращения мышечных стенок в ответ на действие механических, химических и температурных раздражителей внешней среды. Заращение пупочных сосудов происходит в течение нескольких недель, а функционировать они перестают уже через несколько минут после рождения.

Глубокие и резкие изменения со стороны сердечно-сосудистой и дыхательной систем происходят после рождения. В тот момент, когда ток крови по пупочным сосудам прекращается, плацента перестает выполнять дыхательную и выделительную функции.

Первый вдох — необходимое условие начала постнатальной жизни. Дыхание стимулируется действием недостатка кислорода и избытка углекислоты в крови на дыхательные центры головного мозга.

6.6. ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ. РОСТ ОРГАНИЗМА

После выхода организма из яйцевых оболочек начинается постэмбриональное (постнатальное) развитие. Начальная его стадия или ранний постнатальный онтогенез у животных с прямым развитием характеризуется интенсивным ростом органов и частей организма, установлением дефинитивных пропорций тела (рис. 98), переходом функциональных систем на режим взрослого организма.

Рассмотрим более подробно процесс роста. Рост проявляется в прогрессивном увеличении массы и размеров организма. Хотя названные показатели могут изменяться благодаря накоплению неорганических веществ (рост скелета) или воды (увеличение массы

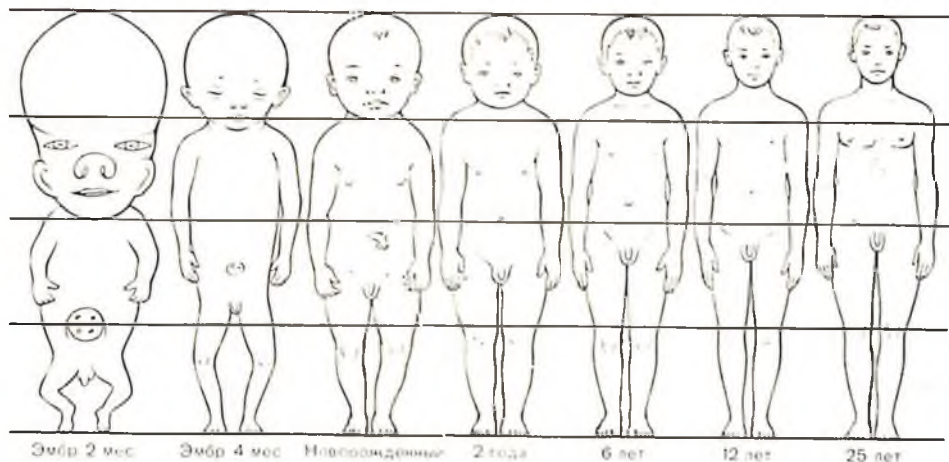


Рис. 98. Пропорции тела человека в эмбриогенезе и после рождения.

растения), рост в эмбриональном и раннем постнатальном развитии происходит прежде всего вследствие прироста органического вещества (протоплазмы).

У беспозвоночных рост нередко обуславливается увеличением размеров клеток, сопровождающимся их полиплоидизацией (см. 5.3.6). Таким образом растут личинки насекомых, некоторые круглые черви. Более распространен пролиферационный рост, в основе которого лежит клеточное деление. Если каждая из образующихся в результате деления дочерних клеток вновь вступает в митотический цикл, число клеток возрастает в геометрической прогрессии:

$$N_n = 2^n,$$

где N — количество клеток; n — номер очередного деления.

Ситуация, близкая к описанной, наблюдается в эмбриональном и раннем постнатальном периодах индивидуального развития.

В других случаях одна из дочерних клеток делится, а вторая дифференцируется, что дает линейное нарастание числа клеток:

$$N_n = 2n.$$

Это, например, характерно для эпидермиса кожи. Пролиферация здесь приурочена к внутренним клеточным слоям эпителиального пласта, откуда дифференцирующиеся клетки смешаются в поверхностные слои, где ороговевают и гибнут.

В процессе индивидуального развития показатели роста меняются. У многих животных рост приурочен к определенным стадиям онтогенеза. Такой тип роста называется **ограниченным** или **определенным**. В период активного роста скорость последнего пропорциональна массе организма:

$$W' = k^1,$$

где W — скорость роста единицы массы (скорость удельного роста); k — коэффициент скорости роста; t — время.

Однако, начиная с определенного этапа, скорость роста, как правило, снижается. Монотонное снижение скорости роста у человека прерывается в возрасте 13—15 лет, соответствующем периоду полового созревания — пубертатный скачок роста.

Прирост в большей степени выражен в эмбриональных и малодифференцированных тканях. Так, в первые 10—12 сут после рождения у морской свинки ежедневно прирост массы тела составляет 5%, начиная с 17—18 сут — 4%, а с 45 сут — 1%. Поэтому рост большинства организмов описывается кривой S-образной формы.

Существуют организмы, например рыбы, которые растут на протяжении всей жизни. Но и у этих животных по достижении половозрелого состояния скорость роста уменьшается. Такой тип роста называют неограниченным или неопределенным.

Рост целого организма представляет собой интегральную величину и складывается из множества частных проявлений роста. Пространственная организация роста отличается сложностью, но носит закономерный характер. Для каждой стадии онтогенеза можно выделить свои градиенты роста разных частей организма. От нее в значительной мере зависят видовые особенности формы организмов.

Показатели роста, с одной стороны, контролируются генетически, а с другой — зависят от условий, в которых происходит развитие. Довольно просто устанавливается зависимость роста от питания. В «голодные» годы наблюдается задержка роста. Это заключение иллюстрируют, например, данные по динамике массы и длины тела школьников г. Штутгарта за период с 1911 по 1953 г. Если с 1920 по 1940 г. отмечалось увеличение названных показателей, то в последние годы второй мировой войны выявилась обратная тенденция. Перемена условий питания в лучшую сторону обычно сопровождается интенсификацией роста, и организм как бы «наверстывает упущенное». Показано влияние на рост и развитие людей в дорепродуктивной стадии постнатального онтогенеза всего комплекса социально-экономических факторов, окружающих ребенка, включая жилищные условия, долю расходов на ребенка в семейном бюджете.

О наличии генетического контроля роста говорит прежде всего тот факт, что размеры организма служат видовым признаком. Для людей показаны определенные половые и расовые отличия в реакции на изменение условий жизни, влияющих на развитие. Так, рост девочек более устойчив к недоеданию, чем рост мальчиков. Длительное голодание в детстве приводит у европейца к уменьшению длины тела без нарушения пропорций. У японца в описанных условиях происходит относительное удлинение туловища и укорочение ног, а у африканца — наоборот.

Пути генетического контроля роста разнообразны. Важное значение в опосредовании влияния генотипа принадлежит гормонам, особенно вырабатываемым гипофизом, щитовидной и половыми железами. Большая заслуга в разработке вопросов влияния эндокринных желез на

рост и развитие организма в постнатальном периоде принадлежит М. М. Завадовскому (1891—1957)¹.

В последнее время обнаружен особый класс химических соединений — регуляторов клеточной пролиферации и роста, среди которых привлекают внимание кейлоны. Последние являются естественными тканеспецифичными ингибиторами митотического деления. Белковое вещество фактор роста нервов специфически интенсифицирует пролиферацию клеток-предшественниц нейронов спинномозговых и симпатических узлов, а также рост зрелых симпатических нервных клеток. Обнаружены также факторы роста эпидермиса, кроветворной ткани.

6.7. СТАРОСТЬ И СТАРЕНИЕ.

СМЕРТЬ КАК БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЯВЛЕНИЕ

Старость представляет собой закономерную стадию индивидуального развития, по достижении которой организм приобретает определенные изменения во внешнем виде и физическом состоянии.

Старость наступает в пострепродуктивном периоде онтогенеза, однако начало угасания репродуктивной функции или даже ее полная утрата не могут служить нижней границей старости. Так, менопауза у женщины определяет окончание репродуктивного периода ее жизни. Вместе с тем к моменту достижения менопаузы большинство внешних и внутренних признаков далеко не достигают уровня типичного для старых людей. С другой стороны, многие изменения, выраженные в старости, начинаются задолго до снижения репродуктивной активности. Это относится как к физическим признакам (поседение волос), так и к функциям отдельных органов. Например, у мужчин снижение секреции мужских половых гормонов гонадами и повышение секреции гонадотропных гормонов гипофиза, что характерно для старого организма, начинается вскоре после 25 лет.

Наблюдения в лабораторных условиях показали, что яйцекладка может снижать продолжительность жизни. У плодовых мух, например, девственные самки живут дольше самок, участвующих в спаривании. Аналогичная закономерность обнаружена в отношении мышей. Интересны в этом плане данные, касающиеся человека. Одинокие в целом живут меньше, чем вступившие в брак, однако овдовевшие и разведенные характеризуются, в среднем, меньшей продолжительностью жизни, чем одинокие.

Различают хронологический и биологический (физиологический) возраст. Согласно современной классификации, основанной на анализе средних показателей состояния организма, людей, хронологический возраст которых достиг 60—74 лет, называют пожилыми, 75—89 лет — старыми, свыше 90 лет — долгожителями. Точное определение биологического возраста затруднено

¹ М. М. Завадовский был инициатором создания кафедр биологии в медицинских вузах и первым профессором кафедр общей биологии I и II Московских медицинских институтов.

тем, что отдельные признаки старости появляются в разном хронологическом возрасте и характеризуются различной скоростью нарастания. Кроме того, изменения даже одного параметра, коррелирующего с возрастом, подвержены значительным половым и индивидуальным колебаниям. Так, если исходить из такого показателя, как упругость кожи, то один и тот же биологический возраст достигается женщиной примерно в 30 лет, а мужчиной в 80. С целью определения биологического возраста, что необходимо для суждения о скорости старения, пытаются использовать «батареи тестов» — совокупность многих характеристик, закономерно изменяющихся в процессе жизни. Основу таких «батарей» составят, по-видимому, сложные функциональные показатели, зависящие от согласованной деятельности нескольких систем организма. В этом убеждают результаты поисков тестов старения. Например, скорость прохождения нервного импульса, которая зависит от состояния нервного волокна, снижается в интервале 20—90 лет на 10%, тогда как жизненная емкость легких, определяемая координированной работой нервной и мышечной систем, — на 50%.

Состояние старости в биологическом понимании достигается благодаря изменениям, составляющим содержание процесса старения. Эти изменения распространяются на все функциональные системы и обнаруживаются на любом из уровней структурной организации особи — молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органом. Суммарный результат многочисленных частных проявлений старения на уровне целостного организма заключается в нарастающем с возрастом снижении жизнеспособности особи, уменьшении эффективности адаптационных, гомеостатических механизмов. Показано, например, что молодые крысы после погружения в ледяную воду на 3 мин восстанавливают температуру тела примерно за 1 ч. Животным среднего возраста на это требуется 1,5 ч, а старым около 2 ч. В целом это приводит к прогрессивному повышению в процессе старения вероятности смерти. Таким образом, биологический смысл старения заключается в том, что оно делает неизбежной смерть¹. Последняя же представляет собой универсальный механизм ограничения определенным пределом участия многоклеточных организмов в репродукции себе подобных. Без смерти не было бы смены поколений — одной из главных предпосылок эволюционного процесса (см. главу 4).

К снижению биологических возможностей организма с возрастом приводят изменения отнюдь не каждого показателя. У человека и

¹ Наступлению биологической смерти нередко предшествует состояние клинической смерти, в котором клетки и ткани сохраняют достаточный уровень жизнеспособности, чтобы организм с помощью определенных воздействий мог быть возвращен к жизни (реанимация).

² Вопрос о потенциальном бессмертии и отсутствии старения у простейших, поставленный на заре экспериментальной геронтологии, требует дальнейшей разработки. Наблюдения над амебами, размножающимися бесполом способом, показали, что выживание клеточной линии, образованной исходно одной клеткой (клона клеток), зависит от условий культивирования. Клон инфузорий, для которых типична смена бесполого размножения и полового процесса, постепенно утрачивал способность к последнему и вымирал.

многих высших позвоночных в процессе жизни приобретает опыт, умение избегать потенциально опасных ситуаций. Интересна в этом плане и система иммунитета. Хотя в целом ее эффективность после достижения состояния зрелости снижается, благодаря «иммунологической памяти» по отношению к некоторым инфекциям старые животные могут оказаться более устойчивыми, чем молодые.

Скорость нарастания и выраженность изменений в процессе старения находятся под генетическим контролем и зависят от условий, в которых происходило предшествующее развитие особи.

В пользу генетического контроля старения говорит то, что максимальная продолжительность жизни является видовым признаком.

У человека выявлена положительная корреляция между длительностью жизни потомков и родителей, особенно матери. Величины продолжительности жизни у однойцевых близнецов более близки, чем у двуяйцевых. Парные различия составили в среднем 14,5 года для первых и 18,7 года для вторых. Описаны наследственные болезни с ранним появлением изменений, обычно наблюдаемых у старых людей. Так, при синдроме Хатчинсона—Гипфорда (инфантильная прогерия или преждевременное старение в детском возрасте) уже на первом году жизни отмечается задержка роста, рано начинается облысение, на коже появляются морщины, развивается атеросклероз. Половая зрелость, как правило, не достигается, а смерть наступает в возрасте до 30 лет. Указанный синдром характеризуется аутосомно-рецессивным типом наследования.

В лабораторных условиях получены инбредные линии плодовой мухи и мыши, существенно различающиеся по средней и максимальной продолжительности жизни. Гибриды 1-го поколения от скрещивания короткоживущих инбредных родителей живут гораздо дольше. Мухи *Drosophila melanogaster*, гомозиготные по аллелю зачаточных крыльев, имеют меньшую продолжительность жизни, чем мухи дикого типа. Потомки от скрещивания мутантов с мухами дикого типа по рассматриваемому показателю отличаются единообразием и близки к последним. Среди гибридов 2-го поколения от скрещивания таких потомков между собой наблюдается расщепление по признаку продолжительности жизни в отношении 3 (дикий тип) к 1 (мутантный тип). Описанный опыт указывает на прямой генетический контроль продолжительности жизни плодовых мух со стороны локуса, контролирующего развитие крыльев. Первичное звено биохимических нарушений в данном случае не установлено. Как у дрозофилы, так и у мыши описано много примеров влияния отдельных генов на продолжительность жизни животных.

Опыты, имеющие цель выяснить влияние на процесс старения условий жизни, дали в целом положительный ответ, однако вскрыли противоречивый характер этих влияний. Средняя продолжительность жизни увеличивается у некоторых беспозвоночных (планария, дафния, коловратки) и позвоночных животных при ограничении пищевого рациона. В одном из опытов крысыгам-отъемышам скармливали лишь 46% обычного рациона. Такие

животные жили дольше контрольных крыс и у них позже развивались болезни, типичные для состояния старости, например дегенерация скелетных мышц. Вместе с тем увеличение продолжительности жизни в описываемом опыте происходило вследствие удлинения периода до наступления половой зрелости (ювенильного) при сохранении обычной длительности периода зрелости. Вводя животным преднизолон (синтетический аналог адренокортикостероидов — гормонов коры надпочечников), получали двукратное увеличение продолжительности жизни короткоживущих инбредных мышей и более позднее развитие некоторых биохимических и физиологических изменений, связанных с возрастом. Одновременно происходила задержка роста на 25%. При введении преднизолона мышам долгоживущей линии увеличения продолжительности жизни не отмечалось. В опытах на плодовых мухах продолжительность жизни увеличивали, выращивая личинки при повышенной плотности популяции или в условиях более высокой температуры. В первом случае имаго отличались меньшими, а во втором — большими по сравнению с контролем размерами тела. В обоих случаях, однако, происходило замедление развития на доимагинальных стадиях. Общий вывод о влиянии условий жизни заключается в том, что факторы, замедляющие развитие, способствуют увеличению продолжительности жизни. С этим выводом согласуются наблюдения о существовании положительной корреляции между продолжительностью жизни и длительностью периодов беременности и достижения половозрелого состояния (табл. 21).

Таблица 21. Зависимость продолжительности жизни от длительности периодов беременности и достижения половой зрелости для различных млекопитающих

| Организм | Максимальная продолжительность жизни, мес | Длительность беременности, мес | Возраст наступления половой зрелости, мес |
|-------------------------------|---|--------------------------------|---|
| Человек | 1380 | 9 | 144 |
| Индийский слон | 840 | 21 | 156 |
| Лошадь | 744 | 11 | 12 |
| Шимпанзе | 534 | 8 | 120 |
| Бурый медведь | 442 | 7 | 72 |
| Домашняя собака | 408 | 2 | 7 |
| Домашний крупный рогатый скот | 360 | 9 | 6 |
| Макака-резус | 348 | 5,5 | 36 |
| Кошка | 336 | 2 | 15 |
| Свинья | 324 | 4 | 4 |
| Саймири | 252 | 5 | 36 |
| Овца | 240 | 5 | 7 |
| Коза | 216 | 5 | 7 |
| Серая белка | 180 | 1,5 | 12 |
| Европейский кролик | 156 | 1 | 12 |
| Морская свинка | 90 | 2 | 2 |
| Домашний кролик | 56 | 0,7 | 2 |
| Золотистый хомячок | 48 | 0,5 | 2 |
| Мышь | 42 | 0,7 | 1,5 |

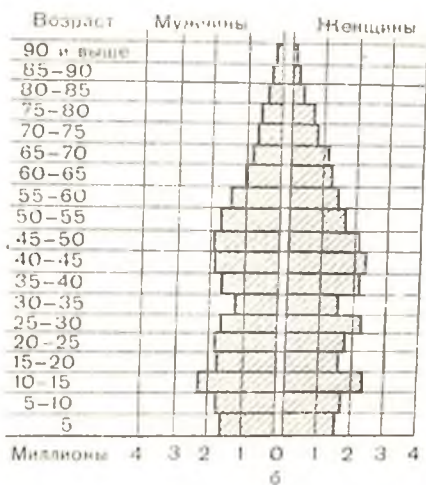
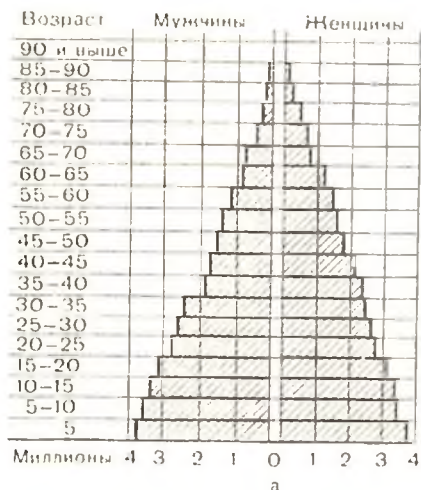


Рис. 99. Возрастной состав населения (XX столетие).

а — в начале, б — в середине столетия.

Учитывая сложный характер влияния генетических и средовых факторов на процесс старения, нелегко ответить на вопрос о том, как долго может жить человек. Разные авторы называют величины от 70 до 200 лет. По-видимому, истинная величина биологической продолжительности жизни укладывается в эти пределы. Если в расчетах исходить из соотношения длительности дорепродуктивного периода онтогенеза и продолжительности жизни, типичного для млекопитающих (5—8-кратное превышение вторым показателем первого), и принять длительность дорепродуктивного периода человека за 20—25 лет, то биологическая продолжительность жизни превышает 100 лет и даже приближается к 150—200 годам. Если же основываться на статистическом анализе показателей смертности в разные возрастные периоды, то интересующая нас величина находится в области 90 лет.

Улучшение социально-гигиенических условий жизни, качества питания, успехи медицины обусловили существенный подъем в экономически развитых странах средней продолжительности жизни в текущем столетии (рис. 99). В настоящее время средняя продолжительность жизни в экономически развитых странах составляет 71,1, а в развивающихся странах — 52,2 года. При этом женщины живут в среднем на 3—5 лет дольше.

6.7.1. Изменения органов и систем организма млекопитающих и человека в процессе старения

Рассмотрим кратко изменения, происходящие в различных органах и функциональных системах человека по окончании репродуктивного периода (рис. 100).

Как правило, после 50 лет у человека возникают стойкие внешние

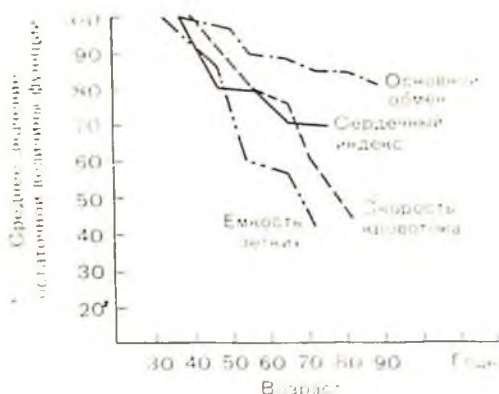


Рис. 100. Возрастные изменения жизненных функций человека.

проявления старения кожи. Появляются рубцы, пигментные пятна, бородавки и родинки, а также морщины, которые образуются из-за потери подкожного жира. Уменьшается число потовых желез, что делает кожу более сухой и шершавой. Происходят структурные изменения коллагена кожи, приводящие к снижению ее эластичности. Кожа становится дряблой. Другие характерные внешние признаки — это выпадение или поседение волос на голове. Поседение в популяции начинается в возрасте менее 30 лет и не зависит от исходного цвета волос.

Изменения в системе пищеварения заключаются в потере зубов, снижении уровня пищеварительных соков.

Начиная примерно с 40-летнего возраста, отмечается прогрессивный подъем артериального давления. Закономерные изменения наблюдаются в стенках сосудов: в них откладывается холестерин и происходят другие превращения, снижающие эластичность и искажающие реакции на различные стимулы. Как правило, развивается разрастание соединительной ткани.

В старости снижается интенсивность фильтрации в почечных клубочках, а также обратное всасывание веществ из фильтрата в почечных канальцах. Функциональные изменения в почках происходят не изолированно, а в тесной связи с изменениями в других системах, особенно сердечно-сосудистой и эндокринной.

Функциональные расстройства в дыхательной системе являются типичными для состояния старости. После 40-летнего возраста наблюдается уменьшение жизненной емкости легких.

Изменения со стороны мышц носят распространенный характер. Они регистрируются в гладкой, скелетной мускулатуре и сердечной мышце. С возрастом снижается сила сокращений, быстрее наступает утомление (например, скелетных мышц). Мышцы становятся расслабленными и вялыми.

В приведенных выше примерах такие показатели, как упругость кожи и частичное поседение волос изменяются с возрастом довольно монотонно. В отношении других (уровень артериального давления, жизненная емкость легких, сила сокращения поперечнополосатой мышцы) изменения носят пороговый характер и начинаются примерно в возрасте 35—45 лет.

Сложный характер носят возрастные изменения органов эндокринной системы. Синтез гормонов гонадами, а также щитовидной железой, надпочечниками снижается, тогда как некоторые гормоны гипофиза, например гонадотропные, образуются в большем

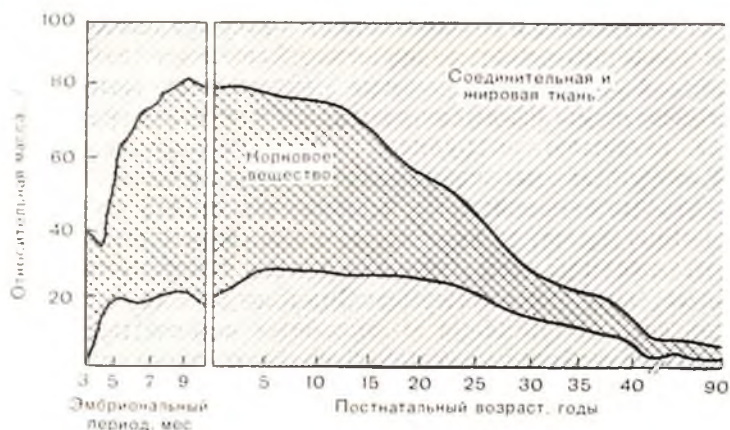


Рис. 101. Возрастные изменения тимуса человека.

количестве, при этом изменяются не только показатели синтеза гормонов, но и чувствительность к ним клеток органов-мишеней. В отношении гормонов щитовидной железы, коркового и мозгового вещества надпочечников, инсулина этот показатель у старых людей повышен.

С возрастом заметно изменяются иммунные реакции организма. За гуморальный иммунитет ответственны В-лимфоциты, образующиеся у млекопитающих, по-видимому, в костном мозге и вырабатывающие антитела, специфичные по отношению к носителям чужеродной генетической информации — антигенам. Образование Т-лимфоцитов связано с вилочковой железой (тимусом). Они ответственны за клеточный иммунитет, например за отторжение трансплантата. Некоторые Т-лимфоциты участвуют в реакциях гуморального иммунитета.

К старости отмечается ослабление реакций как гуморального, так и клеточного иммунитета. Функциональные возможности иммунной системы закладываются в связи с функционированием тимуса, который подвергается обратному развитию по достижении зрелого возраста (рис. 101). Нарушение хода развития этой системы путем удаления тимуса, например у мышей, приводит к сокращению продолжительности жизни животных.

К старости, по-видимому, складываются условия, когда иммуокомпетентные клетки ошибочно вырабатывают антитела против собственных антигенов организма. Такими ошибочно реагирующими лимфоцитами могут быть мутантные клетки лимфоидной системы. Как известно, число мутантных клеток растет с возрастом. С другой стороны, соматические мутации в клетках различных органов и тканей могут настолько изменять их антигенные свойства, что на них происходит выработка антител. Таким образом, старение сопровождается нарастанием аутоиммунных реакций.

Особенность нервной системы высших позвоночных заключается в том, что предшественники нервных клеток прекращают

деление в конце эмбрионального или в крайнем случае в самом начале постэмбрионального периода. Благодаря этому количество нервных клеток в течение жизни организма может только снижаться. Определение истинных масштабов гибели нервных клеток от рождения до старости затруднено из-за несовершенства методов анализа. В отдельных исследованиях показано, что за 100 лет жизни количество грушевидных нейронов в мозжечке людей уменьшается на 25%. Есть данные о том, что у очень старых мышей в целом головном мозге насчитывается 2 млн. нервных клеток по сравнению с 5 млн. в головном мозге молодых животных. В пользу гибели нервных клеток с возрастом говорят наблюдения о снижении концентрации нервных окончаний, а также нейромедиаторов в различных органах у старых животных и человека. Структура нервных клеток к старости закономерно изменяется. Так, в их цитоплазме накапливается пигмент липофусцин (см. рис. 5, а), количество которого хорошо коррелирует с возрастом. К функциональным изменениям, которые развиваются в процессе старения нервной системы, относятся снижение памяти, нарушения двигательной координации и др.

В старости наблюдается снижение функций практически всех органов чувств. Уменьшается способность глаза к аккомодации, так как слабеют глазодвигательные мышцы и изменяется структура вещества хрусталика. Это ведет к пресбиопии или старческой дальнозоркости. У старых людей хрусталик часто мутнеет — развивается катаракта. Острота зрения падает.

Снижается чувствительность органа слуха особенно к звуковым волнам высокой частоты. Старый человек хуже различает запах и вкус. У него нарушается чувство равновесия.

Таким образом в процессе старения изменяются функции всех органов, однако эти изменения развиваются в организме неравномерно. Более того, в одном и том же органе старого человека обнаруживаются клетки с разной степенью выраженности изменений или вовсе без них.

6.7.2. Молекулярные и клеточные проявления старения

Старение сопровождается выраженными молекулярными изменениями структуры и функции генетического аппарата клеток разных тканей и органов. Отмечается снижение содержания ДНК и РНК, однако химический состав ДНК существенно не меняется. Изменяются физико-химические свойства белков хроматина клеточных ядер, увеличивается прочность связывания гистонов с ДНК. Последнее может проявляться в репрессии некоторой части генома.

При старении повреждаются все основные молекулярно-генетические процессы — транскрипция и трансляция наследственной информации, репликация и репарация ДНК. Эти повреждения могут быть следствием неизбежных ошибок в ходе синтеза и преобразований макромолекул (см. 5.3.2) или же быть результатом первичных мутационных изменений. Например, синтез белков, контролируемый мутантными генами, обуславливает дефектность их ферментативной или иной функции.

Накопление в старости дефектов макромолекул сказывается на функции клеток. Молекулярные изменения, совместимые с жизнью клеток, могут тем не менее существенно повреждать их функцию и снизить их вклад в физиологические процессы на тканевом, органном и организменном уровнях.

Следует отметить, что дифференцированные клетки разных направлений специализации стареют в деталях по-разному. В нервных клетках и поперечнополосатых мышцах, являющихся долгоживущими, типично накопление липофусцина. В короткоживущих эритроцитах этого не наблюдается и на первый план выступают изменения плазматической мембраны.

Закономерный характер старения отдельных типов клеток и разную продолжительность их жизни трудно объяснить с позиций накопления случайных ошибок. Ряд исследователей связывают старение с программой дифференцировки клеток. Предполагается, что дифференцированные клетки, осуществив до конца программу специализации, утрачивают способность возобновлять некоторые синтезы предшествующих этапов развития, что обрекает их на гибель.

Особо следует остановиться на изменениях в процессе старения способности клеток многоклеточного организма к делению. Показано, что в условиях нормального развития потомки каждой клетки проходят ограниченное число клеточных циклов. Так, фибробласты, синтезирующие коллаген, осуществляют 50—60 клеточных циклов, т. е. продолжительность жизни клеточного клона ограничена. Неограниченной способностью к пролиферации характеризуются лишь клетки с измененным наследственным аппаратом, например раковые.

6.7.3. Механизмы старения

Несколько сотен гипотез высказано относительно механизма старения. Многие из них не выдержали проверку временем и представляются в настоящее время исторический интерес. К ним относятся гипотезы, объясняющие старение израсходованием особого ядерного вещества, страхом смерти, утратой некоторых веществ, имеющихся у каждого индивидуума в ограниченной дозе в момент оплодотворения, самоотравлением продуктами жизнедеятельности. Гипотезы, сохраняющие свое научное значение в наши дни, можно объединить в несколько групп.

Согласно стохастическим гипотезам в основе старения лежит накопление «ошибок» и повреждений, случайно (стохастически) возникающих в процессе жизнедеятельности индивидуума на разных уровнях его структурной организации. Сторонники различных вариантов таких гипотез подчеркивают первостепенную роль повреждения в генетическом аппарате (гипотеза накопления соматических мутаций) или же относят первичные повреждения к широкому спектру биологических молекул, включая РНК, ядерные и цитоплазматические белки, липиды клеточных мембран (свободнорадикальная гипотеза, гипотеза повреждения структуры ферментов). Разного рода повреждения возникают вследствие «ошибок» в ходе естественных внутрикле-

точных процессов или в результате действия внешних факторов. Первичные изменения на молекулярном уровне преобразуются в функциональные нарушения на более высоких структурных уровнях.

Согласно программным гипотезам старение детерминировано генетически, т. е. информация о начале и содержании его представлена в геноме клеток. Одна из таких гипотез исходит из признания связи между старением и клеточной дифференцировкой (см. 6.7.2). В пользу запрограммированности старения говорит наличие в природе видов, у которых вслед за размножением бурно нарастают изменения, приводящие животных к гибели. Типичным примером в этом отношении служат тихоокеанские лососи (горбуша, нерка), погибающие после нереста. Пусковой механизм в этом случае связан с режимом секреции половых гормонов. Кастрированная горбуша не нерестится и живет в 2—3 раза дольше.

Программные гипотезы старения основываются на допущении, что в организме функционируют своеобразные «часы», в соответствии с которыми осуществляются возрастные изменения, механизм таких часов точно не установлен. Предположительно, в его основе могут лежать запрограммированное число делений в клоне клеток (см. 6.7.2) или особенности функционирования в онтогенезе определенного органа, например тимуса, который подвергается ранней возрастной инволюции.

Генетические программы развития организмов представляют собой результат эволюционного процесса. Это распространяется и на старение, если оно запрограммировано. На первый взгляд естественный отбор должен благоприятствовать увеличению продолжительности жизни, в связи с чем эволюционная обусловленность старения как механизма, создающего неизбежность смерти, кажется нелогичной. Противоречие преодолевается, если допустить, что старение представляет собой косвенное, хотя и неизбежное следствие естественного отбора. Последний действует в направлении большей приспособленности организма на ранних этапах онтогенеза, отодвигая время проявления неблагоприятных аллелей. Учитывая широкое распространение явления плейотропии, легко представить, что один и тот же ген может контролировать наряду с полезными признаками (например, повышение плодовитости) также и вредные. Подобные гены сохраняются и распространяются в генофондах популяций, если на время нейтрализуются их отрицательные эффекты. Последнее достигается, например, при помощи генов-модификаторов (см. 5.2.6).

Характерен пример с таким наследственным заболеванием, как хорея Геттингтона (пляска святого Вита), типичным симптомом которого служит сильный тремор (дрожание) головы и конечностей. Симптомы его проявляются обычно в возрасте 35—39 лет, причем у мужчин позднее, чем у женщин. Наблюдаемое различие в сроках проявления болезни объясняют тем, что у мужчин, имеющих в сравнении с женщинами большую продолжительность репродуктивного периода, давление отбора против соответствующего признака угасает с возрастом более медленно.

Рассмотренная гипотеза, объясняющая эволюцию старения,

привлекательна также тем, что она отвечает на вопрос о множественных проявлениях старческих изменений одновременно на всех структурных уровнях организации, т. е. практически во всех тканях, органах и функциональных системах. Действительно, отодвигая в онтогенезе время проявления вредных генетических эффектов, естественный отбор должен был их синхронизировать.

Хотя проблема старения интересует науку давно, целенаправленные фундаментальные исследования в этой области начаты сравнительно недавно. Главным стимулом работ в этом направлении служат настоящая демографическая ситуация и прогноз изменения возрастной структуры населения планеты на ближайшее будущее. Задача биологии и медицины в такой ситуации состоит в поисках путей предупреждения снижения функциональной активности и поддержания здоровья человека, перешагнувшего возрастной рубеж 55—60 лет.

6.8. РЕГЕНЕРАЦИЯ

Основным свойством жизни является обмен веществ, который, осуществляясь непосредственно на молекулярном уровне, представляет собой основу постоянного обновления в процессе жизнедеятельности структурных элементов организма. В условиях патологии или воздействия травмирующих факторов разрушительные процессы в клетках, тканях и органах нередко интенсифицируются, однако и в этом случае наблюдается та или иная степень восстановления структур. Совокупность процессов, направленных на восстановление снашиваемых или разрушаемых биологических структур называется регенерацией.

Восстановление структур, снашиваемых в процессе нормальной жизнедеятельности организма, направленное на возобновление и поддержание их морфофункциональных показателей, обозначается как физиологическая регенерация. Так, в крови человека циркулирует $25 \cdot 10^{12}$ эритроцитов. Ежедневно замещается около 1% этого количества, а каждые четыре месяца происходит полная смена эритроцитов. Восстановление структур, разрушенных или утраченных вследствие патологических изменений или травмы, называется репаративной регенерацией.

Проявления регенерации классифицируют также, исходя из уровня структурной организации, на котором осуществляется восстановление. Внутриклеточная регенерация охватывает процессы восстановления макромолекул и клеточных органелл. Увеличение числа органелл цитоплазмы достигается, в зависимости от их строения, интенсификацией образования и сборки элементарных структурных единиц (микротрубочки) или же путем деления сохранившихся органелл (митохондрии). После выраженных изменений на восстановление ультраструктурной организации клетки у млекопитающих требуется в среднем примерно 4—7 сут.

¹ Есть все основания включить в круг регенераторных процессов также восстановление отдельных макромолекул, например ДНК (см. 5.3.3). Ликвидацию молекулярных повреждений обычно обозначают термином «репарация».

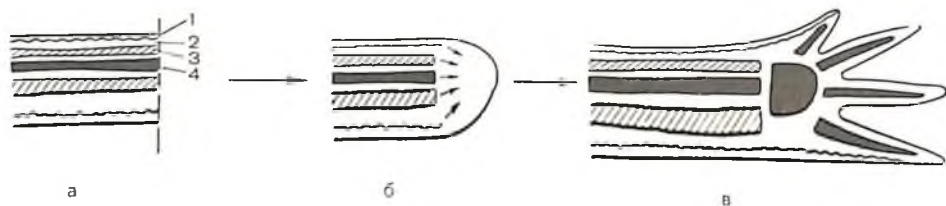


Рис. 102. Схема регенерационного процесса после удаления конечности у аксолотля. а — нанесение травмы; б — образование бластемы; в — регенерированная конечность. 1 — эпидермис; 2 — дерма; 3 — мышцы; 4 — кость.

Восстановление на надклеточных уровнях (тканевый, органный, организменный) обеспечивается путем новообразования клеток, внутриклеточной регенерации или сочетания обоих названных механизмов.

У человека новообразование (пролиферация) клеток составляет основу физиологической и репаративной регенерации эпидермиса кожи, эпителиального пласта кишки, кроветворной ткани. В нервной системе в связи с утратой нервными клетками способности к пролиферации восстановительные процессы осуществляются, по-видимому, исключительно путем интенсификации функций предшествующих клеток на основе увеличения количества внутриклеточных структур (внутриклеточная регенерация). В печени, почках, легких клетки сохраняют способность к пролиферации, которая к тому же усиливается в случае травмы органа. Вместе с тем в восстановительных процессах в названных органах происходит и внутриклеточная регенерация.

Различают несколько способов регенерации. При эпиморфозе процесс регенерации идет от раневой поверхности. Результатом его является восстановление недостающей части органа, например конечности тритона в ее типичной форме (рис. 102). В известном смысле эпиморфоз заключается как бы в достраивании части до целого. При таком способе старые (культя) и новые (регенерат) ткани разграничены достаточно отчетливо.

При морфаллаксисе оставшаяся после ампутации часть органа перестраивается, превращаясь в целый орган, но меньших размеров. Для этого способа характерно не дополнение до целого (надстройка), а перестройка—образование нового целого из остатков старого. Разграничить культу и регенерат при этом не удастся. Такой способ наблюдается, например, в случае регенерации конечности таракана.

Своеобразный способ регенерации в виде регенерационной гипертрофии характерен для восстановления внутренних органов. В этом случае вслед за травмой раневая поверхность заживает рубцом, удаленный участок не отрастает и форма органа не восстанавливается. Вместе с тем благодаря увеличению числа клеток и их размеров масса органа и его функциональный потенциал приближаются к исходным величинам. Таким путем у млекопитающих регенерируют печень, легкие, почки, надпочечник, поджелудочная, слюнные, щитовидная железы.

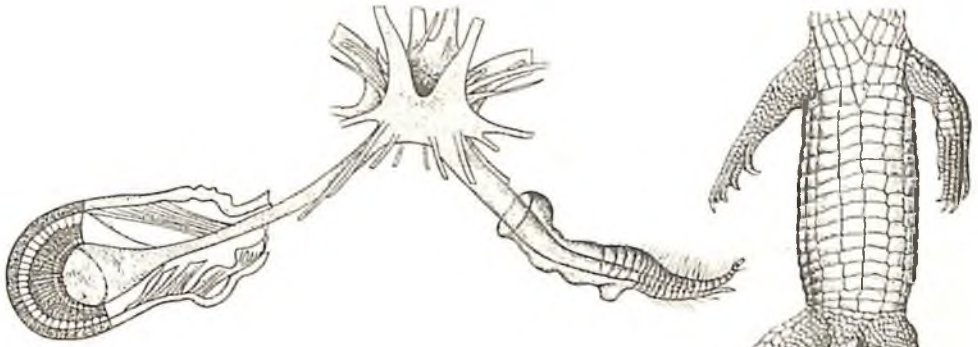


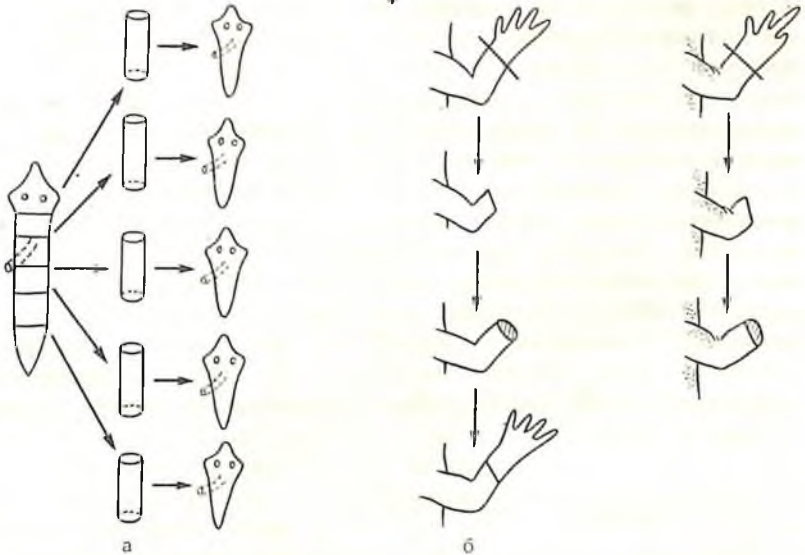
Рис. 103. Атипичная регенерация.

а — регенерации усика вместо глаза у рака; б — регенерации хвоста вместо конечности у ящерицы.



Рис. 104. Различия в способности к регенерации у разных животных.

а — планария; б — аксолотль; в — лягушка.



В зависимости от способа регенерации клеточные изменения сводятся к пролиферации, дифференцировке, увеличению размеров клеток (гипертрофии). Последнее является морфологическим эквивалентом внутриклеточной регенерации.

Регенерация различается не только по масштабам и способам, но и по конечному результату. Различие между исходным и регенериро-

вавшим органом может быть не только количественным, но и качественным. В одних случаях регенерирует орган, который был удален или разрушен — гомоморфоз, в иных на месте удаленного органа развивается другой — гетероморфоз. Атипичная регенерация встречается в основном у беспозвоночных. Так, у ракообразных вместо глаза возможна регенерация усика, а у пресмыкающихся — вместо конечности хвоста (рис. 103).

Объем и темпы регенераторного процесса в определенной степени зависят от условий, в которых этот процесс протекает. Стимулирующее влияние на регенерацию оказывают гормоны некоторых эндокринных желез, например щитовидной, гипофиза. Регенерация патологически измененных органов имеет свои закономерности. Стимуляция регенераторного процесса в таких случаях может приводить к обратимости патологических изменений.

Эволюция регенерационной способности. Физиологическая регенерация представляет собой процесс, свойственный всем живым организмам.

Масштабы и способы репаративной регенерации существенно варьируют у представителей групп животных, различающихся систематическим положением (рис. 104). В ходе эволюции отдельных групп организмов повышалась роль одних способов регенерации на фоне снижения роли других. Изменялись и масштабы регенерации. Так, амфибии обладают большей способностью к восстановлению типичной структуры органов, чем круглоротые. У губок, кишечнополостных и червей регенерация нередко осуществляется в полном объеме — из части восстанавливается целый организм. Ряд биологов выделяют это явление в самостоятельное и называют соматическим эмбриогенезом, рассматривая его как вариант вегетативного размножения. У червя планарии, например, целый организм восстанавливается из 1/10 части исходного, а у гидры — из 1/200.

У членистоногих и моллюсков наблюдается регенерация отдельных органов. Низшие представители хордовых способны восстанавливать целый организм из его части (асцидии). Позвоночные в целом имеют суженный масштаб регенерации путем эпиморфоза. Правда, представители амфибий и рептилий могут восстанавливать отдельные органы, например конечности, хвост. Птицы и млекопитающие восстанавливают кожу, кости, мышцы, внутренние органы. Восстановление способом регенерационной гипертрофии, например, позволяет компенсировать потерю 4/5 печени.

6.8.1. Трансплантация

Пересадка органов или тканей от одного животного другому называют трансплантацией. Организм, служащий источником пересаживаемого материала, называется донором, организм, которому пересаживают материал, — реципиентом. Трансплантируемый материал называется трансплантатом.

В зависимости от видовой принадлежности донора и реципиента различают алло- и гетеротрансплантацию

(ксенотрансплантацию). В первом случае реципиент получает трансплантат от особи того же вида, во втором — от особи другого. Ауто трансплантацией называется пересадка тканей в пределах одного организма.

В силу наличия механизмов иммунологической защиты у высших позвоночных и человека ксенотрансплантация заканчивается рассасыванием трансплантата, а аллотрансплантация проходит успешно лишь у однойцевых близнецов, которые генетически идентичны. Применение фармакологических препаратов, подавляющих иммунные реакции, повышает вероятность успеха в случае аллотрансплантации органов.

6.9. ГОМЕОСТАЗ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ

6.9.1. Понятие о гомеостазе. Роль нервной и эндокринной систем в обеспечении гомеостаза организма

Живой организм, будучи в энергетическом и вещественном плане открытой системой, на любом этапе индивидуального развития существует в единстве со средой обитания. При этом, несмотря на определенные, иногда значительные колебания характеристик среды он сохраняет себя во времени и пространстве как отдельную биологическую единицу, отличающуюся постоянством морфологии, основных функциональных и поведенческих характеристик, физико-химических параметров клеток, тканевой жидкости, крови. Такое положение создается благодаря приспособлению (адаптации) организма к условиям жизни. В ответ на изменения этих условий, если они по степени выраженности совместимы с жизнью, он реагирует собственными изменениями. Биологический смысл последних заключается в устранении или компенсации отклонений со стороны биохимических, функциональных, структурных и прочих показателей и восстановлении должного уровня жизнеспособности. Результатом таких изменений служит не только сохранение в определенных пределах постоянства внутренней среды, но и поддержание целостности организма. Свойство живых форм поддерживать постоянство своей внутренней среды, а также главные черты присущей ему организации несмотря на изменчивость параметров окружающей среды называется гомеостазом¹.

Основу гомеостаза составляют механизмы, сложившиеся в процессе эволюции и поэтому закрепленные генетически. Эффективность механизмов гомеостаза во многом определяется генотипами особей, разнообразие которых в пределах генофонда вида объясняет индивидуальные особенности уровня структурно-функциональной стабильности конкретных организмов, различия их нормы реакции на одно и то же изменение окружающей среды.

¹ Термин «гомеостаз» был предложен первоначально для обозначения свойства постоянства параметров жидких сред организма. В настоящее время заметна тенденция к более широкому использованию этого понятия, распространению на такие характеристики, как генетическая конституция, структурные показатели и др.

Так как генотип представляет собой систему генов, сбалансированную по содержанию разнообразной биологической информации, появление в организме чужеродной генетической информации оказывает, как правило, на жизнеспособность неблагоприятное действие. В связи с этим важная роль в поддержании гомеостаза в целом принадлежит механизмам, ограждающим организм от проникновения и вмешательства в процессы жизнедеятельности такой информации.

Носителями чужеродной наследственной информации могут быть как внешние агенты (бактерии и их токсины, вирусы, клетки и ткани других организмов), так и собственные мутировавшие соматические клетки. Поддержание генетического постоянства внутренней среды организма или состояния генетического гомеостаза осуществляется при помощи неспецифических и специфических (действующих строго против конкретного чужеродного агента) защитных механизмов. К первым относятся, например, барьерные свойства кожи и слизистых оболочек, антимикробные свойства лизоцима слюны, фагоцитоз. Вторые представлены механизмами клеточного и гуморального иммунитета, аллергическими реакциями.

Большое значение в обеспечении гомеостаза принадлежит также механизмам, поддерживающим постоянство и целостность морфологической организации. Они составляют основы структурного гомеостаза и действуют на разных уровнях — молекулярном, клеточном, тканевом, органном. Универсальными эффективными механизмами такого рода являются физиологическая и репаративная регенерация (см. 6.8).

Не менее важное значение в обеспечении гомеостаза принадлежит способности организма поддерживать постоянство химического состава и свойств жидкой, внеклеточной его части внутренней среды организма (кровь, лимфа, тканевая жидкость, омывающая клетки). Механизмы, при помощи которых решается указанная задача, разнообразны. Не вдаваясь в подробности, которые рассматриваются в курсах нормальной и патологической физиологии, отметим, что сохранение в оптимальных пределах, например, кислотно-основного состояния крови зависит от уровня метаболических процессов в печени, почках, мышцах, газообмена в легких, буферных свойств гемоглобина и др.

Хотя в целях удобства изучения и выделяют различные виды гомеостаза (генетический, структурный, системы крови, газовый и др.), в действительности механизмы, их обеспечивающие, функционируют в тесной взаимосвязи друг с другом, причем некоторые из них являются общими для нескольких видов гомеостаза. Так, поддержание постоянства физико-химических свойств крови требует в дополнение к сохранению кислотно-основного состояния, регуляции газообмена, а также выделения в кровь и выведения из нее осмотически активных веществ.

Взаимодействие разных видов гомеостаза отражает системный характер организации живых форм. Объединение частных гомеостатических механизмов клеток и органов в целостную приспособительную реакцию организма достигается благодаря функционированию регуляторных интегрирующих систем — нервной и эндокринной. Нервная и

эндокринная регуляция различается по скорости ответа и времени сохранения его по отношению к моменту действия раздражителя. Как правило, относительно быстрые изменения состояния организма обеспечиваются нервной системой. Гормональные влияния распространяются на клетки и органы медленнее, но и сохраняются обычно более длительное время.

Примером генерализованного ответа организма на необычные по силе или продолжительности воздействия со стороны окружающей среды, развертывающегося на основе тесного взаимодействия нервных и эндокринных механизмов регуляции, может служить состояние *стресса* (стресс-реакция), которое развивается в организме при неблагоприятных жизненных условиях, когда возникает угроза нарушения гомеостаза. Комплекс реакций в названном состоянии лишен специфичности, т. е. в своих главных чертах не зависит от природы стрессора-агента, спровоцировавшего эти реакции. При стрессе наблюдается изменение состояния большинства систем организма (мышечной, дыхательной, сердечно-сосудистой, пищеварительной), органов чувств, уровня кровяного давления, клеточного состава крови. В своем конкретном выражении эти изменения соответствуют отдельным видам гомеостаза. Итог указанных изменений заключается прежде всего в повышении общей сопротивляемости организма по отношению к неблагоприятным факторам. Так, искусственно поддерживая высокий уровень стероидных гормонов, выделяемых в естественных условиях при стресс-реакции, в эксперименте удавалось в значительной степени снизить смертность при тяжелых отравлениях пестицидами и некоторыми медикаментами, избежать нарушения свертывания крови при введении такого препарата, как фининдион, предотвратить омертвление тканей надпочечников в результате воздействия канцерогенными углеводородами или повреждения тканей сердца при введении избытка широко используемого в кардиологических клиниках препарата дигитоксина.

В определенных ситуациях состояние стресса путем быстрой мобилизации и концентрации сил организма способствует решению таких жизненно важных задач, как спасение бегством или отражение нападения врага, т. е. выступает как защитная реакция в узком смысле.

Независимо от результата, достигаемого благодаря стресс-реакции, первичное ее звено заключается во взаимосвязанных и взаимообусловливаемых нейроэндокринных изменениях, которые собственно и придают реакции в целом общеорганизменный характер. При так называемом «соматическом стрессе», с помощью которого решается, например, задача повышения общей сопротивляемости организма, цепь событий представляется следующим образом. Раздражитель активизирует синтез особого класса гормональных веществ — релизинг-факторов (от англ. *release* — высвобождать, выделять), которые образуются секретирующими нервными клетками подбугровой (гипоталамической) области головного мозга. Функция релизинг-факторов заключается в том, что они, воздействуя на клетки передней доли гипофиза, усиливают образование ими тропных гормонов, стимулирующих активность других эндокринных желез, например щитовидной, надпо-

чечниковой. Один из названных релизинг-факторов способствует повышенному образованию гипофизом адренокортикотропного гормона (АКТГ), который, в свою очередь, усиливает синтез стероидных гормонов клетками коркового вещества надпочечников. Последние, воздействуя на клетки различных органов, изменяют их функциональное состояние в направлении повышения защитного потенциала организма.

В случае «психического стресса», развивающегося, например, при болевом воздействии, цепь событий, соответствуя на многих этапах выше описанной, включает дополнительно изменения функционального состояния коры больших полушарий, лимбической системы головного мозга, симпатической нервной системы, клеток мозгового вещества надпочечников с выбросом в кровь значительных количеств адреналина. По сходному пути развиваются, по-видимому, события при стресс-реакциях людей на эмоциональные воздействия. Повышение содержания в организме биологически активных катехоламинов, к которым относятся адреналин и медиатор симпатических нервных клеток — норадреналин, зарегистрировано у пилотов и космонавтов во время полетов, спортсменов в ходе соревнований, студентов на экзаменах. Примечательно, что состояние стресса у человека может возникать в ответ на положительные эмоциональные стимулы.

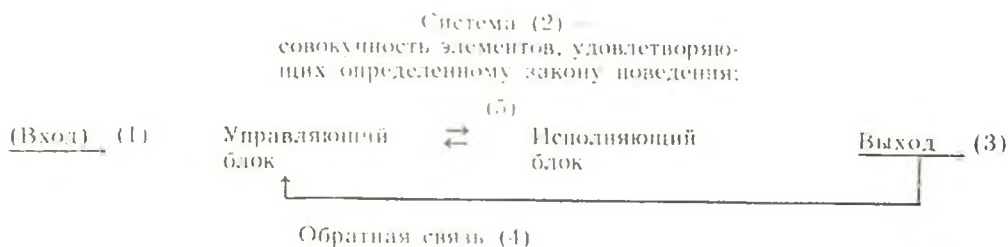
Гомеостатические механизмы, активируемые в состоянии стресса, способны противостоять действию неблагоприятных внешних факторов до определенного предела. В развитии стресс-реакции выделяют три стадии: 1) мобилизации защитных механизмов или тревоги; 2) повышения сопротивляемости организма; 3) истощения защитных механизмов. Первые две стадии соответствуют сохранению состояния гомеостаза, третья стадия наступает при чрезмерных по силе или продолжительности воздействиях и заключается, по существу, в срыве механизмов гомеостаза и развитии патологических изменений.

6.9.2. Кибернетические основы гомеостаза

В наличии гомеостатических механизмов находит отражение тот факт, что живой организм в функциональном плане и отношениях с окружающей средой представляет собой сложную саморегулирующуюся систему. Принципы существования и развития таких систем изучает кибернетика.

В соответствии с кибернетическими идеями, глубоко проникшими в последнее время в биологию, организм следует рассматривать как совокупность неслучайных элементов, закономерным образом взаимодействующих друг с другом. Благодаря определенности набора и структурно-функциональных связей элементов изменения системы (организма) на конкретные воздействия извне носят закономерный характер и определяются законом поведения этой системы. Указанный закон задает такой порядок или алгоритм изменения элементов, который обуславливает достижение системой (организмом) известной цели, например, сохранения постоянства внутренней среды или общих черт структурной организации.

Принцип построения кибернетической системы воспроизведен на схеме:



Применительно к живым системам переменные на входе системы обозначают терминами причина, стимул, раздражитель, переменные на выходе — ответ, эффект, реакция.

В основе функционирования кибернетических систем лежат процессы передачи и обработки в соответствии с заданным алгоритмом информации, поступающей на входе (1). При этом в поведение системы (2) вносятся коррективы, характер которых выявляется путем регистрации во времени отклонений переменных на выходе (3) в зависимости от переменных на входе. Информация, используемая для коррекции поведения системы, подается на управляющий блок последней по каналам обратной связи (4). Различают положительные и отрицательные обратные связи. Регуляция состояния системы по каналу положительной обратной связи приводит к изменениям, усиливающим зависимость реакции от действия раздражителя, по каналам отрицательной связи — к изменениям, уменьшающим эту зависимость. Отрицательная обратная связь таким образом способствует восстановлению исходных параметров в случае их отклонения в результате действия внешних факторов, поэтому именно эта связь лежит в основе регуляции гомеостатических реакций.

На схеме, приведенной выше, стрелками (5) показано влияние не только управляющей части системы на исполнительную, но и обратная зависимость управляющих механизмов от состояния исполнительной части. Такая взаимозависимость легко прослеживается в живом организме. Физиологические параметры дыхательной и сердечно-сосудистой систем, например, находятся под постоянным контролем со стороны нервной системы. Вместе с тем для полноценного функционирования нервных клеток необходим достаточный уровень снабжения головного мозга кислородом.

Общие принципы автоматического регулирования и управления, разрабатываемые кибернетикой, приложимы к любым системам, существующим в неживой и живой природе. Отличительная черта биологических систем, в частности организма, заключается в особой их сложности. Интересно вспомнить, что в процессе прогрессивной эволюции в ряду живых форм степень сложности организма возрастает (см. 7.8.3). Это не удивительно, так как следствием усложнения служит повышение уровня надежности, устойчивости системы по отношению к изменениям окружающей среды. Устойчивость, находящая свое

конкретное выражение в свойстве гомеостаза, обуславливается дублированием механизмов поддержания постоянства внутренней среды на разных уровнях. Таким образом в природе воспроизведен кибернетический принцип многоконтурности регуляции состояния системы.

К главным контурам регуляции постоянства внутренней среды организма относятся в первую очередь клеточные и тканевые гомеостатические механизмы, в управлении которыми значительная роль принадлежит генетическим факторам, местным рефлекторным (нервным) влияниям, химическим и контактными межклеточным взаимодействиям. В связи с этим им свойственна высокая степень автоматизма. Вклад клеточного и тканевого уровней в гомеостаз организма осуществляется путем изменений показателей внутриклеточных синтезов, соотношения процессов пролиферации и клеточной дифференцировки.

Еще один из главных контуров регуляции соответствует уровню функциональных систем организма. Регуляторный компонент здесь представлен сегментарными центрами спинного мозга и ядрами ствола головного мозга, гормонами желез внутренней секреции. К этому уровню относятся механизмы, обеспечивающие отдельные виды гомеостаза.

В следующий контур регуляции гомеостаза включены высшие отделы центральной нервной системы, в частности кора больших полушарий.

Наличие нескольких контуров регуляции постоянства внутренней среды позволяет, во-первых, в зависимости от жизненных условий ограничить приспособительные изменения какой-либо одной системой или же осуществить генерализованный ответ. Во-вторых, в этом случае появляется возможность не только достичь состояния равновесия с окружающей средой (за счет гомеостатических механизмов первых двух уровней), но и активно преодолевать неблагоприятные условия, избегая или устраняя их (условнорефлекторная деятельность).

6.9.3. Гомеостатические механизмы в процессе индивидуального развития

Будучи необходимой предпосылкой совместимых с жизнью отношений организма и окружающей среды, состояние гомеостаза поддерживается на любой стадии индивидуального развития особи. Вместе с тем в процессе онтогенеза меняются как сам организм, так и условия его существования. Соответственно наблюдается смена преобладающих гомеостатических механизмов.

Эмбриональное развитие многоклеточных животных протекает, как правило, при более или менее выраженной изоляции от непосредственного действия факторов внешней среды. Способы такой изоляции различны. У яйцекладущих наземных позвоночных изоляция связана с образованием третичных яйцевых оболочек, у млекопитающих — с переходом к внутриутробному развитию. У представителей названной группы животных в ходе эмбриогенеза образуются провизорные органы, такие как амнион, аллантоис. Благодаря этим органам

создается как бы собственная среда развития зародыша, опосредующая и смягчающая внешние воздействия.

Важная особенность эмбриогенеза состоит в закономерном чередовании периодов большей и меньшей устойчивости развития к действию внешних по отношению к зародышу факторов. В периоды относительной неустойчивости, называемые также критическими (см. 6.5.5), даже слабые стимулы вызывают существенные изменения хода формообразовательных процессов. Напротив, в периоды устойчивости сильные воздействия скорее приводят к гибели зародыша, нежели к отклонениям в развитии. Чередование периодов устойчивости и неустойчивости, отмеченное выше, обуславливает специфику гомеостаза организма в эмбриогенезе. Наличие критических периодов учитывается в акушерской практике при составлении рекомендаций беременным женщинам.

Как уже отмечалось, в момент рождения происходит радикальная смена образа жизни организма. На протяжении раннего постнатального периода, параллельно функциональному созреванию различных систем организма, соответственно новым жизненным условиям включаются эффективные гомеостатические механизмы. В этот период, например, активно образуются клетки, обеспечивающие иммунологический надзор — реакции клеточного (Т-лимфоциты) и гуморального (В-лимфоциты) иммунитета. В ближайший после рождения отрезок жизни (перинатальный период) развивается толерантность (нечувствительность) клеток, реагирующих на носителей чужеродной генетической информации, к собственным клеткам и антигенам организма. Состояния функциональной зрелости достигают главные регуляторные системы — нервная и эндокринная.

Наибольшей надежности механизмы гомеостаза достигают в зрелом возрастном периоде онтогенеза. Старение организма сопровождается снижением эффективности механизмов генетического, структурного и некоторых других видов гомеостаза, регуляторных влияний нервной и эндокринной систем. Это обстоятельство в сочетании с уменьшением резерва приспособительных возможностей большинства систем организма служит причиной падения в рассматриваемый период онтогенеза общей сопротивляемости организма действию неблагоприятных факторов окружающей среды.

6.9.4. Биологические ритмы

В эволюции выработалась способность организмов ориентироваться во времени, которая позволяет согласовывать скорость и направление главных физиологических процессов с закономерными и прежде всего циклическими изменениями условий обитания. Механизмы, лежащие в основе указанной способности, объединяют под общим термином «биологические часы». Внешним проявлением функционирования таких часов служат ритмические колебания функций организма — биологические ритмы. Область биологии, изучающая закономерности временной организации живых систем, называется хронобиологией.

Циклические изменения характеризуют различные процессы на клеточном, тканевом, органном и организменном структурных уровнях. Так, с определенной периодичностью изменяется содержание гликогена в клетках печени, количество клеток, редуцирующих ДНК или делящихся митозом, происходит вылет имаго из куколок у плодовых мух или свечение одноклеточной водоросли *Gonyaulax*, обуславливающее свечение морской воды. Многочисленны примеры таких изменений у растений: поднимание и опускание листьев или движение лепестков в зависимости от времени суток, опорожнение спор из спорангиев у грибов и водорослей.

Биологические ритмы различаются продолжительностью цикла. Около часовые ритмы характеризуют временную организацию некоторых внутриклеточных метаболических процессов, например синтез и выделение белкового секрета клетками некоторых желез. Их изучение начато сравнительно недавно. Изменения растений и животных в связи со сменой времен года, издавна привлекавшие внимание людей, являются примером ритмов с годовой периодичностью.

Интенсивно изучаются суточные (циркадные) ритмы, которые заключаются в закономерных изменениях физиологических показателей организма в зависимости от времени суток.

Суточные ритмы многих физиологических процессов являются эндогенными, т. е. определяются механизмами, действующими в самом организме. В пользу этого говорит, например, сохранение ритма, зависящего от фотопериодичности, даже после помещения организма в условия постоянного освещения. Так, мышцы, существующие в течение нескольких поколений при постоянном освещении, по возвращении в условия чередования света и темноты, воспроизводили нормальную суточную периодичность двигательной активности.

Суточные ритмы реагируют на действие внешних факторов, прежде всего чередование света и темноты, высоких и низких температур. При этом изменяется положение фаз ритмических изменений. У человека, например, при переходе к образу жизни, противоположному обычному (бодрствование ночью, сон днем), через 9—10 сут наблюдается смена фаз ритма колебаний температуры тела. Внешние факторы способствуют выявлению эндогенных суточных ритмов путем синхронизации ритмических изменений отдельных клеток или особей. Например, в популяциях плодовых мух, выдерживаемых в постоянных условиях освещения, регистрируется неперіодический вылет имаго из куколок. После воздействия светом благодаря синхронизации процесс становится периодическим. Таким образом, внешние факторы могут служить указателем времени.

Средняя длина периодов суточных ритмов у растений варьирует от 22 до 28 ч, у животных в большинстве случаев этот показатель укладывается в пределы 23—25 ч. Существуют определенные индивидуальные колебания длины периодов. При постоянных условиях длительность цикла активности у четырех мышей составила в одном из опытов от 25,0 до 25,4 ч.

Эндогенные суточные ритмы ограничивают осуществление тех или

иных функций определенным временем суток. Это имеет большое приспособительное значение, так как приводит организм в состояние «готовности» по отношению к ожидаемым условиям среды в определенное время. Так, вечерние прыжки лососей, требующие соответствующего энергетического подкрепления, совпадают с максимумом активности поедаемых насекомых. Благодаря эндогенному ритму организмы сохраняют экологически целесообразную ориентировку во времени суток, несмотря на периодическое выключение внешних указателей времени, например в связи с непогодой.

Хронобиология представляет собой интенсивно развивающуюся область науки, однако до сих пор нет отчетливого понимания механизма биологических часов или способов сопряжения эндогенных ритмов и циклических изменений внешних факторов. Между тем познание указанного механизма имеет большое значение, например для выбора оптимального режима активности человека. Так, ночная работа в режиме «12-часовая смена, 24-часовой отдых» менее благоприятна, чем многодневная ночная работа, укладывающаяся в суточный ритм. Данные о суточном ритме клеточной пролиферации используются при выборе времени назначения лекарств, действующих на делящиеся клетки, например в онкологических клиниках.

Глава 7

ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюционное учение представляет собой фундаментальное научное обобщение. Вот уже более ста лет оно оказывает решающее влияние на состояние всех отраслей биологии. Под эволюцией понимают необратимый, постепенный, закономерный процесс исторического развития (филогенеза) природы. Эволюция заключается в образовании приспособлений, возникновении и исчезновении биологических видов, преобразовании биогеоценозов и биосферы, при этом на отдельных ее этапах появляются группы живых существ с более прогрессивными по сравнению с предшественниками чертами структурно-функциональной организации. В результате биологической эволюции на Земле сложились предпосылки к появлению социального существа — человека. Ведущая роль в эволюции принадлежит процессу видообразования или микроэволюции. Одновременно выделяют «надвидовую» эволюцию или макроэволюцию, представляющую собой историческое развитие групп надвидового ранга — родов, семейств, отрядов. Историческое развитие на уровне классов и типов иногда обозначают как мегаэволюцию.

7.1. ОЧЕРК ПО ИСТОРИИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

7.1.1. Эволюционные представления в древнем мире

Представления о возникновении разнообразия живых форм в результате саморазвития природы уходят корнями в глубь веков. В древнеиндийских текстах Аюрвед, датируемых несколькими тысяче-



Аристотель. (IV век до н. э.)

летиями до н. э., указывается, что человек произошел от обезьяны. За два тысячелетия до н. э. в Китае существовали учения, допускающие превращения одних организмов в другие путем их постепенных изменений. Мысль о развитии всего многообразия неодушевленных и одушевленных природных объектов путем превращения органического числа элементарных начал неоднократно высказывалась мыслителями древней Греции. Гераклит (конец IV — начало V века до н. э.) рассматривал движение как основу мира. Эмпедокл (V век до н. э.) считал, что все существующее происходит из четырех начал, таких как огонь, вода, воздух и земля, управляемых объединяющей и разъединяющей силами — любовью и ненавистью, причем первыми из живых существ

появились растения, а затем животные. Демокрит (V век до н. э.) отмечал приспособление отдельных органов к выполняемым функциям. Аристотель (384—322 годы до н. э.) указывал на черты сходства и различия у отдельных живых существ и составил классификацию растений и животных. Ф. Энгельс назвал мысли древних философов «гениальными догадками». Одновременно он подчеркивал их умозрительный, натурфилософский¹ характер, поскольку зачастую они были плодом размышлений и не опирались на данные систематических наблюдений природы. Таким образом, представления мыслителей древности отличались незавершенностью и включали элементы очевидной фантазии. По этой причине было бы неправильно рассматривать античных мыслителей как предшественников современных эволюционистов.

7.1.2. Эволюционная идея в биологии конца XVII — начала XVIII веков

Период Средневековья характеризовался общим упадком культурной жизни человечества. Расцвет искусства и наук в эпоху Возрождения (XV—XVI век), послуживший началом рождения современных представлений о природе, коснулся и биологии. Естествоиспытатели этого периода освоили огромный фактический материал из области ботаники, зоологии, анатомии. К XVI веку относятся первые многотомные описания растительного и животного мира. В XVII веке У. Гарвей создает учение о малом и большом круге кровообращения, Г. Галилей

¹ Натурфилософия — умозрительное истолкование природы, взятой в целом. В натурфилософской оценке мира сочетаются фантастические представления с диалектической идеей развития.

конструирует микроскоп, а Р. Гук и М. Мальпиги открывают новое направление в исследовании биологических структур — микроскопическую анатомию и цитологию. Вместе с тем господствующее положение в мировоззрении заняло учение об абсолютной неизменности природы. Считалось, что современные виды растений и животных установлены раз и навсегда в момент их возникновения. При этом подчеркивалась изначальная целесообразность природных процессов, строения и физиологических отправлений организма. Причину этого видели в сотворении мира высшим существом — творцом, поэтому само учение получило название креационизма (от лат. creatio — создаю, творю). Объяснение приспособленности живых существ к условиям жизни, гармонии в природе высшей мудростью творца, действующего с заранее намеченной целью, составляет основу телеологического (от греч. teleos — стремящийся к цели) взгляда на источник изначальных свойств организма. Креационизм, отражая идеалистические представления о природе, неизменно поддерживался религией. Телеология же прямо вела к теологическому (от греч. teos — бог), божественному объяснению органической целесообразности. Эти концепции находили значительное число приверженцев до середины XIX века.

Исследуя животный и растительный мир, тела неживой природы и сопоставляя их между собой, естествоиспытатели XVII—XVIII веков отмечали различную сложность объектов изучения, в результате чего был сформулирован принцип градации и указано на наличие переходных форм между неживым и живым, растениями и животными, что нашло отражение в «лестницах естественных тел». Так, Ш. Бонне (1720—1793) начинает такую «лестницу» с «тонких материй», воздуха и воды через металлы, камни, кораллы и далее грибы, растения, чувствующие растения, насекомых, червей, рыб, летающих рыб, водных птиц и просто птиц, летучую мышь, четвероногих, обезьян доводит ее до человека и продолжает через «ангельские чины» различных рангов до бога. Даже если отвлечься от того, что телеология находила прямое отражение в «лестницах естественных тел», последовательность положения неодушевленных и одушевленных объектов, закономерное расположение живых организмов в ней, не связывалось авторами с мыслью о развитии природы. Речь шла об общей конструкции мира, созданного мудростью творца и с тех пор существующего в неизменном виде. Такое понимание соответствует метафизическим представлениям, господствующим в науке в XVIII веке, которые воплотились в создаваемых в это время искусственных классификациях растений и животных.

7.1.3. Эволюционная идея у естествоиспытателей и философов второй половины XVIII века

Под влиянием научных фактов и новых философских идей во второй половине XVIII века намечается ревизия креационизма в пользу эволюционной идеи. Это прослеживается в сочетаниях французских материалистов. Ж. Ламетри (1709—1751) в «Человеке-машине» отмечает сходство человека и животных по происхождению и некоторым чертам строения. Д. Дидро (1713—1784) в «Мыслях об объяснении природы»

говорит о существовании в прошлом прототипа всех животных, трансформация признаков которого в естественных условиях и привела к появлению современных форм. Идея развития звучит в этот период в трудах ряда биологов. Ж. Бюффон (1707—1788) в «Естественной истории» выдвигает положение об образовании живых существ из неорганических веществ и изменении их под влиянием среды, например ландшафта. Сходство в строении животных он объясняет общностью происхождения. Эволюционизм второй половины XVIII века не выходит однако за рамки трансформизма (от лат. *trans* — пере, *forma* — форма), который видит развитие органического мира в простом превращении одних видов растений и животных в другие. Ограниченность трансформизма заключается в том, что он лишен понимания развития как исторического процесса, который благодаря закономерным движущим силам обеспечивает определенную направленность органической эволюции, разнообразие живых форм, появление прогрессивных типов структурно-функциональной организации. Положительное значение трансформизма обусловлено его направленностью против креационизма, представлений о неизменяемости видов, утверждением принципа развития природы под влиянием естественных факторов.

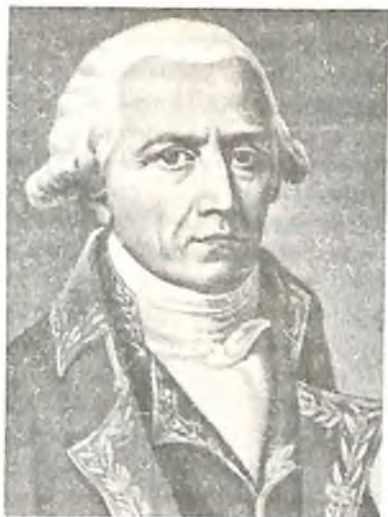
7.1.4. Развитие эволюционной идеи в России в XVIII веке

Материалистические тенденции в объяснении мира и идея развития нашли отражение в научной мысли России XVIII века. Основоположник русской науки М. В. Ломоносов (1711—1765) утверждал первичность материи, определение ею сущности природных тел и явлений. В качестве основного свойства материи он называл движение, понимаемое как развитие. Материалистичны идеи А. Н. Радищева (1749—1802), изложенные в трактате «О человеке, его смертности и бессмертии». Он писал, что бытие вещей независимо от силы познания о них существует само по себе и что в это бытие нельзя проникнуть иначе, как через опыт. В построенной им «лестнице веществ» А. Н. Радищев обходится без божественных чинз. Ступени «лестницы» соответствуют значительным этапам развития природы — превращению неорганических веществ в органические, возникновению у живых существ новых качеств, таких как ощущение, мышление. Отражением идеи развития в эмбриологии была концепция эпигенеза К. Ф. Вольфа (1733—1794), который в противовес метафизической теории преформизма утверждал, что развитие зародыша идет от простого к сложному. Русский ученый К. Ф. Вольф обращал внимание на изменчивость животных и растений, причину которой он видел в действии климатических факторов и особенностях питания.

7.1.5. Эволюционная теория Ж. Б. Ламарка

Представления о развитии природы, изложенные выше, занимают почетное место в истории естествознания. Диалектико-материалистические тенденции, прослеживающиеся в них, на протяжении веков противостояли метафизическому, идеалистическому и теологическому

восприятию мира. Многие из них можно рассматривать как гениальные предвидения великих умов, однако они несли в себе лишь элементы эволюционизма, никогда не поднимаясь до уровня эволюционной теории. Причины этого заключались в малочисленности фактов, которые составили бы фундамент такой теории, недостаточном общем уровне развития биологических и других естественных наук.



Ж. Б. Ламарк (1744 – 1829)

Первая эволюционная теория была создана в начале XIX века Жаном Батистом Ламарком (1744—1829). Наряду с утверждением идеи развития и попыткой обосновать ее фактическим материалом из области зоологии и ботаники, Ж. Б. Ламарк поставил вопрос о причинах и механизмах эволюционных преобразований. В своей теории он прежде всего отмечает искуственный характер таксономических единиц, используемых биологами в классификациях органического мира. По его мнению в природе нет ни классов, ни родов, ни видов. Они являются продуктами человеческого ума, созданными для упорядочения представлений о мире. Природа же создает только особей, т. е. реально существует последовательный ряд существ, для которого характерны «постепенные переходы между соседними видами и даже родами». Причину таких переходов и непрерывности ряда в целом Ж. Б. Ламарк видит в изменчивости организмов, результаты которой определяются двумя силами. Во-первых, в природе действует принцип градации, заключающийся в последовательном и непрерывном усложнении и усовершенствовании живых существ в процессе развития природы. Подобная градация не зависит от влияния на организм внешних условий и является следствием внутреннего стремления организмов к совершенствованию. Во-вторых, на живые существа постоянно и случайным образом действуют многообразные факторы среды обитания, которые вмешиваются в осуществление принципа градации и приводят к отклонениям от непрерывного усовершенствования. Ж. Б. Ламарк пишет: «Теперешнее состояние животных есть, с одной стороны, следствие нарастающей сложности организации — сложности, стремящейся к правильной градации, а с другой — результат влияния крайне многих и весьма различных внешних обстоятельств, постоянно стремящихся нарушить правильность градации в усложнении организации». К приведенным двум моментам, определяющим направления изменчивости организмов во времени, и сводится сущность эволюционной теории Ж. Б. Ламарка, значительная роль в которой отводится внешним условиям. Влияние этих условий на животных осуществляется косвенным путем через первичное изменение потребностей и привычек, которое вызывает новые формы деятельности и как

следствие интенсивное упражнение одних органов и относительную бездеятельность других. Упражнение органов стимулирует их развитие, укрепление, увеличение, неупражнение — недоразвитие, уменьшение, вплоть до исчезновения. Результатом этого служат изменения формы, структуры организма, которые передаются по наследству и таким путем закрепляются в потомстве. Зависимость состояния органов от их упражнения и сохранение изменений в потомстве путем их прямого наследования известны как два закона Ж. Б. Ламарка. Для низших животных и растений, где связь между потребностями и привычками и формами деятельности менее очевидна, Ж. Б. Ламарк допускал непосредственное влияние внешних условий.

Непрерывный ряд организмов в соответствии с принципом градации напоминает «лестницу существ» Ш. Бонне. Сходство здесь, однако, видимое. Отличие заключается в том, что по Ж. Б. Ламарку — это ряд последовательно развивающихся форм. Заложив в основу этого ряда принцип историзма, Ж. Б. Ламарк внес в биологию совершенно новую идею, в корне подрывающую метафизический взгляд на природу. Именно в этом заключается большое значение теории Ламарка. Представления Ж. Б. Ламарка о зависимости состояния и развития органов от внешних формирующих воздействий могут рассматриваться как стремление к научному, материалистическому объяснению эволюции животных. Но этот материализм остается механистическим, так как сводит сложное явление исторического развития к изменению простых физиологических процессов. Вслед за многими предшественниками Ламарк подчеркивал целесообразность строения и проявлений жизнедеятельности живых существ, адекватность их ответов на внешние факторы. Однако целесообразность в органическом мире Ламарк объяснял стремлением организмов к усовершенствованию, которое рассматривал как изначальное, внутренне присущее свойство живых форм. В этом объяснении проявляется идеализм эволюционной теории Ж. Б. Ламарка.

7.1.6. Эволюционная теория Ч. Дарвина

Возникновению эволюционной теории Ч. Дарвина (1809—1882) способствовали социально-экономические и естественнонаучные предпосылки. К середине XIX века Англия достигла значительных успехов в развитии промышленности и средств сообщения, в интенсификации сельскохозяйственного производства, селекции. В относительно короткий срок путем скрещиваний и браковки были выведены ценные породы овец, свиней, крупного рогатого скота, кур, новые сорта культурных растений. Росла уверенность в возможности широкого произвольного изменения живых форм. Господствующие в то время в науке метафизические представления о неизменяемости видов вступали в противоречие с новыми фактами. Для освоения колониальных владений организовывались экспедиции, в состав которых включались биологи, привозившие богатейшие научные материалы о разнообразии и особенностях флоры и фауны различных уголков земного шара. В кругосветном плавании на экспедиционном корабле «Бигль», продолвшемся 5 лет, принял участие Ч. Дарвин.

В первые десятилетия XIX века наука, все еще находясь в идейном отношении под влиянием метафизических воззрений, обогатилась рядом фундаментальных обобщений, способствовавших утверждению эволюционной идеи. Важное место среди них принадлежит теории Ч. Лайеля (1797—1875) о медленном и непрерывном развитии земной поверхности под действием постоянных геологических факторов, таких как вода, ветер, вулканы, остывание раскаленных недр. Эта теория исключала катастрофы как ведущий фактор эволюции планеты, а следовательно, и органического мира. В области биологии значительных успехов достигла сравнительная анатомия (Э. Сент-Илер, Ж. Кювье, И. В. Гете), были заложены основы научной палеонтологии (Ж. Кювье) и эмбриологии (К. Бэр). Элементы эволюционизма в этот период встречаются в трудах ряда крупных биологов. Так, по Э. Сент-Илеру выживание видов в природе зависит от их приспособленности к среде. К. Бэр называет вопрос происхождения органической жизни важнейшим в биологии. Для его решения он привлекает материал по изменчивости домашних животных, данные по ископаемым формам, географическому распространению животных. Встречаются отдельные высказывания в пользу значения естественного отбора в эволюции организмов. Однако это были разрозненные мысли, не подтвержденные достаточно обоснованными фактами. Заслуга Ч. Дарвина состоит в том, что он, с одной стороны, дал систематическое, полное для своего времени изложение доказательств эволюции, а с другой — предпринял успешную попытку вскрыть сущность эволюционного процесса, показав его движущие силы.

По Ч. Дарвину, в основе эволюции лежит взаимодействие таких природных явлений, как: 1) изменчивость; 2) наследственность; 3) борьба за существование; 4) естественный отбор; 5) расхождение признаков.

Вслед за некоторыми предшественниками Ч. Дарвин обращает внимание на выраженную изменчивость живых форм и отводит ей в эволюции важное место. Новое, внесенное им в представления об изменчивости, заключается в разграничении ненаследственных и наследственных изменений и утверждение первостепенной роли в процессе эволюции последних. Рассматривая вопрос о причинах изменений, Ч. Дарвин выделяет определенную и неопределенную изменчивость. Неопределенными изменениями он называет те, которые появляются у организмов внезапно, причем их направление у разных особей различно, и в этом смысле они случайны. Именно с такими изменениями связана эволюция. Определенная изменчивость вызывается воздействиями известной природы. Такие изменения не наследуются.



Ч. Дарвин (1809—1882)

Важная роль в эволюционном процессе отводится наследственности. Ч. Дарвин отмечает распространенность этого явления, приводит в доказательство фактический материал, известный в его время. Вместе с тем ему не удалось вскрыть законы наследственности. Опубликование известного исследования Г. Менделя в 1865 г. пришлось на период активной работы Ч. Дарвина над теорией эволюции, однако оно осталось неизвестным Ч. Дарвину, как и большинству его современников. Придавая большое значение неопределенным, случайным изменениям, Ч. Дарвин должен был объяснить факт целесообразной приспособленности организмов к среде обитания, закономерный характер изменений строения живых существ в процессе эволюции. Возникновение и закрепление новых разновидностей и видов при случайном характере первичной изменчивости Ч. Дарвин связал с явлением борьбы за существование и естественным отбором. Борьбу за существование Ч. Дарвин понимает в широком метафорическом смысле — это любая зависимость одного организма от другого или же от условий окружающей среды. Он выделяет три формы борьбы за существование. Конституциональная борьба зависит от варибельности конституции¹ организмов, что обуславливает разное соответствие их особенностям действия абиотических факторов среды, например климата. Межвидовая борьба происходит между организмами разных видов. Содержанием внутривидовой борьбы служит столкновение интересов особой одного вида. Борьбу за существование Ч. Дарвин связывает со стремлением организмов размножаться в геометрической прогрессии. Благодаря этой борьбе из огромного числа особей каждого вида, которое появляется на свет, до взрослого состояния доживает лишь незначительная часть, остальные же погибают в результате жизненной конкуренции, «борьбы за жизнь». Преимущества в борьбе обуславливают не только сохранение жизни особи, но и успех в оставлении потомства. Вследствие борьбы за существование в природе происходит естественный отбор. Под естественным отбором Ч. Дарвин понимал «переживание наиболее приспособленных» или же избирательное «сохранение полезных индивидуальных отличий или изменений и уничтожение вредных». Благодаря борьбе за существование и отбору в процессе эволюции накапливаются полезные, биологически целесообразные особенности строения организма. Борьба за существование и естественный отбор происходят в природе постоянно и приводят к появлению новых живых форм. Значительную роль в формировании Ч. Дарвиным концепции естественного отбора сыграли его наблюдения о значении искусственного отбора в происхождении пород домашних животных.

Представления об изменчивости, наследственности, борьбе за существование и естественном отборе как ведущих движущих силах эволюции Ч. Дарвин дополнил указанием на роль дивергенции,

¹ Конституция (от лат. *constitutio* — устройство) — совокупность морфологических и функциональных характеристик организма — выражается в определенном типе телосложения и других свойствах, например особенностях реакций на внешние воздействия.

расхождения признаков. По Ч. Дарвину виды с малой изменчивостью в силу ограниченных возможностей приспособиться к меняющимся условиям жизни обречены на вымирание. Напротив, наиболее уклоняющиеся от среднего уровня формы в пределах видов со значительной изменчивостью имеют высокие шансы на выживание вследствие ослабления конкуренции и освоения разнообразных экологических ниш. Особое значение принцип дивергенции имеет для объяснения эволюции и надвидовом уровне и возникновения родов, семейств, отрядов.

Эволюционная теория Ч. Дарвина открыла новую эру в биологии. Она подорвала основы метафизических, телеологических и теологических взглядов на природу и ее происхождение. Ф. Энгельс отмечал, что Дарвин «... нанес сильнейший удар метафизическому взгляду на природу, доказав, что весь современный органический мир, растения и животные, а, следовательно, также и человек, есть продукт процесса развития»¹. По оценке В. И. Ленина «Дарвин... впервые поставил биологию на вполне научную почву»². Познание законов эволюции, начавшееся с трудов Ч. Дарвина, расширяет горизонты науки и дает возможность осмыслить факты специальных биологических дисциплин, таких как морфология, зоология, физиология, биохимия, ботаника. В области практической биологии теория Ч. Дарвина указала путь к созданию естественной системы органического мира. Основанием к группированию организмов в такой системе служит их генеалогия, степень исторического, филогенетического родства.

7.1.7. Развитие дарвинизма в XIX веке

Эволюционная теория Ч. Дарвина была встречена современниками с большим интересом. Издание «Происхождения видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь» (1859) разошлось в первый же день его появления. Положения теории Ч. Дарвина вызвали ожесточенную критику со стороны тех, кто видел в них ниспровержение религиозных догм. В лице передовых естествоиспытателей того времени эволюционная теория нашла горячую поддержку. Значительную роль в утверждении дарвиновских идей сыграли публичные выступления и труды Т. Гексли (Англия), Аза Грея (США), Э. Геккеля (Германия), К. А. Тимирязева (Россия). Они способствовали проникновению дарвинизма в различные области науки о жизни, следствием чего явилось создание сравнительного метода в зоологии и эмбриологии. Результаты, полученные с помощью теории Ч. Дарвина, служили прежде всего укреплению самой эволюционной идеи. Дарвинизм составил теоретический фундамент развития палеонтологии, экологии, биогеографии. Не будет преувеличением сказать, что в течение более чем полувека мировая наука развивалась под непосредственным влиянием дарвинизма.

Наряду с пропагандой эволюционной теории предпринимались

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 19, с. 205.

² Ленин В. И. Полн. собр. соч., т. 1, с. 139.

попытки пересмотра определенных положений дарвинизма. Так, Э. Геккель¹, полностью принимая концепцию Ч. Дарвина о естественном отборе, одновременно признавал первостепенное значение определенной изменчивости. Он некритически объединял взгляды Ч. Дарвина и Ж. Б. Ламарка. Согласно Ламарку, эволюция происходит путем направленных и передающихся по наследству изменений организмов в ответ на прямое или косвенное действие среды. Согласно Дарвину, эволюция осуществляется в результате мелких, неопределенных изменений организмов, которые закрепляются естественным отбором.

Признание за естественным отбором исключительной роли в эволюции характерно для неodarвинизма. Видный представитель этого направления А. Вейсман (1834—1914) отвергал наличие внутренних, заложенных в природе живых существ факторов эволюции в виде «принципа градации» или «стремления к усовершенствованию» Ж. Б. Ламарка. Столь же негативно его отношение к наследованию благоприобретаемых признаков, служащих результатом упражнения или неупражнения органов. Главным фактором эволюции по Вейсману является естественный отбор, который и производит все видовые приспособления. Создав концепцию о неизменяемой зародышевой плазме и связав ее с половыми клетками, А. Вейсман видел источник новых наследственных изменений в смещении, перекombинации наследственных задатков гамет родителей в процессе полового размножения. Ограничивая изменчивость амфимиксисом, А. Вейсман отходит от понимания изменчивости как всеобщего свойства живых существ, чем принижает ее роль в эволюции. Борясь с «ламаркизмом», А. Вейсман очищал эволюционную теорию от идеализма, но отстаивая неизменяемость наследственных задатков, он способствовал возрождению метафизических взглядов.

Представители неоламаркизма считали, что естественный отбор не обеспечивает всех результатов эволюции, так как он не создает ничего нового. По К. Негели (1817—1891), в результате борьбы за существование и естественного отбора формируются физиологические особенности, тогда как морфологические признаки зависят от способности организмов совершенствоваться. К. Негели проводит аналогию между процессом индивидуального развития и эволюцией. Как в первом, так и во втором случае закономерное развитие от простого к сложному обуславливается внутренними причинами, т. е. свойствами изменяющегося живого вещества. Благодаря этим свойствам изменчивость организмов изначально происходит по определенным направлениям. К. Негели сводил закономерности исторического развития к физиологическим и механическим явлениям в организме, что типично для механоламаркизма. Еще одно неоламаркистское течение конца XIX века психоламаркизм (Э. Коп, 1840—1897) связывало историческое развитие с особой силой роста, специфичной для каждого вида организмов и

¹ Именно Э. Геккель вывел учение Ж. Б. Ламарка из забвения, рассмотрев его в книге «Общая морфология»; он первый поставил имя Ж. Б. Ламарка как автора эволюционной теории рядом с именем Дарвина

направляющей наследственную изменчивость. Для механо- и психомаркизма в одинаковой мере характерно признание изначальной целесообразности изменений живых существ в эволюции, что неизбежно приводит к идеализму в вопросах происхождения жизни и природы движущих сил исторического развития органического мира.

В XIX век уходит корнями мутационная теория эволюции русского ботаника С. И. Коржинского (1861—1900) и голландского ботаника Г. де Фриза (1848—1935). Согласно этой теории, образование новых видов происходит не путем постепенных изменений, а внезапно, скачкообразно, без промежуточных переходных форм. В качестве примера Г. де Фриз использовал наблюдения над энотерой — растением с выраженной способностью давать новые разновидности. Живой организм представлялся Г. де Фризу суммой независимых друг от друга наследственных единиц, а видообразование — чисто количественным процессом изменения этих единиц. Мутационная теория основывается на механистических представлениях о развитии, в ней принижена роль естественного отбора.

В истории эволюционной идеи, охватывающей период от первых догадок древних мыслителей до начала текущего столетия, выделяют следующие периоды: 1) непосредственно предшествовавший появлению теории Ч. Дарвина; 2) распространения дарвинизма; 3) критики и даже отрицания дарвиновских представлений о ходе эволюционного процесса. Первая половина XX века ознаменовалась выдающимися открытиями в области генетики, цитологии, физико-химической биологии и экологии. Положения эволюционной теории Ч. Дарвина осмысливались в свете механизмов наследственности и изменчивости, популяционной структуры вида, закономерностей существования и развития биогеоценозов и биосферы. В результате объединения достижений многих областей биологии родилась современная синтетическая теория эволюции (СТЭ). Центральное место в ней отводится учению о популяциях, а также анализу природы элементарного эволюционного материала и элементарных эволюционных факторов.

7.2. ПОНЯТИЕ О ВИДЕ

Видом называют совокупность особей, сходных по основным морфологическим и функциональным признакам, кариотипу, поведенческим реакциям, имеющих общее происхождение, заселяющих определенную территорию (ареал), скрещивающихся в природных условиях исключительно между собой и при этом производящих плодovitое потомство. Видовая принадлежность особи определяется по соответствию ее перечисленным критериям: морфологическому, физиологическому, цитогенетическому, этологическому, экологическому и др. Наиболее важный признак вида — полная генетическая (репродуктивная) изоляция, заключающаяся в нескрещиваемости особей данного вида с представителями других видов.

Со времен К. Линнея вид служит основной единицей систематики. Особое положение вида среди других систематических единиц (таксонов) обуславливается тем, что в этой группировке отдельные особи

существуют реально. В составе вида в природных условиях особь рождается, достигает половой зрелости и выполняет свою главную биологическую функцию — участвуя в репродукции, обеспечивает продолжение рода. В отличие от вида таксоны надвидового ранга, такие как род, отряд, семейство, класс, тип не являются ареной реальной жизни организмов. Выделение их в естественной системе органического мира отражает результаты предшествующих этапов исторического развития живой природы. Распределение организмов по надвидовым таксонам указывает на степень их филогенетического родства.

Важнейшим фактором объединения организмов в виды служит половой процесс. Представители одного вида, скрещиваясь друг с другом, обмениваются наследственным материалом, что ведет к рекомбинации в каждом поколении генов (аллелей), составляющих генотипы отдельных особей. В результате достигается нивелировка различий между организмами внутри вида и длительное сохранение основных морфологических, физиологических и прочих признаков, отличающих один вид от другого. Благодаря половому процессу происходит также объединение генов (аллелей), распределенных по генотипам разных особей, в общий генофонд (аллелофонд)¹ вида. Этот генофонд включает в себе весь объем наследственной информации, которым располагает вид на определенном этапе его существования.

Формулировка вида, приведенная выше, не может быть применена к агамным (некоторые микроорганизмы, сине-зеленые водоросли), самооплодотворяющимся и строго партеногенетическим организмам. Группировки таких организмов, эквивалентные виду, выделяют по сходству фенотипов, общности ареала, близости генотипов по происхождению. Практическое использование понятия «вид» даже у организмов с половым размножением нередко затруднено. Это обусловлено динамичностью видов, проявляющейся во внутривидовой изменчивости, «размытости» границ ареала, образовании и распаде внутривидовых группировок различного объема и состава (популяций, рас, подвидов). Динамичность видов является следствием действия элементарных эволюционных факторов.

7.3. ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИИ

В природных условиях организмы одного вида заселяют ареал неравномерно, отмечается чередование участков повышенной и пониженной концентрации особей (рис. 105). В результате вид распадается на группировки или популяции, соответствующие зонам более плотного заселения. Действительно, радиусы индивидуальной активности отдельных особей ограничены. Так, виноградная улитка (*Helix pomacea*) способна преодолеть расстояние в несколько десятков метров, ондатра (*Ondatra zibetica*) — в несколько сот метров, песец (*Alopex lagopus*) — в несколько сот километров. Благодаря этому размножение (репро-

¹ Объем генетической информации, которой располагает вид или популяция, обуславливается совокупностью наследственных задатков во всех аллельных формах. Таким образом, более полно объем наследственной информации отражает термин «аллелофонд», наиболее употребим — «генофонд».

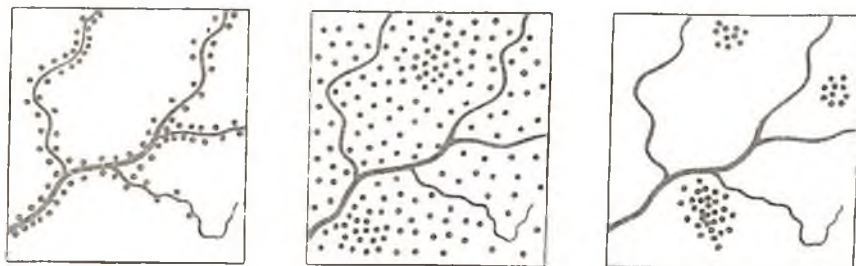


Рис. 105. Неравномерное распределение особей в пределах ареала вида.
 а — дендротопии, б, в — пятнистости или островной тип

дуктивные ареалы) в основном приурочено к территориям с повышенной плотностью организмов. Вероятность случайных скрещиваний (панмиксии), обуславливающая из поколения в поколение эффективную рекомбинацию генов, внутри «сгущений» оказывается выше, чем в зонах между ними и в среднем для вида. Таким образом, в репродуктивном процессе генофонд вида предоставлен генофондами популяций. Популяцией¹ называют группу особей одного вида, населяющих определенную территорию (ареал) достаточно долго (в течение многих поколений), в которой фактически осуществляется сравнительно высокий уровень панмиксии и которая в определенной степени отделена от других таких групп той или иной формой изоляции.

7.3.1. Экологические характеристики популяции

Экологически популяция характеризуется величиной, оцениваемой по занимаемой территории (ареалу) и численности особей с учетом возрастного и полового состава популяции. Размеры ареала зависят от «радиуса индивидуальной активности» организмов данного вида и особенностей природных условий на соответствующей территории. Численность особей в популяциях организмов разных видов варьирует. Так, количество стрекоз (*Leucorrhinia albifrons*) в популяции на одном из подмосковных озер достигало 30 000, тогда как численность популяции земляной улитки (*Succinea nemoralis*) оценивалась в 1000 экземпляров. Существуют минимальные значения численности, при которых популяция способна поддержать себя во времени, а сокращение численности ниже этого минимума приводит к вымиранию популяции. Величина популяции постоянно колеблется, что зависит от изменений экологической ситуации. Так, осенью благоприятного по кормовым условиям года популяция диких кроликов на одном из островов у юго-западной бережья Англии состояла из 10 000 особей. После холодной малокормной зимы число особей упало до 100. Возрастная структура популяций организмов разных видов варьирует в зависимости от продолжительности жизни, интенсивности размножения, возраста достижения половой зрелости. Половой состав популяций обуславлива-

¹ Определение справедливо для видов с половым размножением.

ется эволюционно закрепленными механизмами формирования первичного (на момент зачатия), вторичного (на момент рождения) и третичного (во взрослом состоянии) соотношения полов.

7.3.2. Генетические характеристики популяции

Генетически популяция характеризуется ее генофондом (аллелофондом), который представлен совокупностью аллелей, образующих генотипы организмов данной популяции. Генофонды природных популяций отличает наследственное разнообразие (генетическая гетерогенность или полиморфизм), генетическое единство, динамическое равновесие доли особей с разными генотипами.

Наследственное разнообразие связано с наличием в генофонде одновременно различных аллелей отдельных генов. Первично оно создается мутационным процессом. Мутации, будучи обычно рецессивными и не влияя на фенотипы гетерозиготных организмов, сохраняются в генофондах популяций в скрытом от естественного отбора состоянии. Накапливаясь, они образуют «резерв наследственной изменчивости». Благодаря комбинативной изменчивости этот резерв используется для создания в каждом поколении новых комбинаций аллелей. Объем такого резерва огромен. Так, при скрещивании организмов, различающихся по 1000 локусам¹, каждый из которых представлен десятью аллелями, количество вариантов генотипов достигает 10^{1000} , что превосходит число электронов во Вселенной. Генетическое единство популяции обуславливается достаточным уровнем панмиксии. В условиях случайного подбора скрещивающихся особей источником аллелей для генотипов организмов последовательных поколений является генофонд популяции.

В пределах генофонда популяции доля генотипов, содержащих разные аллели одного гена, при соблюдении некоторых условий из поколения в поколение не изменяется. Эти условия описываются основным законом популяционной генетики, сформулированным в 1908 г. английским математиком Дж. Харди и немецким врачом-генетиком Г. Вайнбергом. В популяции из бесконечно большого числа свободно скрещивающихся особей, в отсутствие мутаций, избирательной миграции организмов с различными генотипами и давления естественного отбора первоначальные частоты аллелей сохраняются из поколения в поколение. Допустим, что в генофонде популяции, удовлетворяющей описанным условиям, некий ген представлен аллелями A_1 и A_2 , обнаруживаемыми с частотой p и q . Соответственно, особи данной популяции образуют p гамет с аллелем A_1 и q гамет с аллелем A_2 . Если скрещивания происходят случайным образом, то доля половых клеток, соединяющихся с гаметами A_1 , равна p , а доля половых клеток, соединяющихся с гаметами A_2 , — q . Возникающее в результате описанного цикла размножения поколение F_1 образовано генотипами $A_1 A_1$, $A_1 A_2$, $A_2 A_2$, количество которых описывается как $(p + q)(p + q) = p^2 + 2pq + q^2$ (рис. 106). По достижении половой

¹ Число локусов (генов) у человека превышает эту цифру на 2—3 порядка.

зрелости особи A_1A_1 и A_2A_2 образуют по одному типу гамет — A_1 или A_2 — с частотой, пропорциональной числу организмов указанных генотипов (p^2 и q^2). Особи A_1A_2 образуют оба типа гамет с равной частотой ($\frac{2pq}{2}$). Таким образом, доля гамет A_1 в поколении F_2 составит:

$$p^2 + \frac{2pq}{2} = p^2 + p(1 - p) = p.$$

а доля гамет A_2 составит:

$$q^2 + \frac{2pq}{2} = q^2 + q(1 - q) = q.$$

Так как частоты гамет с разными аллелями в поколении F_1 в сравнении с родительским поколением не изменены, поколение F_2 будет представлено организмами с генотипами A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2 в том же соотношении: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Благодаря этому очередной цикл размножения произойдет при наличии p гамет A_1 и q гамет A_2 . Аналогичные расчеты можно провести для локусов с любым числом аллелей. В основе сохранения частот аллелей лежат статистические закономерности случайных событий в больших выборках.

Закон Харди — Вайнберга описывает условия генетической стабильности популяции. Популяция, генофонд которой не изменяется в ряду поколений, называется менделевской. Генетическая стабильность менделевских популяций ставит их вне процесса эволюции, так как в таких условиях приостанавливается действие естественного отбора. Выделение менделевских популяций имеет чисто теоретическое значение. В природе эти популяции не встречаются. В законе Харди — Вайнберга перечислены условия, закономерно изменяющие генофонды популяций. К указанному результату приводят, например, факторы, ограничивающие свободное скрещивание (панмиксию), такие, как конечная численность организмов в популяции, изоляционные барьеры, препятствующие случайному подбору брачных пар. Генетическая инертность преодолевается также благодаря мутациям, притоку в популяцию или оттоку из нее особей с определенными генотипами, отбору.

7.3.3. Место видов и популяций в эволюционном процессе

Учитывая общую адаптивную (приспособительную) направленность эволюции, виды, возникающие в результате этого процесса, представляют собой совокупности организмов, так или иначе приспособленных к определенной среде. Эта приспособленность сохраняется на протяжении длительного ряда поколений благодаря наличию в генофондах и передаче потомству при размножении соответствующей биологической информации. Из этого следует, что при мало

| | Гаметы | |
|--|-------------------------|-------------------------|
| | A_1 частота p | A_2 частота q |
| Сперматозоиды A_1 частота p | A_1A_1 p^2 | A_1A_2 pq |
| A_2 частота q | A_2A_1 pq | A_2A_2 q^2 |

Рис. 106. Закономерное распределение генотипов в ряду поколений в зависимости от частоты образования гамет разных типов. Закон Харди — Вайнберга. Объяснение в тексте.

меняющихся условиях обитания сохранность вида во времени зависит от стабильности, консерватизма его генофонда. С другой стороны, стабильные генофонды не обеспечивают выживания в случае изменения условий жизни в историческом развитии планеты. Такие генофонды дают меньше возможностей для расширения ареала вида и освоения новых экологических ниш в текущий исторический период. Популяционная структура вида позволяет совместить долговременность приспособлений, сформировавшихся на предшествующих этапах развития, с эволюционными и экологическими перспективами. Генофонд вида фактически распадается на генофонды популяций, каждый из которых отличается собственным направлением изменчивости. Популяции — это генетически открытые в рамках вида группировки организмов. Межпопуляционные миграции особей, сколь бы незначительными они не были, препятствуют углублению различий и объединяют популяции в единую систему вида. Однако в случае длительной изоляции, например пространственной, некоторых популяций от остальной части вида первоначально минимальные различия нарастают. В конечном итоге это приводит к генетической (репродуктивной) изоляции, что соответствует появлению нового вида. В эволюционный процесс непосредственно включены отдельные популяции, а завершается он образованием вида. Таким образом, популяция является элементарной эволюционирующей единицей, тогда как вид — качественным этапом эволюции, фиксирующим ее существенный результат.

7.4. ПРОЦЕСС ВИДООБРАЗОВАНИЯ.

ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Согласно синтетической теории эволюции элементарное эволюционное явление, с которого начинается видообразование, заключается в изменении генетического состава (генетической конституции или генофонда) популяции. События и процессы, способствующие преодолению генетической инертности популяций, приводящие к изменению их генофондов, называются элементарными эволюционными факторами. К ним относятся мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, естественный отбор.

7.4.1. Мутационный процесс

Изменения наследственного материала половых клеток в виде генных, хромосомных и геномных мутаций происходят постоянно. Особое место в этом процессе принадлежит генным мутациям, приводящим к возникновению серий аллелей и таким образом к разнообразию содержания биологической информации.

Влияние мутационного процесса на видообразование носит двоякий характер. Изменяя частоту одного аллеля по отношению к другому, он оказывает на генофонд популяции прямое действие. Еще большее значение имеет формирование за счет мутантных аллелей резерва наследственной изменчивости. Это создает условия для варьирования

аллельного состава генотипов организмов в последовательных поколениях путем комбинативной изменчивости. Благодаря мутационному процессу поддерживается высокий уровень наследственного разнообразия природных популяций. Совокупность аллелей, возникающих в результате мутаций, составляет исходный элементарный эволюционный материал, который используется в процессе видообразования как основа действия других элементарных эволюционных факторов.

Хотя отдельная мутация — событие редкое, общее число мутаций значительно. Допустим, что некая мутация возникает с частотой 1 на 100 000 гамет, количество локусов в геноме составляет 10 000, численность особей вида в одном поколении равна 100 млн., а каждая особь производит 1000 гамет. При таких условиях по всем локусам за поколение в генофонде вида произойдет 10^{10} мутаций. За среднее время существования вида, равное нескольким десяткам тысяч поколений, количество мутаций составит 10^{14} . Большинство мутаций первоначально оказывает на фенотип особей неблагоприятное действие, однако, будучи рецессивными, мутантные аллели обычно присутствуют в генофондах популяций в гетерозиготных по соответствующему локусу генотипах. Благодаря этому достигается тройственный положительный результат: 1) исключается непосредственное отрицательное влияние мутантного аллеля на фенотипическое выражение признака, контролируемого данным геном; 2) путем сохранения аллелей, не имеющих приспособительной ценности в настоящих условиях существования, но могущих приобрести такую ценность в будущем или при освоении новых экологических ниш, создается резерв наследственной изменчивости; 3) благодаря явлению гетерозиса (гибридной мощности) многие мутации, неблагоприятные по их прямому фенотипическому выражению, в гетерозиготном состоянии нередко повышают относительную жизнеспособность организмов. Хотя доля полезных мутаций мала, их абсолютное количество в пересчете на поколение или период существования вида может быть большим. Допустим, что одна полезная мутация приходится на миллион вредных. Тогда в рассмотренном выше примере среди 10^{10} мутаций за одно поколение 10^4 будут полезными. За время существования вида его генофонд обогатится 10^{7-8} полезными мутациями.

Мутационный процесс, выполняя роль элементарного эволюционного фактора, происходит постоянно на протяжении всего периода существования жизни, а отдельные мутации возникают многократно у разных организмов. Генофонды популяций испытывают непрерывное давление мутационного процесса. Это компенсирует высокую вероятность потери в ряду поколений единичной мутации.

7.4.2. Популяционные волны

Популяционными волнами или «волнами жизни» (С. С. Четвериков) называют периодические или аperiodические колебания численности организмов в природных популяциях. Это явление распространяется на все виды животных и растений, а также на микроорганизмы. Причины колебаний часто имеют экологическую природу. Так, размеры

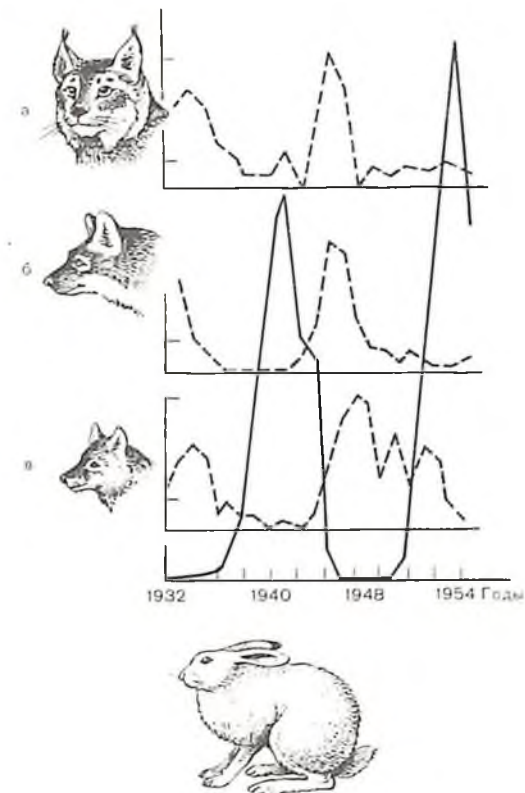


Рис. 107. Колебания численности особей в популяциях хищников и жертвы.

Пунктирная линия: а — рысь; б — лисица; в — волк; сплошная линия: заяц-беляк. Численность особей дана в процентах к минимальному из зарегистрированных значений, принятому за 100%.

разных видов варьируют. Так, для одной из зауральских популяций майских жуков отмечены изменения количества особей в 10^6 раз.

Изменение генофондов популяций происходит как на подъеме, так и на спаде популяционной волны. При росте численности организмов наблюдается слияние ранее разобщенных популяций и объединение их генофондов. Так как популяции по своему генетическому составу уникальны, в результате такого слияния возникают новые генофонды с измененными по сравнению с исходными частотами аллелей. В условиях возросшей численности интенсифицируются межпопуляционные миграции особей, что также способствует перераспределению аллелей.

Рост количества организмов сопровождается расширением занимаемой территории. На гребне популяционной волны некоторые группы особей выселяются за пределы ареала вида, оказываются в нетипичных условиях существования и испытывают действие новых факторов естественного отбора. Повышение концентрации особей в связи с

популяций «жертвы» (зайца) растут при ослаблении действия на них популяций «хищника» (рыси, лисицы, волка). Отмечаемое в этом случае увеличение кормовых ресурсов способствует росту численности хищников, что в свою очередь интенсифицирует истребление жертвы (рис. 107). Отдельные «вспышки» численности организмов некоторых видов, наблюдавшиеся в ряде регионов мира, были обусловлены деятельностью человека. В XIX—XX веках это наблюдалось в популяциях кроликов в Австралии, домовых воробьев в Северной Америке, канадской элоден в Евразии. В настоящее время существенно возросли размеры популяций домашней мухи, находящей прекрасную кормовую базу в виде разлагающихся пищевых отходов вблизи поселений человека. Напротив, численность популяций домовых воробьев в городах падает вследствие прекращения широкого использования лошадей. Масштабы колебаний численности организмов

ростом их численности усиливает внутривидовую борьбу за существование.

При спаде численности наблюдается распад крупных популяций. Возникающие малочисленные популяции характеризуются измененными генофондами. В условиях массовой гибели организмов редкие мутантные аллели могут быть генофондом вида потеряны. При сохранении редкого аллеля его концентрация в генофонде малочисленной популяции автоматически возрастает. На спаде «волны жизни» часть популяций, как правило, небольших по размерам, остается за пределами обычного ареала вида и, испытывая действие необычных условий жизни, вымирает. Иногда, благодаря благоприятному генетическому составу, такие популяции переживают период спада численности. Будучи изолированными от основной массы вида, существуя в необычной среде, они нередко служат родоначальниками новых видов.

Популяционные волны — это эффективный фактор преодоления генетической инертности природных популяций. Вместе с тем их действие на генофонды не является направленным, поэтому они, так же как и мутационный процесс, подготавливают эволюционный материал к действию других элементарных эволюционных факторов.

7.4.3. Изоляция

Ограничение свободы скрещиваний (панмиксии) организмов называют изоляцией. Снижая уровень панмиксии, изоляция приводит к увеличению доли близкородственных скрещиваний. Сопутствующая этому гомозиготизация усиливает особенности генофондов популяций, которые создаются вследствие мутаций, комбинативной изменчивости, популяционных волн. Препятствуя нивелировке межпопуляционных генотипических различий, изоляция служит необходимым условием сохранения, закрепления и распространения в популяциях генотипов повышенной жизнеспособности.

В зависимости от природы факторов ограничения панмиксии различают географическую и биологическую изоляцию. Географическая изоляция заключается в пространственном разобщении популяций благодаря особенностям ландшафта в пределах ареала вида — наличию водных преград для «сухопутных» организмов, участков суши для видов-гидробионтов, чередованию возвышенных участков и равнин. Ей способствует малоподвижный или неподвижный (у растений) образ жизни. Так, на Гавайских островах популяции наземных улиток занимают долины, разделенные невысокими гребнями, преодоление которых моллюсками затрудняет сухость почвы и редколесье. Выраженная, хотя и не полная изоляция в течение многих поколений привела к ощутимым различиям фенотипов улиток из разных долин. В горах острова Оаху, например, один из видов улиток (*Achatinella mustelina*) представлен более чем сотней рас, выделяемых по морфологическим признакам. Пространственная изоляция может быть и при отсутствии видимых физико-географических барьеров. Причины ее в таком случае кроются в ограниченных «радиусах индивидуальной активности». Так, у «береговой» рыбы бельдюги (*Zoarces viviparus*) в

зависимости от места обитания (устье или конец фиорда) уменьшается число позвонков и лучей некоторых плавников. Сохранение изменчивости объясняется оседлым образом жизни бельдюги. Такая изменчивость наблюдается и у подвижных видов животных, например перелетных птиц с гнездовым консерватизмом. Так, молодежь ласточек возвращается с зимовки на место своего рождения и гнездится в радиусе до 2 км от материнского гнезда, поэтому скрещивания у ласточек ограничиваются группой близко селящихся особей. В отличие от разделения барьерами эту разновидность изоляции обозначают как разделение расстоянием.

Биологическая изоляция возникает вследствие внутривидовых различий организмов и имеет несколько форм. К экологической изоляции приводят особенности окраски покровов или состава пищи, размножение в разные сезоны, у паразитов — использование в качестве хозяина организмов разных видов. Так, в Молдавии есть две несмешивающихся популяции мышей — желтогорлая лесная мышь и степная. Фактором разделения их служит состав пищи. Разобшение популяций способствовало выявлению и усилению особенностей фенотипа степных мышей — они мельче и имеют иную форму черепа. В описанном примере экологическая изоляция дополняется территориальной. Сезонные расы, выделяемые по месту и времени икрометания, описаны у лососевых, осетровых, карповых рыб. Длительная экологическая изоляция способствует дивергенции популяций вплоть до образования новых видов. Так, предполагают, что человеческая и свиная аскариды, морфологически сходные, произошли от общего предка. Их расхождению, согласно одной из гипотез, способствовал запрет на употребление человеком в пищу свиного мяса, который по религиозным соображениям распространялся длительное время на значительные массы людей. Экологическая изоляция существует благодаря нюансам ритуала ухаживания, окраски, запахов, «пения» самок и самцов из разных популяций. Так, подвиды шеглов — седоголовый (*Carduelis carduelis carduelis*) и черноголовый (*C. s. brevirostris*) имеют выраженные отметины на голове. Серые вороны (*Corvus corone corone*) из крымской и североукраинской популяций, внешне неразличимые, отличаются карканьем. При физиологической изоляции препятствием к скрещиванию служат различия в структуре органов размножения или просто разница в размерах тела. У растений к этой форме изоляции ведет приспособление цветка к определенному виду опылителей.

Описанные формы изоляции, особенно в начальный период их действия, снижают, но не исключают полностью межпопуляционные скрещивания. Генетическая изоляция создает более жесткие, иногда непреодолимые барьеры скрещивания. Она заключается в несовместимости гамет, гибели зигот непосредственно после оплодотворения, стерильности или малой жизнеспособности гибридов.

Иногда разделение популяций начинается именно с генетической изоляции, к которой приводят полиплоидия или массивные хромосомные перестройки, резко изменяющие хромосомные наборы гамет мутантов по сравнению с исходными формами. Полиплоидия распространена среди растений (рис. 108). Разные виды плодовой мухи



Рис. 108. Растения и выборы хромосом в соматических клетках *Solanum nigricum* а — 36, б — 72, в — 108, г — 144 хромосомы.



Рис. 109. Сниженная жизнеспособность гибридов как фактор разделения популяции серой и черной вороны.

1 — ареал серой вороны; 2 — ареал черной вороны.

нередко различаются хромосомными перестройками. Гибриды от скрещивания близкородственных форм со сниженной жизнеспособностью известны для серой и черной ворон. Указанный фактор изолирует популяции этих птиц в Европе (рис. 109). Чаше генетическая изоляция развивается вторично вследствие углубления морфологических различий организмов из популяций, длительно разобшенных другими формами изоляции. В первом случае генетическая изоляция предшествует дивергенции признаков и начинает процесс видообразования, во втором — она его завершает.

Изоляция в процессе видообразования взаимодействует с другими элементарными эволюционными факторами. Она усиливает генотипические различия, создаваемые мутационным процессом и генетической комбинаторикой. Возникающие благодаря изоляции внутривидовые группировки отличаются по генетическому составу и испытывают неодинаковое давление отбора.

7.4.4. Естественный отбор

В популяции организмов, размножающихся половым способом, существует большое разнообразие генотипов и, следовательно, фенотипов. Благодаря индивидуальной изменчивости в условиях конкретной среды обитания приспособленность разных генотипов (фенотипов) различна. В эволюционном контексте приспособленность определяют как произведение жизнеспособности в данной среде, обуславливающей большую или меньшую вероятность достижения репродуктивного возраста, на репродуктивную способность особи. Различия между организмами по приспособленности, оцениваемой по передаче аллелей следующему поколению, выявляются в природе с помощью естественного отбора. Главный результат отбора заключается не просто в выживании более жизнеспособных особей, а в относительном вкладе таких особей в генофонд дочерней популяции.

Необходимой предпосылкой отбора служит борьба за существование — конкуренция за пищу, жизненное пространство, партнера для спаривания. Естественный отбор происходит на всех стадиях онтогенеза организмов и обеспечивает в конечном итоге дифференциальное (избирательное) воспроизведение (размножение) генотипов. Благодаря естественному отбору аллели (признаки), повышающие выживаемость и репродуктивную способность, накапливаются в ряду поколений, изменяя генетический состав популяций в биологически целесообразном направлении. В природных условиях естественный отбор осуществляется исключительно по фенотипу. Отбор генотипов происходит вторично через отбор фенотипов, которые отражают генетическую конституцию организмов.

Как элементарный эволюционный фактор естественный отбор действует в популяциях. Популяция является полем действия, отдельные особи — объектами действия, а конкретные признаки — точками приложения отбора.

Эффективность отбора по качественному и количественному изменению генофонда популяции зависит от величины давления и

направления его действия. Величина давления выражается коэффициентом отбора (S), который характеризует интенсивность элиминации из репродуктивного процесса или сохранения, соответственно, менее или более приспособленных форм по сравнению с формой, принятой за стандарт приспособленности. Так, если некий локус представлен аллелями A_1 и A_2 , то популяция по глотипам делится на 3 группы: $A_1 A_1$; $A_1 A_2$; $A_2 A_2$. Обозначим приспособленность этих глотипов W_0 , W_1 , W_2 . Выберем в качестве стандарта первый глотип, относительная приспособленность которого максимальна и равна 1. Тогда приспособленности других глотипов составят доли этого стандарта:

$$\text{или } \frac{W_0}{W_0} = 1, \quad \frac{W_1}{W_0} = 1 - S_1, \quad \frac{W_2}{W_0} = 1 - S_2.$$

Величины S_1 и S_2 означают пропорциональное снижение в очередном поколении воспроизводства глотипов $A_1 A_2$ и $A_2 A_2$ сравнительно с глотипом $A_1 A_1$.

Отбор особенно эффективен в отношении доминантных аллелей при условии их полного фенотипичного проявления. Он идет медленно в отношении рецессивных аллелей и при неполном доминировании. На эффективность отбора влияет исходная концентрация аллеля в генофонде. При низких и высоких концентрациях отбор происходит медленно. Изменение доли доминантного аллеля в сравнении с рецессивным при коэффициенте отбора 0,01 приведено в табл. 22.

Таблица 22. Возрастание частоты доминантного аллеля в сравнении с рецессивным при коэффициенте отбора 0,01

| Возрастание, % | Число поколений |
|----------------|-----------------|
| 0,1—1 | 250 |
| 1—50 | 500 |
| 50—98 | 5 000 |
| 98—99,9 | 90 000 |

В теории, упрощая ситуацию, допускают, что отбор действует на глотипы благодаря различиям в адаптивном значении отдельных аллелей. В реальности приспособительная ценность глотипов зависит от действия и взаимодействия всей совокупности генов. Оценка величины давления отбора по изменению концентрации конкретных аллелей технически часто невыполнима. Поэтому расчет проводят по изменению концентрации организмов определенного фенотипа. Пусть в популяции присутствуют организмы двух фенотипических классов A и B в отношении $\frac{C_A}{C_B} = U_1$. Вследствие различий по приспособленности происходит естественный отбор, который изменяет соотношение

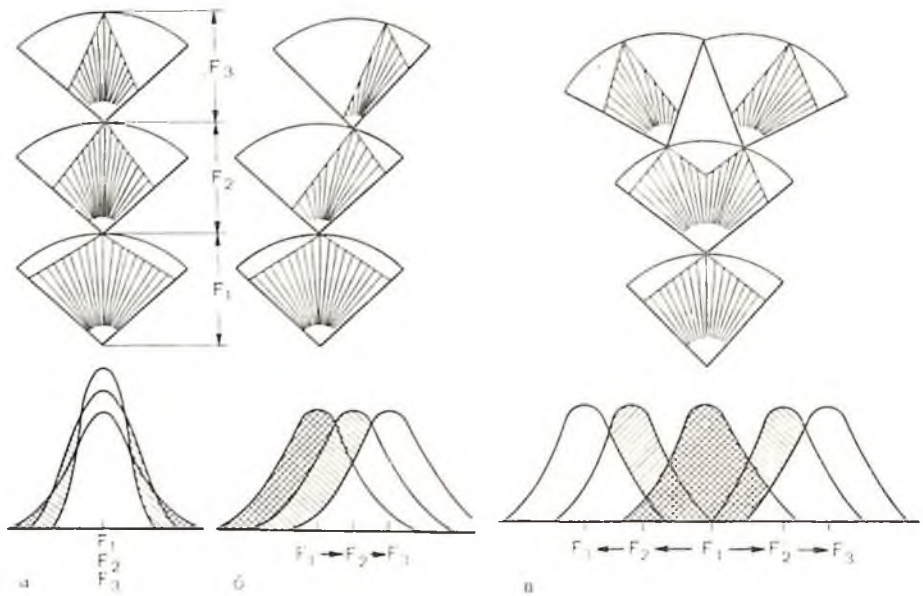


Рис. 110. Формы естественного отбора.

а — стабилизирующая; б — движущая; в — дизруптивная; F_{1-3} — последовательные поколения особей.

особей с фенотипами A и B . В следующем поколении оно станет: $\frac{C_A^1}{C_B^1} = U_2 = U_1(1 + S)$, где S — коэффициент отбора. Отсюда $S = \frac{U_2}{U_1} - 1$. При селективном преимуществе фенотипов A $U_2 > U_1$, а $S > 0$. При селективном преимуществе фенотипов B $U_2 < U_1$ и $S < 0$. Если приспособленность фенотипов A и B сопоставима и $U_2 = U_1$, то $S = 0$. В рассмотренном примере при $S > 0$ отбор сохраняет в популяции фенотипы A и элиминирует фенотипы B , при $S < 0$ имеет место обратная тенденция. Отбор, сохраняющий определенные фенотипы, по своему направлению является положительным, тогда как отбор, устранивший фенотипы из популяции, — отрицательным.

В зависимости от результата различают стабилизирующую, движущую и дизруптивную формы естественного отбора (рис. 110). Стабилизирующий отбор сохраняет в популяции средний вариант фенотипа или признака. Он устраняет из репродуктивного процесса фенотипы, уклоняющиеся от сложившейся адаптивной «нормы», приводит к преимущественному размножению типичных организмов. Так, сотрудник одного из университетов США подобрал после снегопада и сильного ветра 136 оглушенных воробьев (*Passer domesticus*). 72 выживших воробья имели крылья средней длины, тогда как 64 погибших птицы были либо длиннокрылыми, либо короткокрылыми. Стабилизирующая форма соответствует консервативной роли естественного отбора. При относительном постоянстве условий среды благодаря этой форме сохраняются результаты предшествующих этапов эволюции.

Движущий отбор обуславливает прогрессивное изменение фенотипа в определенном направлении, что проявляется в сдвиге средних значений отбираемых признаков в сторону их усиления или ослабления. Примером такого отбора служит замещение в популяции крабов (*Carcinus maenas*) животных с широким головогрудным щитком на животных с узким щитком в связи с увеличением количества ила (гавань Плимут, Англия). При смене условий обитания благодаря этой форме отбора в популяции закрепляется фенотип, более соответствующий среде.

Дизруптивный отбор сохраняет несколько разных фенотипов с равной приспособленностью. Он действует против особей со средним или промежуточным значением признаков. Так, в зависимости от преобладающего цвета почвы виноградные улитки (*Cerata nemoralis*) имеют раковины коричневой, желтой, розовой окраски. Дизруптивная форма отбора «разрывает» популяцию по определенному признаку на несколько групп. Она поддерживает в популяции состояние генетического полиморфизма.

В зависимости от формы отбор сокращает масштабы изменчивости, создает новую или сохраняет прежнюю картину разнообразия. Как и другие элементарные эволюционные факторы естественный отбор вызывает изменения в соотношении аллелей в генофондах популяций. Особенность его действия состоит в том, что эти изменения направлены. Отбор приводит генофонды в соответствие с критерием приспособленности, осуществляет обратную связь между изменениями генофонда и условиями обитания, накладывает на эти изменения печать биологической целесообразности (полезности). Естественный отбор действует совместно с другими эволюционными факторами. Поддерживая генотипическое разнообразие особей в ряду поколений, мутационный процесс, популяционные волны, комбинативная изменчивость создают для него необходимый материал.

Естественный отбор нельзя рассматривать как «сито», сортирующее генотипы по приспособленности. В эволюции ему принадлежит творческая роль. Исключая из репродукции генотипы с малой приспособительной ценностью, сохраняя благоприятные генные комбинации разного достоинства, он преобразует картину генотипической изменчивости, складывающуюся первоначально под действием случайных факторов, в биологически целесообразном направлении. Результатом творческой роли отбора служит процесс органической эволюции, идущей в целом по линии прогрессивного усложнения морфофизиологической организации, а в отдельных ветвях — по пути специализации.

7.4.5. Пути и способы видообразования

Процесс образования видов осуществляется в результате взаимодействия элементарных эволюционных факторов. Видообразование в типичных случаях заключается в разделении первоначально единого вида на два или более новых в связи с возникновением межпопуляционных изоляционных барьеров и углублением различий под действием естественного отбора вплоть до генетической изоляции. Такой процесс,

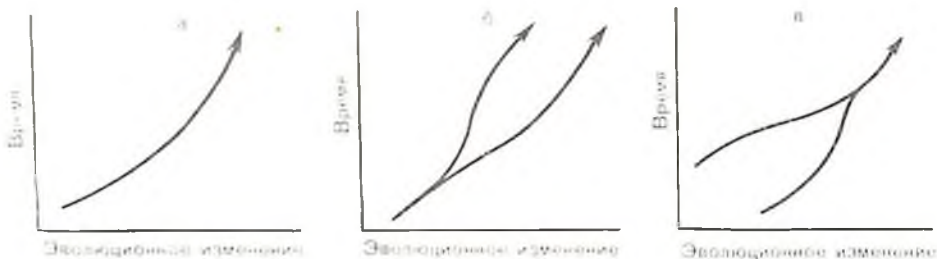


Рис. 111. Основные способы видообразования.

а — филитическое, б — дивергентное (истинное), в — путем гибридизации

ведущий к увеличению количества видов, называется истинным видообразованием. Выделяется также филитическое видообразование, которое заключается в постепенном превращении во времени одного вида в другой, что наблюдается при изменении условий во всем ареале. Известны примеры видообразования путем гибридизации. Перечисленные способы видообразования схематически изображены на рис. 111.

Существуют аллопатрический и симпатрический пути образования видов. При аллопатрическом видообразовании, называемом также географическим, препятствия к скрещиванию первично обусловлены пространственной изоляцией популяций, а генетическая изоляция развивается вторично. Так, некогда в Австралии существовал один вид попугайчиков рода *Pachycephala*. В засушливый период единый ареал разделился на западную и восточную зоны, и со временем особи двух популяций приобрели морфофизиологические различия, которые исключили скрещивания, когда ареал вновь стал общим. Произошло образование из одного предкового вида двух новых. При симпатрическом видообразовании новый вид образуется внутри ареала исходного вида, и изоляция с самого начала является генетической. Такое положение создается в результате полиплоидии вследствие нарушений нормального хода мейоза, крупных хромосомных перестроек, межвидовой гибридизации. Аллопатрическое видообразование происходит медленно и дает виды, как правило, отличающиеся по морфофизиологическому критерию от вида-родоначальника. Симпатрический путь видообразования относительно быстрый и в результате него образуются виды, близкие к исходному по морфофизиологическим показателям. Большинство видов, особенно животных, возникает аллопатрическим путем. Симпатрическое видообразование на основе полиплоидии характерно для растений. Так, разные виды пшениц составляют ряд с наборами 14, 28, 42 хромосомы. В клетках дикого хлопчатника 26 хромосом, а культурного — 52. Культурная слива возникла путем гибридизации терна с алычой. Примером гибридного вида служит рябинокизильник, распространенный в лесах южной Якутии. Симпатрический путь видообразования у паразитов часто связан с освоением популяций новых хозяев.

7.4.6. Генетико-автоматические процессы (дрейф генов)

Мутации и комбинативная изменчивость, периодические колебания численности организмов, изоляция изменяют генофонды популяций случайным образом. Их действие совместно с естественным отбором в процессе видообразования придает биологической изменчивости в целом приспособительный характер. Выполнению отбором упорядочивающей роли препятствуют изменения концентрации аллелей, зависящие от случайных причин, которые обуславливают преимущественное размножение генотипов вне связи с их адаптивной ценностью. Динамика концентрации аллелей в генофондах последовательных поколений носит статистический характер, поэтому размах случайных колебаний частот аллелей увеличивается по мере сокращения численности популяции.

Расчеты показывают, что при воспроизведении 5000 потомков родительской популяцией с частотой некоего аллеля $p=0,50$ в 99,994% вариантов дочерних популяций колебания концентрации этого аллеля в силу случайных причин (в отсутствии отбора по этому аллелю) не выйдут за пределы 0,48—0,52. Если же родительская популяция мала и воспроизводит 50 потомков, то диапазон случайных колебаний концентрации наблюдаемого аллеля в том же проценте вариантов дочерних популяций составит 0,30—0,70. Случайные, не обусловленные действием естественного отбора колебания частот аллелей называют генетико-автоматическими процессами или дрейфом генов.

При значительном размахе колебаний в последовательных поколениях создаются условия для потери популяцией некоторых аллелей и закрепления других. В результате происходит гомозиготизация особей и затухание изменчивости. Предположим, что популяция состоит из четырех особей и имеет аллель с частотой $p=0,125$. Это означает, что указанный аллель присутствует в генофонде в единственном экземпляре у одной из особей, гетерозиготной по соответствующему локусу.

Любое случайное стечение обстоятельств, исключаящее такую особь из размножения, приведет к утрате аллеля и генофонд дочерней популяции будет его лишен. Вероятность утраты составит $1/2$ в случае одного, $1/4$ — двух, $1/8$ — трех потомков у данной особи. В популяции из 4000 организмов при $p=0,125$ минимум 500 особей имеют соответствующий аллель, причем в гомозиготном состоянии. Вероятность исключения всех этих особей из размножения в силу случайных обстоятельств ничтожно мала, что гарантирует переход аллеля в генофонд следующего поколения и его сохранение.

Дрейф генов обуславливает утрату ($p=0$) или фиксацию ($p=1$) аллелей в гомозиготном состоянии у всех членов популяции вне связи с их адаптивной ценностью. Он играет важную роль в формировании генофондов малочисленных групп организмов, изолированных от остальной части вида.

7.4.7. Наследственный полиморфизм природных популяций. Генетический груз

Процесс видообразования путем естественного отбора создает разнообразие живых форм, приспособленных к условиям обитания. Как удастся совместить эти два результата? Среди разных генотипов, возникающих в каждом поколении благодаря резерву наследственной изменчивости и генетической комбинаторике, лишь ограниченное их число обуславливает максимальную приспособленность к конкретной среде. Можно предположить, что дифференциальное воспроизведение этих генотипов в конце концов приведет к тому, что генофонды популяций будут представлены лишь «удачными» аллелями и их комбинациями. В итоге произойдет затухание наследственной изменчивости и повышение степени гомозиготности генотипов. В природных популяциях, однако, наблюдается противоположное состояние — большинство организмов высоко гетерозиготно. Отдельные особи гетерозиготны по разным локусам, что повышает суммарную гетерозиготность популяции. Так, методом электрофореза на 126 особях рачка *Euphausia superba*, представляющего главную пищу китов в антарктических водах, изучали 36 локусов, кодирующих первичную структуру ряда ферментов. По 15 локусам изменчивость отсутствовала, 21 локус имел по 3—4 аллельные формы. В целом в этой популяции рачков 58% локусов были гетерозиготными и имели по два и более аллелей. В среднем каждая особь имела 5,8% гетерозиготных локусов. Средняя степень гетерозиготности у растений составляет 17%, беспозвоночных — 13,4%, позвоночных — 6,6%. У человека этот показатель равен 6,7%. Столь высокую степень гетерозиготности нельзя объяснить только мутациями в силу их относительной редкости.

Наличие в популяции нескольких генетических форм (генотипов) в состоянии длительного равновесия в концентрации, превышающей по наиболее редкой форме 1%¹, называют полиморфизмом. Наследственный полиморфизм создается мутациями и комбинативной изменчивостью. Он поддерживается естественным отбором и бывает адаптационным и гетерозиготным (балансированным). Адаптационный полиморфизм возникает, если в различных, но закономерно изменяющихся условиях жизни отбор благоприятствует разным генотипам. Так, в популяциях двухточечных божьих коровок (*Adalia bipunctata*) при уходе на зимовку преобладают черные жуки, а весной красные (рис. 112). Это происходит потому, что красные формы лучше переносят холод, а черные интенсивнее размножаются в летний период. Балансированный полиморфизм возникает, если отбор благоприятствует гетерозиготам в сравнении с рецессивными и доминантными гомозиготами. Так, в экспериментальной численно равновесной популяции мух (*Drosophila melanogaster*), содержащей сначала много мутантов с более темными телами (рецессивная мутация *ebony*), концентрация последних быстро падала, пока не стабилизировалась на уровне 10%

¹ Уровень наследственного разнообразия, для поддержания которого достаточно мутационного процесса.

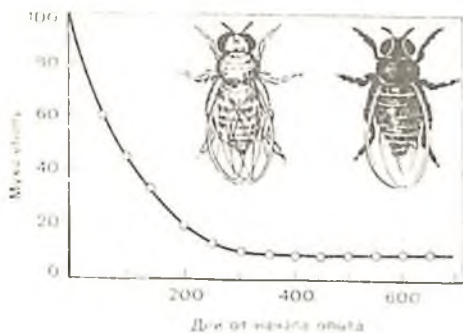


Рис. 113. Сбалансированный полиморфизм по локусу окраски тела в экспериментальной популяции плодовых мух. Справа — мутантная муха с черной окраской тела, слева — серая муха (дикий тип).

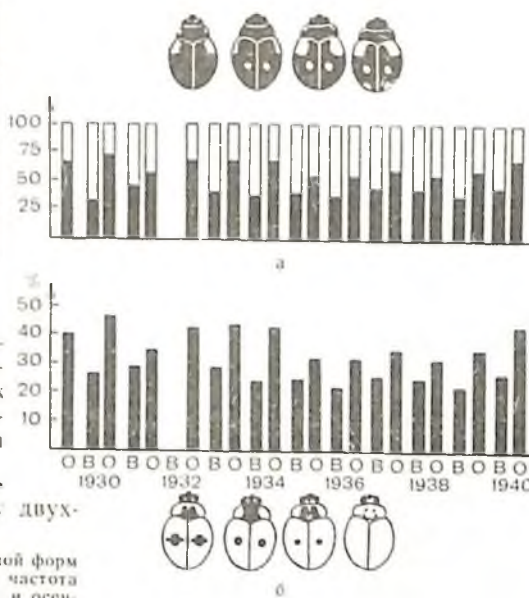


Рис. 112. Адаптивный полиморфизм у двухточечных божьих коровок.

а — соотношение черной (заштриховано) и красной форм при осеннем (В) и весеннем (О) сборе; б — частота доминантного аллеля черной окраски в весенней и осенней популяциях.

(рис. 113). Анализ показал, что в созданных условиях гомозиготы по мутации ebony и гомозиготы по аллелю дикого типа менее жизнеспособны, чем гетерозиготные мухи. Это и создает состояние устойчивого полиморфизма по соответствующему локусу.

Явление селективного преимущества гетерозигот называется сверхдоминантностью. Механизмы положительного отбора гетерозигот различны. Общим правилом является зависимость интенсивности отбора от частоты соответствующего фенотипа (генотипа). К примеру, рыбы, птицы, млекопитающие предпочитают обычные фенотипические формы добычи, «не замечая» редкие, а самцы относительно редких генотипов могут повышать конкурентоспособность за самок. Селективное преимущество гетерозигот обусловливается также явлением гетерозиса. Повышенная жизнеспособность межлинейных гибридов отражает, по-видимому, результат взаимодействия аллельных и неаллельных генов в системе генотипа в условиях гетерозиготности по многим локусам. Гетерозис наблюдается в отсутствие фенотипического проявления рецессивных аллелей. Это сохраняет скрытыми от естественного отбора неблагоприятные и даже летальные рецессивные мутации.

В силу разнообразия факторов среды обитания естественный отбор действует одновременно по многим направлениям, а его конечный результат зависит от соотношения интенсивности разных векторов отбора. Так, высокая концентрация полулетального аллеля серповидной формы эритроцитов человека в определенных районах земного шара поддерживается благодаря наложению на отрицательный отбор по этому аллелю интенсивного положительного контротбора по

суммарной приспособленности в условиях высокой заболеваемости тропической малярией. Конечный результат естественного отбора в популяции зависит от наложения многих векторов отборов и контр-отборов, благодаря чему достигается одновременно и стабилизация генофонда, и поддержание неселективного разнообразия.

Балансированный полиморфизм придает популяции ряд ценных свойств, что определяет его биологическое значение. Генетически разнородная популяция осваивает более широкий спектр условий жизни, использует среду обитания более эффективно. В ее генофонде накапливается больший объем резервной наследственной изменчивости. В результате она приобретает эволюционную гибкость и может, изменяясь в том или ином направлении, компенсировать колебания среды в ходе исторического развития.

В генетически полиморфной популяции из поколения в поколение рождаются организмы разных генотипов, приспособленность которых к условиям среды неодинакова. В каждый момент жизнеспособность такой популяции ниже уровня, который был бы достигнут при наличии в ней лишь наиболее «удачных» генотипов. Величина, на которую приспособленность реальной популяции отличается от приспособленности идеальной популяции из «лучших» генотипов, возможных при данном генофонде, называется генетическим грузом. Он представляет собой своеобразную плату за экологическую пластичность и эволюционные перспективы. Генетический груз служит неизбежным следствием генетического полиморфизма.

7.4.8. Адаптации организмов к среде обитания

Наряду с общей приспособленностью, зависящей от генотипа в целом и измеряемой успехом в размножении, в процессе эволюции возникают приспособления или адаптации для решения организмом экологических задач, предъявляемых средой обитания. Отдельные адаптации — это постоянно возникающие в процессе развития жизни, изменяющиеся, совершенствующиеся, иногда исчезающие эволюционно обусловленные приспособления к конкретным факторам среды. В результате выработки адаптаций достигается состояние адаптированности или соответствия морфологии, физиологии, поведения организмов занимаемым ими экологическим нишам, которые представляют собой всю совокупность условий среды и образа жизни данного организма.

Процесс выработки адаптаций происходит постоянно и в него вовлечены многие признаки организма. Эволюция птиц от рептилий включала, например, последовательные изменения костей, мышц, покровов, конечностей. Увеличение грудины, перестройка гистологической структуры костей, придавшая им наряду с прочностью легкость, развитие оперения, обусловившего лучшие аэродинамические свойства и терморегуляцию, превращение пары конечностей в крылья, обеспечило решение проблемы полета. У некоторых представителей птиц впоследствии развились приспособления к наземному или водному образу жизни (страус, пингвин), при этом вторичные адаптации захватили

также ряд признаков. Пингвины, например, сменили крылья на плавники, а их покровы стали водонепроницаемыми.

Одна экологическая задача может решаться путем выработки разных адаптаций. Так, средством термоизоляции у медведей, песцов служит густой мех, а у китообразных — жировой подкожный слой.

Адаптации возникают в ответ на конкретную экологическую задачу, поэтому они всегда относительны. Относительность адаптаций заключается в ограниченности их приспособительного значения определенными условиями обитания. Так, приспособительная ценность пигментированности бабочек березовых пядениц по сравнению со светлыми формами очевидна лишь на закопченных стволах деревьев. Приведенный пример показывает также, что о степени адаптивности признака можно судить, лишь сравнив два его разных состояния.

Приспособление образуется только при наличии в генофонде вида наследственной информации, способствующей изменению структур и функций в требуемом направлении. Так, млекопитающие и насекомые используют для дыхания, соответственно, легкие и трахеи, которые развиваются из разных зачатков под контролем разных генов. Нередко основу нового приспособления составляет предшествующая структура, которая выполняла другие функции, но изменилась в таком направлении и до такой степени, что смогла взять на себя новые функции. Наличие структур, способных расширить или изменить круг функций, называется преадаптацией. Так, некогда у рыб, обитавших в мелководных водоемах со стоячей и бедной кислородом водой, появились полые выросты в передней части пищевода и мускулистые плавники. Первая структура способствовала решению задачи дыхания, а вторая — перемещения по грунту, и позволила некоторым рыбам покидать на время водоемы. Первоначально такие выходы совершались, видимо, в дождливые дни или влажные ночи. Именно так делает в настоящее время американский сомик-кошка (*Ictalurus nebulosus*). Впоследствии эти структуры развились в легкие и конечности наземных животных. К адаптации иногда приводит новая мутация, которая, включившись в систему генотипа, изменяет фенотип в направлении более эффективного решения экологических задач. Этот путь возникновения адаптаций называется комбинативным.

Есть несколько классификаций адаптаций. По механизму действия выделяют приспособления пассивной защиты (высокая плодовитость, покровительственная, отпугивающая окраска), активной защиты, перемещения и добывания пищи (совершенствование аппарата движения, нервной системы, органов чувств, развитие средств нападения у хищных), к общественному образу жизни (разделение «труда» у пчел), к сожительству с другими организмами (симбиоз, паразитизм). В зависимости от характера изменения различают адаптации с усложнением или упрощением морфофизиологической организации. Последние типичны для паразитов. По масштабу приспособления делят на специализированные и общие. С помощью специализированных адаптаций организм решает конкретные задачи в узколокальных условиях жизни вида. К примеру, особенности строения языка муравьеда обеспечивают питание муравьями. Общие адаптации позволяют решать многие

задачи в широком спектре условий среды. К ним относятся внутренний скелет позвоночных и наружный членистоногих, гемоглобин как переносчик кислорода и др. Такие адаптации способствуют освоению разнообразных экологических ниш, обеспечивают значительную экологическую и эволюционную пластичность и обнаруживаются у представителей крупных таксонов организмов. Так, первичный роговой покров предковых форм рептилий в процессе исторического развития дал покровы современных рептилий, птиц, млекопитающих. Масштаб приспособления выявляется в ходе эволюции той группы организмов, у которой оно возникло впервые.

7.4.9. Происхождение биологической целесообразности

Биологическая целесообразность организации живых существ проявляется в гармонии между морфологией, физиологией, поведением организмов разных видов и средой их обитания. Она заключается также в удивительной согласованности строения и функций отдельных частей и систем самого организма. Сторонники теологического объяснения происхождения жизни видели в биологической целесообразности проявление мудрости творца природы. Телеологическое объяснение биологической целесообразности исходит из принципа «конечной цели», согласно которому жизнь развивается направленно в силу внутренне присущего стремления к известной цели. Со времен Ж. Б. Ламарка существуют гипотезы, связывающие биологическую целесообразность с принципом адекватного ответа организмов на изменения во внешних условиях и наследованием таких «благоприобретенных признаков». Убедительным аргументом в пользу целесообразности изменений под влиянием среды долго признавался факт «привыкания» микроорганизмов к лекарственным препаратам — сульфаниламидам, антибиотикам. Опыт В. и Э. Ледербергов показал, что это не так. Схема опыта приведена на рис. 114. В чашке Петри на поверхности твердой питательной среды микроб образует колонии (1). Специальным штампом (2) отпечаток всех колоний перенесли на среду со смертельной дозой антибиотика (3). Если в этих условиях выростала хоть одна колония, то она происходила от колонии микробов, также устойчивых к данному препарату. В отличие от других колоний первой чашки Петри (4) она давала рост в пробирке с антибиотиком (5). Если число исходных колоний было велико, то среди них, как правило, находилась и устойчивая. Таким образом, речь идет не о направленном приспособлении микроба, а о состоянии преадаптации, которое обусловлено наличием в геноме микроорганизма аллеля, блокирующего действие антибиотика. В одних случаях «устойчивые» микробы синтезируют фермент, разрушающий лекарственное вещество, в других — стенка клетки становится непроницаемой для препарата. Появлению штаммов микроорганизмов, устойчивых к лекарственным препаратам, способствует неправильная тактика врачей, которые, желая избежать побочных эффектов, назначают низкие, сублетальные дозы лекарств. Также можно объяснить появление форм, резистентных к ядам, среди насекомых и млекопитающих — среди мутантных организмов нахо-

дится устойчивая форма, которая подвергается положительному отбору в условиях действия отравляющего вещества. Например, устойчивость крыс к варфарину, используемому для их уничтожения, зависит от присутствия в генотипе определенного доминантного аллеля.

Возможность «прямого приспособления» организмов к среде обитания, «переделки природы путем ассимиляции условий» утверждалась некоторыми биологами еще в 40—50-е годы текущего столетия. Точки зрения, приведенные выше, соответствуют идеалистическим взглядам, и не могут объяснить биологическую целесообразность без привлечения идеи естественного отбора, то специальной цели или программы развития жизни, существовавших еще до ее возникновения.

Биологическая целесообразность строения и функций организмов складывается в процессе развития жизни. Она представляет собой историческую категорию. Об этом свидетельствует смена типов организации, занимающих господствующее положение в органическом мире планеты. Так, господство амфибий на протяжении почти 75 млн. лет сменилось господством рептилий, затянувшимся на 150 млн. лет. В периоды господства любой группы наблюдается несколько волн вымирания, которые изменяют относительный видовой состав соответствующего крупного таксона.

Появление любых адаптаций и биологической целесообразности в целом объясняется работой в природе на протяжении более чем 3,5 млрд. лет естественного отбора. Из множества случайных отклонений он сохраняет и накапливает наследственные изменения, имеющие приспособительную ценность. Это объяснение позволяет понять, почему биологическая целесообразность, если ее рассматривать в пространстве и времени, является относительным свойством живых существ и почему в конкретных условиях обитания отдельные приспособления достигают лишь той степени развития, которая достаточна для выживания в сравнении с приспособлениями конкурентов.

7.5. ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ И ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЮДЕЙ

7.5.1. Понятие о популяции людей

Размножение человека осуществляется половым способом, а репродуктивные ареалы индивидуумов в той или иной степени ограничены определенной группой населения. Это позволяет выделить в человече-

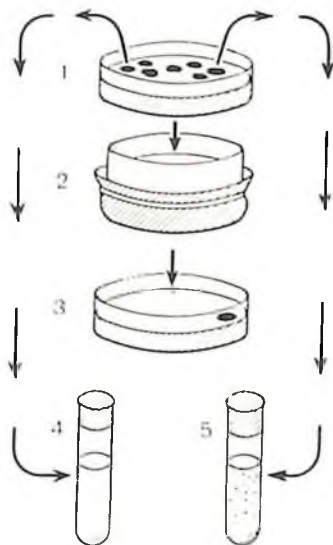


Рис. 114. Схема опыта, опровергающего факт прямого приспособления микроорганизмов к среде с антибиотиком. Объяснение в тексте.

стве общества, аналогичные популяциям в биологическом понимании этого термина. В антропогенетике популяцией называют группу людей, занимающих общую территорию и свободно вступающих в брак. Изоляционные барьеры, препятствующие заключению брачных союзов, нередко носят выраженный социальный характер (различия в вероисповедании). В формировании популяций людей главную роль играет не общность территории, а родственные связи.

Размер, уровень рождаемости и смертности, возрастной состав, экономическое состояние, уклад жизни служат демографическими показателями популяций людей. Генетически они характеризуются генофондами. Демографические показатели оказывают серьезное воздействие на состояние генофондов человеческих популяций, главным образом через структуру браков. Большое значение в определении структуры браков имеет размер группы. Популяции численностью 1500—4000 человек называют демами, популяции численностью до 1500 человек и золятами. Для демов и изолятов типичен относительно низкий естественный прирост населения — для демов порядка 20%, для изолятов не более 25% за поколение. Частота внутригрупповых браков в них составляет 80—90% для демов и свыше 90% для изолятов, а приток лиц из других групп сохраняется на уровне 1—2% для демов и менее 1% для изолятов. В силу высокой частоты внутригрупповых браков члены изолятов, просуществовавших 4 поколения (примерно 100 лет) и более, являются не менее чем троюродными сибсами.

В больших по размерам популяциях распределение аллелей отдельных генов в генотипах индивидуумов последовательных поколений подчиняется закону Харди—Вайнберга. Это используется в медико-генетической практике для расчета доли гетерозигот—носителей определенного рецессивного аллеля. Так, в Швеции в 1965—1974 г. пораженные фенилкетонурией лица встречались с частотой примерно 1 : 40 000.

Исходя из законов Харди—Вайнберга, по локусу, представленному двумя аллелями, три возможных генотипа (A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2) распределяются с частотой p^2 , $2pq$, q^2 . Следовательно, $q^2 = 1/40\ 000$, а $q = 1/200$. Частота доминантного аллеля нормального обмена фенилаланина равна: $p = 1 - q = 1 - 1/200 = 199/200$. Тогда, частота гетерозигот равна: $2pq = 2 \times 1/200 \times 199/200 = 2 \times 199/20\ 000$. При найденных частотах доминантного и рецессивного аллелей популяция численностью 40 000 человек содержит одного больного фенилкетонурией (A_2A_2), 400 носителей вредного аллеля в гетерозиготном состоянии (A_1A_2). Остальные члены популяции гомозиготны по благоприятному доминантному аллелю (A_1A_1).

В табл. 23 приведены данные о частоте гетерозиготного носительства и соответствующей ей частоте гомозиготных индивидуумов с фенотипическим проявлением определенного аллеля. Даже по редким рецессивным аллелям количество гетерозигот оказывается достаточно высоким, чтобы это учитывалось при медико-генетическом консультировании вступающих в брак.

Таблица 23. Соотношение представительства в популяции гомозигот с соответствующим фенотипическим (патологическим) признаком и гетерозигот—носителей определенного аллеля (в пересчете на число членов популяции)

| Встречаемость гомозигот (в пересчете на число членов популяции) | Встречаемость гетерозигот |
|---|---------------------------|
| 1:10 | 1:2,3 |
| 1:100 | 1:5,6 |
| 1:1000 | 1:16 |
| 1:10 000 | 1:51 |
| 1:100 000 | 1:159 |
| 1:1 000 000 | 1:501 |

Клеточные и физико-химические механизмы наследственности и изменчивости универсальны для всех живых существ, включая человека. Очевидна зависимость жизнеспособности от особенностей генотипа индивидуума. Большую часть истории человечество было совокупностью более или менее изолированных в репродуктивном отношении групп. В отдельные исторические периоды происходили миграции значительных людских контингентов, сопровождавшиеся объединением ранее разобщенных групп, освоением новых территорий. В наши дни миграции населения интенсифицировались в связи с ростом численности людей, совершенствованием средств транспорта, неравномерным развитием экономики. Благодаря отмеченным моментам генофонды популяций людей испытывали ранее и продолжают испытывать в настоящее время действие элементарных эволюционных факторов. Социальность человека вносит в это действие определенную специфику.

7.5.2. Мутационный процесс

Мутационный процесс у человека сходен с таковым у других живых форм по всем основным показателям — средней частоте мутирования на геном за поколение, генетико-физиологическим характеристикам мутаций, наличию антимутиационных барьеров. Такое совпадение закономерно. Основные параметры спонтанного мутагенеза формировались на начальных этапах эволюции жизни под действием таких постоянных факторов, как ультрафиолетовое и иные виды излучения, температура, определенная химическая среда. В настоящее время давление мутационного процесса на генофонд человечества, по видимому, усиливается благодаря росту индуцированных мутаций, причиной которых нередко служат факторы, возникающие в связи с производственной деятельностью человека в условиях научно-технической революции. Мутагены антропогенной природы, например ионизирующие излучения, повышают число заболеваний, к развитию которых ведут соматические мутации. Так, при систематическом облучении больных анкилозирующим спондилитом с терапевтическими

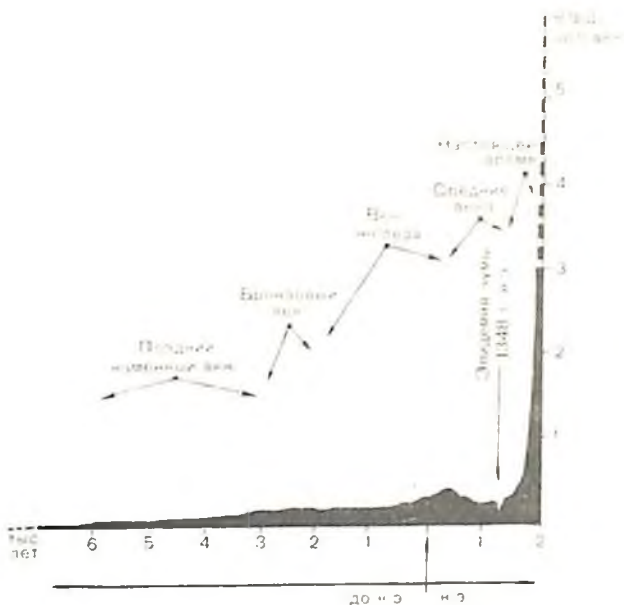


Рис. 115. Сокращение численности людей в средние века в связи с эпидемией чумы.

общую тенденцию увеличения народонаселения, эти данные говорят о неравномерном изменении во времени темпов его прироста. Моменты ускорения темпов прироста населения совпадают с важнейшими достижениями человечества — развитием земледелия (примерно 10 000 лет назад), началом индустриализации, эрой научно-технической революции. Важным следствием увеличения темпа прироста служит изменение плотности населения. Так, в эпоху охотников и собирателей она составляла менее 1 человека, в век бронзы и железа — 10 человек, в настоящее время — от 4 до 900—1200 человек на 3 км². Крайне неравномерное распределение людей на земном шаре наблюдалось на любом этапе развития человечества. Ускорение роста численности при ограниченности заселяемой территории способствует интенсификации миграций населения.

На фоне общей тенденции к увеличению численности населения отмечались отдельные снижения этого показателя. Причиной снижения, показанного на рис. 115, явилась эпидемия чумы, сопровождавшаяся большой смертностью и распространившаяся в средние века на значительные территории. Предполагают, что еще одно временное сокращение численности населения на территории Европы имело место в начале мезолита. Причина его состояла в уничтожении племенами, освоившими технику коллективной охоты, основного источника пищи — крупных травоядных животных. Заметные колебания численности на ограниченных территориях происходили также вследствие особо опасных инфекций и были закономерными явлениями в жизни целых народов еще в начале текущего столетия (рис. 116).

целями пропорционально дозе облучения росла вероятность заболевания лейкозом.

7.5.3. Популяционные волны

Численность населения планеты за обозримый исторический период в целом возросла. В эпоху неолита она составляла примерно 5 млн., в период появления городов — 20—40 млн., во времена Римской империи к началу новой эры — 200 млн., к 1600 г. — 500 млн., в 1800 г. — 1 млрд., в настоящее время — более 3 млрд. человек. Подтверждая

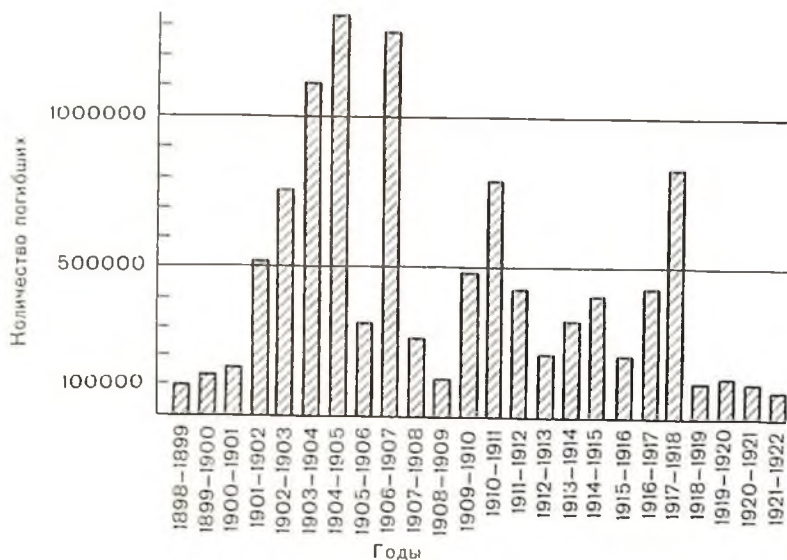


Рис. 116. Смертность от чумы в Индии по годам (1898—1922 гг.).

Периодические колебания численности населения на обширных или ограниченных территориях, изменяя плотность населения и вызывая миграции, влияли на состояние генофондов человеческих популяций.

7.5.4. Изоляция

Человеческое общество длительно развивалось как совокупность изолированных производственных коллективов, внутри которых в основном и совершались браки. Природа изоляционных барьеров между популяциями людей разнообразна. В ранней истории человечества важное место принадлежало, по-видимому, географической изоляции. Специфическими для человеческого общества являются формы изоляции, зависящие от разнообразия культур, экономических укладов, религиозных и морально-этических установок. Фактор изоляции оказывал влияние на генофонды популяций людей. Длительным проживанием в состоянии относительной культурной и географической изоляции объясняют, например, некоторые антропологические особенности представителей малых народностей: своеобразный рельеф ушной раковины бушменов, большую ширину нижнечелюстного диаметра коряков и ительменов, исключительное развитие бороды айнов. Среди горных таджиков, проживающих в одном районе, выделены группы с разным соотношением индивидуумов по антигенам эритроцитов системы АВ0. Указанные различия коррелируют со степенью изолированности от главных перевальных путей сообщения. Сохранению высокого уровня генетической изоляции двух популяций, существующих на одной территории, способствуют отличия по физическим признакам или образу жизни. Однако такие барьеры со временем ослабевают, о чем свидетельствует судьба популяций белых и

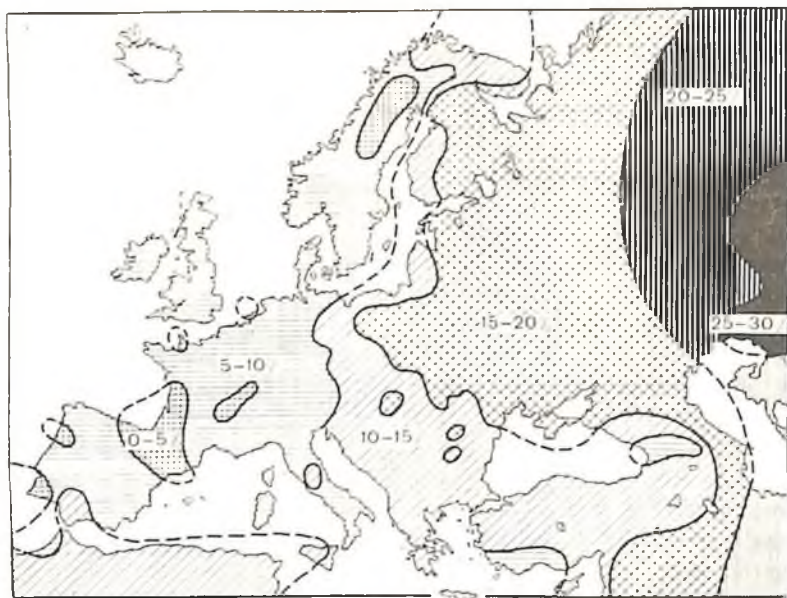


Рис. 117. Неравномерное распределение аллеля В системы группы крови АВ0 в Европе.

негров США и Бразилии — к настоящему времени доля генов от белых составляет у американских негров 25% и у бразильских — 40%. Между двумя генетически различающимися популяциями, разделенными географически, иногда вклиниваются другие популяции, через которые и происходит обмен генами. В таких случаях наблюдается градиент признака. Так, частота аллеля группы крови В в Европе постепенно повышается с запада на восток (рис. 117). У коренного населения Пиренейского полуострова этот ген практически отсутствует, тогда как в районе Астрахани его частота достигает 30%.

В настоящее время круг возможных браков неуклонно расширяется. Разрушение многовековых изоляционных барьеров — процесс, по видимому, необратимый.

7.5.5. Генетико-автоматические процессы

Предполагают, что человеческие сообщества в палеолите состояли из нескольких сотен индивидуумов. Всего 1—2 столетия тому назад люди жили преимущественно поселениями, состоящими из 25—35 домов. Вплоть до самого последнего времени количество индивидуумов в отдельных популяциях, непосредственно участвующих в размножении, редко превышало 400—3500 человек. Причины географического, экономического, расового, религиозного, культурного порядка ограничивали брачные связи масштабами определенного района, племени, поселения, секты. Высокая степень репродуктивной изоляции малочисленных человеческих популяций на протяжении многих поколений создавала благоприятные условия для дрейфа генов.

Генетико-автоматические процессы приводят к сглаживанию изменчивости внутри группы и появлению случайных различий между изолятами. Именно это выявили наблюдения за особенностями фенотипов малочисленных групп населения, например в условиях географической изоляции. Так, среди населения Памира резус-отрицательные индивидуумы встречаются в целом в 2—3 раза реже, чем в Европе. В большинстве кишлаков такие люди составляют 3—5% популяции, а в некоторых изолированных селениях их насчитывается до 15%. В крови человека имеются гаптоглобины, которые связывают свободный гемоглобин после разрушения эритроцитов, чем предотвращают его выведение из организма. Синтез гаптоглобина Нр 1—1 контролируется геном НР¹, частота которого у представителей двух соседних племен на севере Южной Америки составляет 0,205 и 0,895, отличаясь более чем в 4 раза. Примером действия дрейфа генов в человеческих популяциях служит «э ф ф е к т р о д о н а ч а л ь н и к а». Он возникает, когда несколько семей порывают с родительской популяцией и создают новую на другой территории, причем такая популяция обычно поддерживает высокий уровень брачной изоляции, способствующий случайному закреплению в ее генофонде одних аллелей и элиминации других. В результате частота даже очень редкого аллеля может стать значительной. Так, члены секты меннонитов (амишей) в округе Ланкастер штата Пенсильвания, насчитывающей к середине текущего столетия примерно 8000 человек, почти все произошли от трех супружеских пар, иммигрировавших в Америку в 1770 г. В этом изоляте обнаружено 55 случаев особой формы карликовости с многопалостью, которая наследуется по аутосомно-рецессивному типу и не зарегистрирована среди меннонитов штатов Огайо и Индиана. В мировой медицинской литературе описано едва ли 50 таких случаев. В XVIII веке из Германии в США иммигрировало 27 семей, основавших в штате Пенсильвания секту дункеров. За 200-летний период существования в условиях сильной брачной изоляции генофонд популяции дункеров изменился в сравнении с генофондом населения Рейнской области Германии, причем степень различий во времени увеличивалась. У лиц в возрасте 55 лет и выше частоты аллелей системы групп крови MN ближе к цифрам, типичным для населения Рейнской области, чем у лиц в возрасте 28—55 лет (табл. 24). В возрастной группе 3—27 лет этот сдвиг достигает еще больших значений.

Т а б л и ц а 24. Прогрессивное изменение концентрации аллелей системы групп крови MN в популяции дункеров

| Возраст членов изолята, лет | Концентрация аллеля | |
|--------------------------------|---------------------|----------------|
| | L ^M | L ^N |
| Более 55 | 0,55 | 0,45 |
| 28—55 | 0,66 | 0,34 |
| 3—27 | 0,735 | 0,265 |



Рис. 118. Развитие нейтральных признаков в изоляте (секта дункеров штата Пенсильвания).

а — рост волос на средней фаланге пальцев кисти. б — способность отставлять большой палец руки

Рост среди дункеров лиц с группой крови М и снижение — с группой крови N нельзя объяснить действием отбора, так как направление изменений не совпадает с таковым для населения штата Пенсильвания. В пользу дрейфа генов говорит также то, что в генофонде американских дункеров увеличилась концентрация аллелей, контролирующих развитие нейтральных признаков, например оволосения средней фаланги пальцев, способности отставлять большой палец руки (рис. 118).

На протяжении большей части истории человечества дрейф генов оказывал влияние на формирование генофондов популяций людей. Так, многие особенности узколокальных типов в пределах арктической, байкальской, центральноазиатской, уральской групп населения Сибири служат, по-видимому, результатом генетико-автоматических процессов в условиях изоляции малочисленных коллективов. Эти процессы, однако, не имели решающего значения в дифференциации и длительной эволюции человека.

Последствия дрейфа генов, представляющие интерес для медицины, заключаются в неравномерном распределении некоторых наследственных заболеваний по группам населения земного шара. Так, изоляцией и дрейфом генов объясняется, по-видимому, относительно высокая частота церебромакулярной дегенерации в Квебеке и Ньюфаундленде, детского цестиноза во Франции, алкаптонурии в ЧССР, одного из типов порфирии среди белых колонистов в Южной Африке, адреногени- тального синдрома у эскимосов. Эти же факторы могли быть причиной низкой частоты фенилкетонурии у финнов и евреев-ашкенази.

7.5.6. Естественный отбор

В процессе видообразования естественный отбор переводит случайную индивидуальную изменчивость в биологически полезную групповую — популяционную, видовую. Стабилизирующая его форма сохраняет «удачные» комбинации аллелей от предшествующих этапов эволюции. Отбор поддерживает также состояние генетического полиморфизма. Смена биологических факторов исторического развития социальными привела к тому, что в человеческих популяциях естественный отбор утратил функцию видообразования. За ним сохрани-

лись функции стабилизации генофондов и поддержания наследственного разнообразия.

В пользу действия стабилизирующей формы естественного отбора говорит, например, большая перинатальная смертность среди недоношенных и переношенных новорожденных. Направление отбора среди таких детей зависит, по-видимому, от снижения общей жизнеспособности. Отрицательный отбор по одному локусу можно проиллюстрировать на примере системы антигенов резус. Около 85% населения Европы имеет в эритроцитах антиген Rh и образует группу резус-положительных индивидуумов, остальная часть европейской популяции лишена этого антигена и является резус-отрицательной. Синтез антигена Rh контролируется доминантным аллелем (D) и происходит в организмах с генотипами

DD и Dd. Резус-отрицательные люди являются рецессивными гомозиготами (dd). При беременности резус-отрицательной женщины (dd) резус-положительным плодом (мужчина DD или Dd, плод Dd) при нарушении целостности плаценты D⁺-эритроциты плода проникают в организм матери и иммунизируют его (рис. 119). При последующей беременности резус-положительным плодом (Dd) антирезус-антитела проникают через плаценту в организм плода и разрушают его эритроциты. Развивается гемолитическая болезнь новорожденного, ведущим симптомом которой служит тяжелая анемия. В настоящее время медицина располагает способами борьбы с этой формой патологии в виде быстрого переливания младенцу резус-отрицательной крови или введения антирезус-антител для предотвращения иммунизации матери. В отсутствие медицинской помощи новорожденный с гемолитической болезнью нередко погибал. Учитывая резус-отрицательный фенотип матери, резус-положительный плод генотипически является гетерозиготой (Dd). Это означает, что со смертью такого индивидуума из генофонда популяции, к которой он принадлежит, удаляется равное количество доминантных и рецессивных аллелей локуса «резус». Отбор в данном случае направлен против гетерозигот. При неравенстве исходных частот элиминируемых аллелей такой отбор приводит к постепенному

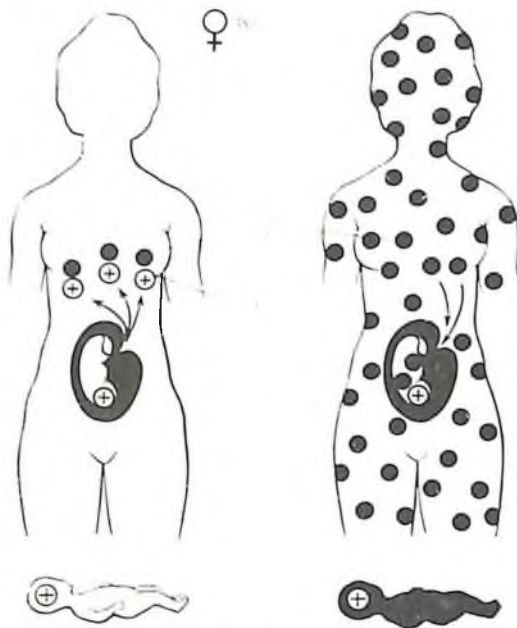


Рис. 119. Генетическая основа резус-конфликта.

а — 1-я беременность; б — 2-я беременность; 1 — резус-антигены, 2 — антитела к резус-антигену.

снижению доли более редкого из них, который в европейской популяции представлен рецессивным аллелем (*d*). Подсчитано, что снижение его доли с 15 до 1% путем отбора против гетерозигот потребует 600 поколений или около 15 000 лет.

Под действием естественного отбора находятся аллели, контролирующие синтез антигенов системы групп крови АВ0. Об этом свидетельствует снижение против ожидаемого количества детей в АВ0 несовместимых браках женщин 0 группы с мужчинами А, В и АВ групп (табл. 25).

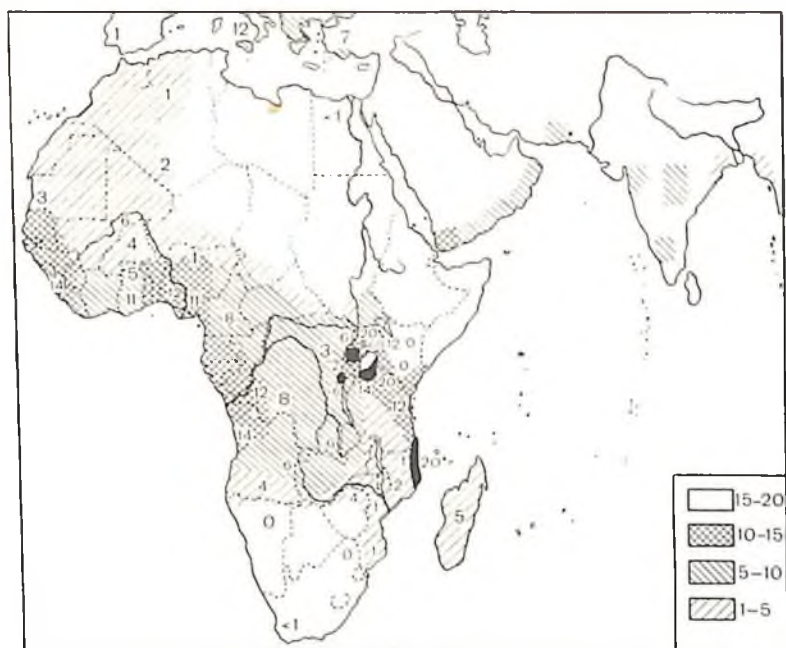
Т а б л и ц а 25. Влияние АВ0 несовместимости на плодовитость и эмбриогенез

| Показатель | АВ0 совместимые | АВ0 несовместимые |
|-------------------------------|-----------------|-------------------|
| Число обследованных семей | 812 | 617 |
| Бесплодные браки, % | 8,13 | 11,7 |
| Аборты на 1 беременность, % | 10,34 | 15,3 |
| Бездетные браки, % | 9,85 | 18,15 |
| Среднее число детей на 1 мать | 2,596 | 2,173 |

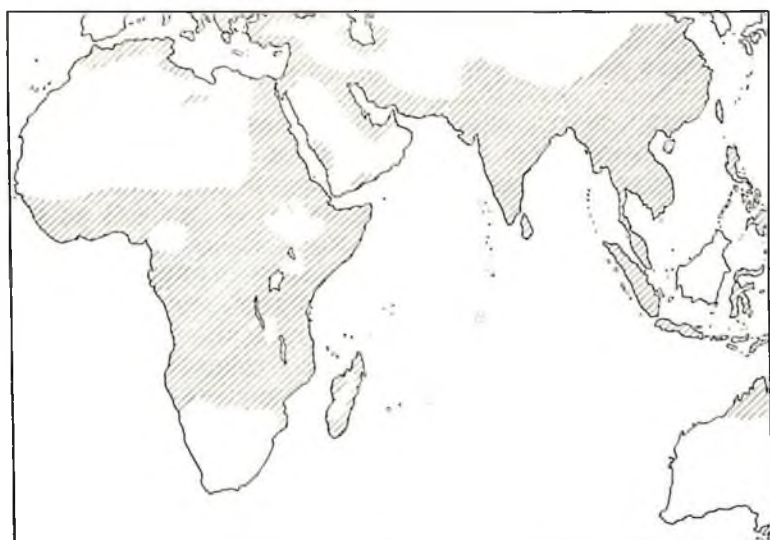
Особенность отбора по локусам группоспецифических антигенов эритроцитов, таких как резус или АВ0 заключается в том, что он действует на уровне зиготы или ранних стадий эмбриогенеза. Замечено, что в браках, где мать и отец несовместимы по резус-фактору, число детей с гемолитической болезнью меньше ожидаемого. Так, среди белого населения США резус-отрицательные люди составляют примерно 16%. В такой популяции частота аллеля *d* равна 40%, а вероятность развития гемолитической болезни при случайном подборе брачных пар — 9%. На самом деле частота этой болезни составляет 1 : 150 — 1 : 200. Одной из причин этого служит одновременная несовместимость родителей по локусу АВ0. В этом случае D^+ -эритроциты плода, попадающие в организм матери, разрушаются и иммунизации не происходит.

Отрицательный отбор действует в большинстве популяций людей по аллелям аномальных гемоглобинов. Его особая жесткость обуславливается тем, что он направлен п р о т и в г о м о з и г о т. Ребенок, умирающий, например, от серповидноклеточной анемии, является гомозиготным по аллелю *S*. Каждая такая смерть элиминирует из генофонда популяции аллели одного вида, что приводит к сравнительно быстрому снижению изменчивости по соответствующему локусу. Во многих популяциях людей частота аллелей аномальных гемоглобинов, в том числе и *S*, не превышает 1%.

Высокая частота аллелей таких аномальных гемоглобинов, как *S*, *C*, *D*, *E* в некоторых районах планеты иллюстрирует действие естественного отбора по поддержанию в человеческих популяциях состояния балансируемого генетического полиморфизма. Отрицательный отбор в отношении аллеля *S* перекрывается мощным положительным отбором гетерозигот *HbA/HbS* благодаря высокой жизнеспособности последних в очагах тропической малярии (рис. 120). Исследования в Уганде показали, что количество возбудителей маля-



а



б

Рис. 120. Совпадение районов распространения в Старом Свете:
 а — аллеля серповидноклеточности, б — тропической малярии; шифры обозначают концентрацию аллеля (в процентах).

при в 1 мл крови зависит от генотипа ребенка и составляет до 10 000 у *HbS/HbS*, до 160 000 у *HbA/HbS* и до 800 000 у *HbA/HbA*. В Северной Греции обследовали 48 семей, в которых наблюдались и серповидноклеточность, и малярия. Среди братьев и сестер больных серповидноклеточной анемией болело малярией 16 из 25 с генотипами *HbA/HbA* и 1 из 23 с генотипами *HbA/HbS*. Таким образом нормальные люди болели в 13 раз чаще, чем индивидуумы с аномальными гемоглобинами. Устранение фактора контротбора приводит к снижению частоты аллеля серповидноклеточности. Этой причиной, действующей на протяжении уже нескольких столетий, наряду с метисацией, объясняют относительно низкую частоту гетерозигот *HbA/HbS* среди североамериканских негров (8—9%) в сравнении с африканскими (около 20%).

В приведенных примерах действию отрицательного отбора, снижающего в генофондах некоторых популяций людей концентрацию определенных аллелей, противостоят контротборы, которые поддерживают частоту этих аллелей на достаточно высоком уровне. Результатом наложения многочисленных и разнонаправленных векторов отбора служит формирование и поддержание генофондов популяций в состоянии, обеспечивающем возникновение в каждом поколении генотипов достаточной приспособленности с учетом местных условий. Благодаря социально-экономическим преобразованиям, успехам лечебной и особенно профилактической медицины влияние отбора на генетический состав популяций людей снижается.

7.5.7. Генетическое разнообразие и генетический груз в популяциях людей

Человечеству свойствен высокий уровень наследственного разнообразия, что проявляется в многообразии фенотипов. Люди отличаются друг от друга цветом кожных покровов, глаз, волос, формой носа и ушной раковины, рисунком эпидермальных гребней на подушечках пальцев и другими сложными признаками. Выявлены многочисленные варианты отдельных белков, различающихся по одному или нескольким аминокислотным остаткам, а следовательно, и функционально. Белки — это простые признаки и прямо отражают генетическую конституцию организма. У людей не совпадают группы крови по системам эритроцитарных антигенов резус, АВ0 и другим. Известно более 130 вариантов гемоглобина, более 70 вариантов фермента глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г-6-ФДГ), который участвует в бескислородном расщеплении глюкозы в эритроцитах. В целом не менее 30% генов, контролирующих у человека синтез ферментных и других белков, имеет несколько аллельных форм. Частота встречаемости разных аллелей одного гена варьирует. Так, из многих вариантов гемоглобина лишь 4 обнаруживаются в некоторых популяциях в высокой концентрации — HbS (тропическая Африка, Средиземноморье), HbC (Западная Африка), HbD (Индия), HbE (Юго-восточная Азия). Концентрация других аллелей гемоглобина повсеместно не превышает, видимо, 0,01—0,0001%. Вариабельность распространенности аллелей в популя-

циях людей зависит от действия элементарных эволюционных факторов, при этом важная роль принадлежит мутационному процессу, естественному отбору, генетико-автоматическим процессам, миграциям.

Мутационный процесс создает новые аллели и действует в человеческих популяциях ненаправленно, случайным образом, поэтому мутации не приводят к выраженному преобладанию концентрации одних аллелей над другими. В достаточно большой популяции, в которой каждая пара родителей из поколения в поколение дает двух потомков, вероятность сохранения новой нейтральной мутации через 15 поколений составляет всего $1/9$. Все многообразие вариантов белков, отражающее разнообразие аллелей в генофонде человечества, можно разделить на две группы. К одной из них относятся редкие варианты, встречающиеся повсеместно с частотой менее 1%. Появление их объясняется исключительно мутационным процессом. Вторую группу составляют варианты, обнаруживаемые относительно часто в избранных популяциях. Так, в примере с гемоглобинами к первой группе относятся все варианты, кроме HbS, HbC, HbD и HbE. Длительные различия в концентрации отдельных аллелей между популяциями, сохранение в достаточно высокой концентрации нескольких аллелей в одной популяции зависят от действия естественного отбора или дрейфа генов.

К межпопуляционным различиям в концентрации определенных аллелей приводит стабилизирующая форма естественного отбора. Неслучайное распределение по планете аллелей эритроцитарных антигенов АВ0 может быть обусловлено различной выживаемостью лиц, отличающихся по группе крови, в условиях частых эпидемий особо опасных инфекций. Области сравнительно низких частот аллеля I^0 и относительно высоких частот аллеля I^B в Азии примерно совпадают с очагами чумы, возбудитель которой имеет Н-подобный антиген. Это делает людей с группой крови 0 особенно восприимчивыми к чуме, так как они, имея Н-антиген, не способны вырабатывать специфические антитела в достаточном количестве. Указанному объяснению соответствует факт, что относительно высокие концентрации аллеля I^0 обнаруживаются в популяциях аборигенов Австралии и Полинезии, индейцев Америки, которые практически не поражались чумой. Вместе с тем для популяций из одного географического района, но изолированных в репродуктивном отношении, причиной различий в концентрации аллелей АВ0 мог быть дрейф генов. Так, частота группы крови А достигает у индейцев племени черноногих 80%, а у индейцев из штата Юта 2%.

В основе стойкого сохранения в популяции людей одновременно нескольких аллелей одного гена лежит, как правило, отбор в пользу гетерозигот, который ведет к состоянию балансируемого полиморфизма. Классическим примером такой ситуации служит распространение аллелей гемоглобинов S, C и E в очагах тропической малярии.

Выше приведены примеры полиморфизма по конкретным локусам, который объясняется действием известного фактора отбора. В есте-

ственных условиях в силу воздействия на фенотипы организмов спектра факторов отбор осуществляется по многим направлениям, в результате чего формируются генофонды, сбалансированные по набору и частотам аллелей, обеспечивающие в данных условиях обитания достаточную выживаемость популяций. Это справедливо и для популяций людей. Так, люди с группой крови 0 более восприимчивы к чуме, чем люди с группой крови В. Туберкулез легких у них лечится с большим трудом, чем у лиц с группой крови А. Вместе с тем при одинаковой вероятности заболевания при контакте с возбудителем сифилиса лечение людей с группой крови 0 быстрее вызывает переход болезни в неактивную стадию. Для лиц с группой крови 0 вероятность заболеть раком желудка, раком шейки матки, ревматизмом, ишемической болезнью сердца, холециститом, желчнокаменной болезнью примерно на 20% ниже, чем для лиц с группой крови А. Генетический полиморфизм по многим локусам мог быть унаследован людьми от предков на досапиентной стадии развития. Полиморфизм по таким системам групп крови, как АВ0 и резус, обнаружен у человекообразных обезьян.

Факторы отбора, действие которых создавало современную картину распределения аллелей в популяциях людей, для подавляющего большинства локусов точно не установлены, однако примеры, рассмотренные выше, указывают на их экологическую природу. Учитывая слабую техническую оснащенность, плохие экономические и гигиенические условия жизни основной массы населения планеты на протяжении значительной части истории человечества, большую роль в этом отношении играли, по-видимому, возбудители особо опасных инфекций, паразитарных заболеваний, туберкулеза. В описанных условиях наследственный полиморфизм способствовал расселению людей, обуславливая удовлетворительную жизнеспособность в разных экологических ситуациях. Определенный вклад в наблюдаемое распределение аллелей внесли массовые миграции населения и сопутствующая им метисация. В период до великих географических открытий и начала колониальной экспансии смещение больших континентов людей разной расовой принадлежности имело место в Восточной Африке, Индии, Средней Азии, Западной Сибири, Индокитае, а впоследствии в Южной и Центральной Америке.

Генетический полиморфизм служит основой межпопуляционной и внутривидовой изменчивости людей, которая проявляется в неравномерном распределении по планете некоторых заболеваний, тяжести их течения в разных человеческих популяциях, разной степени предрасположенности людей к определенным болезням, индивидуальных особенностях течения патологических процессов, различиях в реакции на лечебное воздействие. Наследственное разнообразие долгое время было препятствием для успешного переливания крови. В настоящее время оно создает большие трудности в решении проблемы пересадок тканей и органов.

Также как в популяциях других организмов наследственное разнообразие снижает реальную приспособленность популяций людей. Бремя генетического груза человечества можно оценить, введя понятие л е т а л ь н ы х э к в и в а л е н т о в. Считают, что число их у от-

дельных людей колеблется от 3 до 8. Это означает, что то значительное количество неблагоприятных аллелей, которое есть в генотипе каждого человека, оказывает суммарное вредное действие, эквивалентное действию 3—8 рецессивных аллелей, приводящих в гомозиготном состоянии к смерти индивидуума до наступления репродуктивного возраста. Благодаря наличию неблагоприятных аллелей и их сочетаний примерно половина зигот, образующихся в каждом поколении людей, в биологическом плане несостоятельна, т. е. не участвует в передаче генов следующему поколению. Около 15% зачатых организмов гибнет до рождения, 3% — при рождении, 2% — непосредственно после рождения. 3% людей умирает, не достигнув половой зрелости, 20% лиц не вступает в брак и 10% браков бездетны. Исторические перспективы человека в силу его социальной сущности не связаны с генетической информацией, накопленной видом *Homo sapiens* в ходе эволюции. Тем не менее человечество продолжает «оплачивать» эти перспективы, теряя в каждом поколении часть своих членов в силу их генетической несостоятельности.

7.6. МИКРО- И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Действие элементарных эволюционных факторов приводит к дивергенции популяций организмов вплоть до образования новых видов. Особи из разных популяций способны скрещиваться друг с другом и таким образом обмениваться наследственным материалом, поэтому до момента видообразования периодически происходит нивелировка межпопуляционных различий. Рождение нового вида означает полную репродуктивную изоляцию двух групп организмов. Это устраняет возможность сглаживания различий между ними. Представители разных видов отличаются конкретными адаптациями, которые были приобретены ими на предшествующих этапах эволюции. Историко-географическая судьба и экологическая ситуация тех территорий, которые они заселяют, имеют свои особенности, поэтому развитие совокупностей организмов видового ранга в условиях межвидовой конкуренции обычно не совпадает как по направлению, так и по темпам дальнейших изменений. На любом этапе своего существования органический мир представляет сложную иерархическую систему групп (таксонов) организмов, находящихся в состоянии репродуктивной изоляции, но связанных друг с другом той или иной степенью родства. Это объясняется наличием в едином процессе исторического развития природы двух сторон, различающихся по результатам. Одна из них — видообразование или м и к р о э в о л ю ц и я, вторая — формирование системы таксонов надвидового ранга или м а к р о э в о л ю ц и я.

В силу растянутости процесса во времени закономерности макроэволюции нельзя изучать путем прямых наблюдений или экспериментально. Вскрыть их помогают данные палеонтологии, сравнительной эмбриологии и сравнительной морфологии, а в настоящее время также данные молекулярной биологии и генетики. Степень

филогенетического родства в этом случае определяют по доле общих генов или различиям в первичной структуре белков.

Единого мнения о природе факторов макроэволюции нет. Согласно одной из гипотез существуют общие факторы микро- и макроэволюционных изменений организмов и их групп. Несовпадение результатов названных двух сторон процесса исторического развития объясняется тем, что во втором случае эти факторы действуют в условиях сложных межвидовых отношений в отсутствие нивелировки возникающих различий. Это приводит к изменению силы и направления давления элементарных эволюционных факторов в разных группах, что замедляет или ускоряет эволюционные преобразования, делает возможным резкие отклонения направления развития одних групп по сравнению с другими. В итоге органический мир образуют таксоны нескольких уровней, каждый из которых представляет группу родственных видов, родов, семейств и т. д. Степень отличий представителей разных таксонов в целом соответствует времени дивергенции. Чем выше ранг сравниваемых таксонов, тем раньше в филогенезе началось их дивергентное развитие. Отдельные таксоны различаются и по разнообразию входящих в них групп более низкого ранга.

Благодаря действию элементарных эволюционных факторов на внутривидовом уровне формируются разнообразнейшие адаптации. В процессе исторического развития, растягивающегося на миллионы лет, выясняется универсальное значение некоторых из них. Такие адаптации обеспечивают достаточную выживаемость в широком спектре условий обитания и служат основой широкой дивергенции видов. Они подхватываются и усиливаются естественным отбором, в чем и заключается его творческая функция. Эволюция соответствующей группы организмов ускоряется. В недрах этой группы образуется много видов, которые, продолжая развитие, порождают целые «пучки» новых видов. Отдельные адаптации и их сочетания становятся существенным признаком определенного типа морфофизиологической организации, характерной чертой всех представителей крупного таксона.

Особенность иерархической системы таксонов надвидового ранга, которая складывалась в процессе макроэволюции, заключается в наличии групп живых существ, отличающихся по сложности структурно-функциональной организации, уровню активности по отношению к среде. При этом более сложно устроенные и активные формы появляются в эволюции позже менее сложных. Вместе с тем на планете сосуществуют организмы, неизмеримо далекие по уровню и плану строения, например микроорганизмы, простейшие, беспозвоночные, млекопитающие, человек. Некоторые из просто организованных существ имеют то же повсеместное распространение, что и ряд высокоорганизованных форм. Хотя поддержание жизни во времени возможно по достижении сравнительно низких уровней структурно-физиологической организации, процесс исторического развития в целом имеет направленный, прогрессивный характер, что обеспечивается ходом макроэволюции. К настоящему времени установлено много фактов, освещающих разные стороны макроэволюционных преобразований живой природы, сделаны важные эмпирические обобщения. Они

отражают закономерности эволюции групп организмов на надвидовом уровне, органов и систем органов, вопросы соотношения филогенеза, неограниченного, биологического и морфофизиологического прогресса в историческом развитии, антропогенеза.

7.7. ЭВОЛЮЦИЯ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

7.7.1. Формы эволюции групп

Выделяют несколько форм эволюции групп живых существ. Одной из них является ф и л и т и ч е с к а я э в о л ю ц и я, затрагивающая представителей одного таксона, который во времени изменяется в определенном направлении как единое целое. Примером может служить линия развития семейства лошадиных, в процессе которого наблюдается постепенная смена древесноядных форм травоядными и сокращение числа пальцев до одного (рис.121). На микроэволюционном уровне этой форме макроэволюции соответствует филитическое видообразование. Еще одна форма эволюции представлена д и в е р г е н т н о й э в о л ю ц и е й, которая заключается в образовании в процессе исторического развития нескольких новых групп от одной предковой. Она создает разнообразие таксонов низшего ранга в более крупных таксонах, например подклассов и отрядов в классе, семейств в отряде. На микроэволюционном уровне ей соответствует дивергентное видообразование. Рассмотренные формы эволюции отражают ход исторического развития отдельных групп организмов. Формами соотносительного развития нескольких таксонов являются п а р а л л е л и з м и к о н в е р г е н т н а я э в о л ю ц и я. В первом случае два таксона, дивергировавшие от общего предка и, следовательно, имеющие общую генетическую основу, в дальнейшем претерпевают филитическую эволюцию в сходном направлении. В олигоцене, например, саблезубость возникла у махайродонтов (*Hoplophoneus*) и лжесаблезубых настоящих кошек (*Dinictus*). Этап параллельного развития в эволюции групп может смениться этапом конвергенции, которая представляет собой филитическую эволюцию неродственных таксонов в сходном направлении. Конвергенция наблюдается, когда представители разных групп встречаются со сходными экологическими задачами. Так, конвергентное развитие формы тела происходило у первичноводных (акуловые) и вторичноводных (китообразные) животных. Генофонды конвергентно эволюционирующих неродственных групп различны, поэтому конвергентное сходство обычно распространяется лишь на некоторые признаки. Так, акуловые и китообразные, сходные по форме тела, имеют резкие различия в строении кровеносной системы, мускулатуры, покровов. Основные формы эволюции групп представлены схемами на рис. 122.

7.7.2. Типы эволюции групп

В зависимости от масштаба адаптаций, на основе которых происходит очередной этап эволюции, выделяют два ее т и п а — аллогенез и арогенез.

филогенетического родства в этом случае определяют по доле общих генов или различиям в первичной структуре белков.

Единого мнения о природе факторов макроэволюции нет. Согласно одной из гипотез существуют общие факторы микро- и макроэволюционных изменений организмов и их групп. Несовпадение результатов названных двух сторон процесса исторического развития объясняется тем, что во втором случае эти факторы действуют в условиях сложных межвидовых отношений в отсутствие нивелировки возникающих различий. Это приводит к изменению силы и направления давления элементарных эволюционных факторов в разных группах, что замедляет или ускоряет эволюционные преобразования, делает возможным резкие отклонения направления развития одних групп по сравнению с другими. В итоге органический мир образуют таксоны нескольких уровней, каждый из которых представляет группу родственных видов, родов, семейств и т. д. Степень отличий представителей разных таксонов в целом соответствует времени дивергенции. Чем выше ранг сравниваемых таксонов, тем раньше в филогенезе началось их дивергентное развитие. Отдельные таксоны различаются и по разнообразию входящих в них групп более низкого ранга.

Благодаря действию элементарных эволюционных факторов на внутривидовом уровне формируются разнообразные адаптации. В процессе исторического развития, растягивающегося на миллионы лет, выясняется универсальное значение некоторых из них. Такие адаптации обеспечивают достаточную выживаемость в широком спектре условий обитания и служат основой широкой дивергенции видов. Они подхватываются и усиливаются естественным отбором, в чем и заключается его творческая функция. Эволюция соответствующей группы организмов ускоряется. В недрах этой группы образуется много видов, которые, продолжая развитие, порождают целые «пучки» новых видов. Отдельные адаптации и их сочетания становятся существенным признаком определенного типа морфофизиологической организации, характерной чертой всех представителей крупного таксона.

Особенность иерархической системы таксонов надвидового ранга, которая складывалась в процессе макроэволюции, заключается в наличии групп живых существ, отличающихся по сложности структурно-функциональной организации, уровню активности по отношению к среде. При этом более сложно устроенные и активные формы появляются в эволюции позже менее сложных. Вместе с тем на планете сосуществуют организмы, неизмеримо далекие по уровню и плану строения, например микроорганизмы, простейшие, беспозвоночные, млекопитающие, человек. Некоторые из просто организованных существ имеют то же повсеместное распространение, что и ряд высокоорганизованных форм. Хотя поддержание жизни во времени возможно по достижении сравнительно низких уровней структурно-физиологической организации, процесс исторического развития в целом имеет направленный, прогрессивный характер, что обеспечивается ходом макроэволюции. К настоящему времени установлено много фактов, освещающих разные стороны макроэволюционных преобразований живой природы, сделаны важные эмпирические обобщения. Они

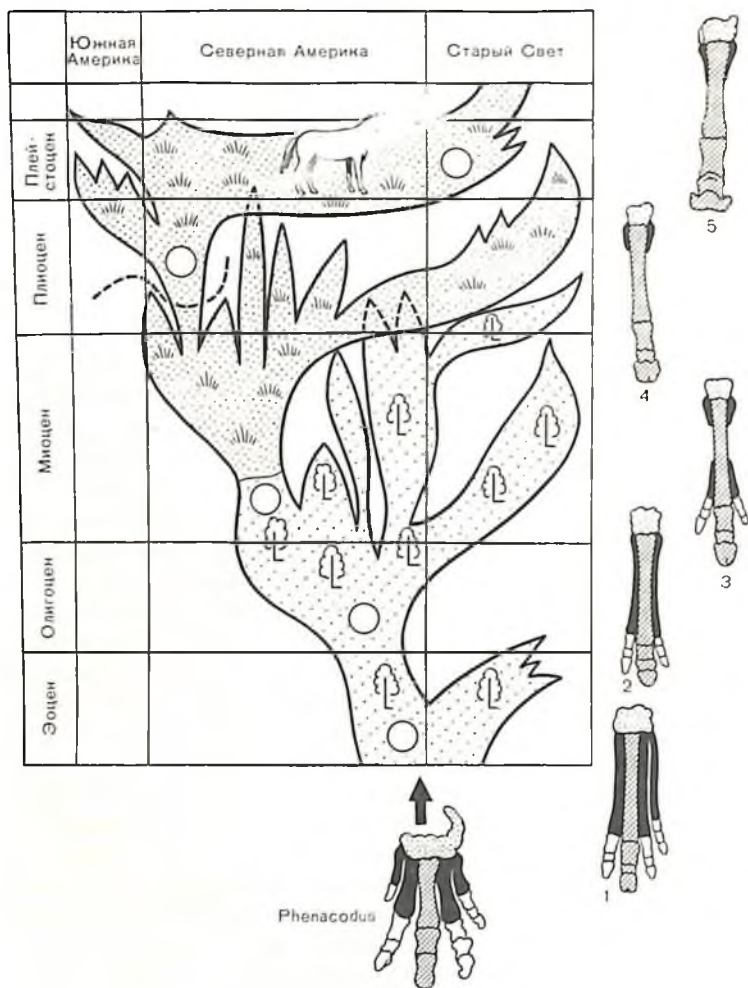


Рис. 121. Схема филогенетической эволюции в семействе Лошадных.

1 — Eohippus; 2 — Miohippus; 3 — Parahippus; 4 — Pliohippus; 5 — Equus.

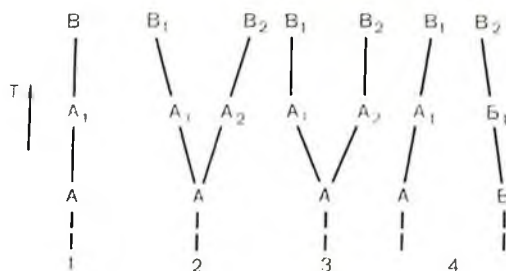


Рис. 122. Формы эволюции групп.

1 — филогенетическая; 2 — дивергентная; 3 — параллельная; 4 — конвергентная. А, Б — исходные состояния групп; А_{1,2}, Б₁ — промежуточные стадии эволюции; В, В_{1,2} — состояния групп в данный момент; Т — время.

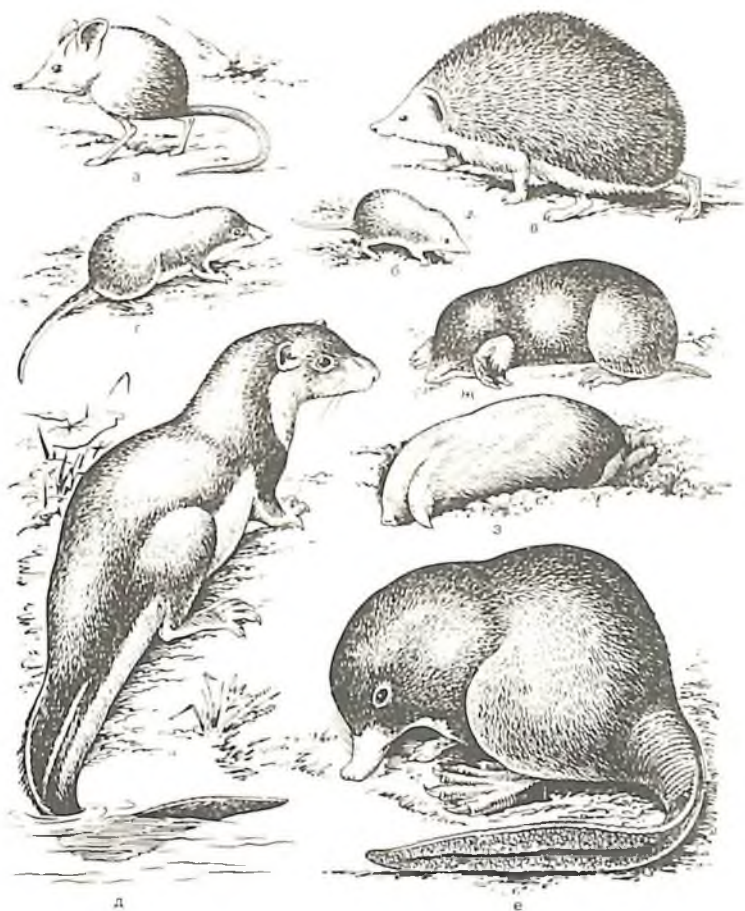


Рис. 123. Аллогенез в отряде насекомоядных млекопитающих.

Наземные формы: а — прыгунок; б — землеройка; в — еж; земноводные формы: г — кутора; д — выдра; землеройка; е — выхухоль; подземнороющие формы: ж — крот, з — златокрот.

Под аллогенезом понимают развитие с сохранением у всех представителей таксона высокого ранга главных черт структурно-физиологической организации. На этом фоне отдельные группы организмов внутри таксона развиваются путем приобретения сопоставимых по масштабу адаптаций. В результате эволюция осуществляется в пределах одной адаптивной зоны — совокупности экологических ниш, различающихся в деталях, но сходных по степени давления среды на организмы определенного морфофизиологического типа. Примером аллогенеза служит разнообразие экологических форм в отряде насекомоядных млекопитающих животных (рис. 123). Если аллогенез происходит путем приобретения приспособлений к узколокальным условиям существования, то говорят о развитии по типу специализации. Примером крайних форм специализации

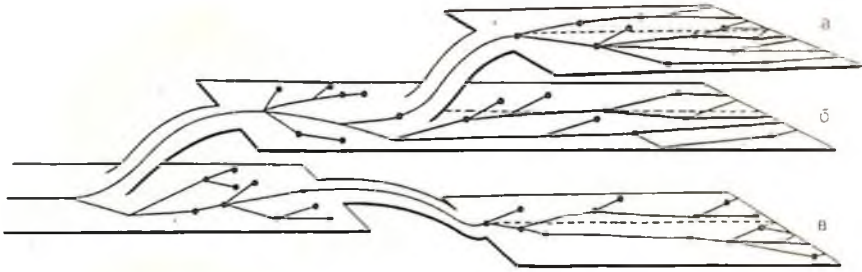


Рис. 124. Типы эволюции групп.

а — ароморфоз; б — аллогенез; в — морфофизиологический регресс.

служит удивительное соответствие строения цветка некоторых видов растений определенному виду опылителей.

Под ароморфозом понимают развитие с появлением у представителей некоторых групп внутри крупного таксона таких черт строения или физиологии, которые делают возможным их выход в другую адаптивную зону. Так, своим возникновением и направлениями дальнейшего исторического развития класс птиц обязан появлению крыла, четырехкамерного сердца, совершенствованию отделов головного мозга, участвующих в координации двигательной активности, теплокровности. Ароморфозами более крупного масштаба являются возникновение эукариотического типа клеточной организации, многоклеточности.

Выход группы живых существ в новую адаптивную зону в результате ароморфоза сопровождается ее развитием по типу аллогенеза и специализации с освоением всех подходящих экологических ниш. Так, среди птиц выделяют лесных, водоплавающих, горных, равнинных.

Тип эволюции, при котором переход в новую адаптивную зону сопровождается упрощением строения и физиологии организмов, называется морфофизиологическим регрессом. Последний свойствен многим паразитам, которые составляют, по видимому, не менее 4—5% всех современных видов животных. Основные типы эволюции групп представлены на рис. 124.

Адаптации, составляющие основу разных типов эволюции групп, в равной мере заключаются в изменении структурных или функциональных параметров органов, систем органов, механизмов реагирования на действие факторов среды обитания. Приспособительные изменения органов и систем организма, обуславливающие развитие по типу аллогенеза, называют идиоадаптациями (алломорфозами), по типу ароморфоза — ароморфозами, по типу регресса — морфофизиологической дегенерацией. В процессе исторического развития крупного таксона наблюдается смена типов развития. Группа живых существ, вышедшая на данном этапе вследствие ароморфозов в новую адаптивную зону, на следующем этапе характеризуется обычно в целом

развитием по типу аллогенеза, а в некоторых своих ветвях — по типу специализации или морфофизиологического регресса. К определенному моменту внутри такой группы может сложиться совокупность организмов, накапливающих новые ароморфозы, что создает предпосылки к смене типа эволюции на арогенез. Специализация и регресс соответствуют тупиковым ветвям эволюции, поэтому группы, развивающиеся таким образом, при смене условий обитания вымирают.

Сменой типов эволюции, различиями в стабильности адаптации и условий обитания объясняется значительная пестрота современного органического мира по уровням структурно-физиологической организации и разнообразию специализаций. Так, сосуществуют высшие и низшие позвоночные, например млекопитающие и амфибии. Вместе с представителями процветающей группы костистых рыб в фауне планеты сохраняется кистеперая рыба латимерия, отличающаяся строением, типичным для группы, вымершей почти целиком 200—300 млн. лет назад.

7.7.3. Правила эволюции групп

Эмпирическим путем установлен ряд правил эволюции групп. Правило необратимости эволюции [Л. Долло, 1893] утверждает, что в процессе исторического развития невозможен возврат какой-либо группы организмов в состояние, уже пройденное ею ранее. Генетическую основу его составляет бесконечно малая статистическая вероятность возникновения двух идентичных генофондов или даже генотипов. Благодаря наличию обратных мутаций в филогенезе, однако, возможно повторное возникновение отдельных простых признаков.

Согласно правилу прогрессивной специализации [Ш. Депере, 1876] группа, начавшая эволюционировать по этому типу, в дальнейшем идет только по пути углубления специализации. Генетическую основу этого правила составляет ограниченность генофонда соответствующей группы организмов и его формирование в филогенезе под действием определенных факторов конкретной адаптивной зоны или экологической ниши. Большое значение имеют также экологические связи, которые накладывают свои ограничения. Так, в целом эволюция позвоночных животных шла по пути увеличения размеров тела. Однако освоение грызунами подземного образа жизни сопровождалось уменьшением размеров тела. Аналогичным образом изменялся указанный признак в ряду предков хищника ласки (*Mustela nivalis*), питающегося мышевидными грызунами.

Правило происхождения от неспециализированных предков [Э. Коп, 1904] утверждает, что новые группы организмов происходят от менее специализированных представителей предковой формы. Основой его служит большее разнообразие способов борьбы за существование в малоспециализированных группах. Отсутствие глубоких специализаций облегчает появление разнообразных адаптаций, включая и принципиально новые.

7.8. ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОГРЕСС

В зависимости от применяемых критериев и подходов выделяют несколько форм эволюционного прогресса.

7.8.1. Неограниченный прогресс

В условиях нашей планеты развитие жизни как особой формы движения материи в целом шло по пути неограниченного прогресса. Он заключается в развитии живых существ от простейших форм через ряд усложнений морфофизиологической организации особей, структуры популяций и сообществ более высокого ранга, изменений отношений между средой и организмами вплоть до возникновения новой, высшей формы движения материи — социальной.

Процессу неограниченного прогресса свойствен многоступенчатый характер. Существенными его этапами служат образование эукариотической клетки, многоклеточных организмов, позвоночных животных, млекопитающих, приматов и, наконец, человека. С достижением очередного этапа приобретались новые эволюционные и экологические перспективы, которые обеспечивали выходы жизни в адаптивные зоны с более разнообразными, усложненными условиями. На любом этапе эволюция группы организмов — носителей новых свойств шла по многим направлениям. Это нашло отражение в общей картине современного органического мира, которая представлена деревом жизни. Выход в социальную форму движения материи произошел только в одной из ветвей развития жизни, остальные оказались тупиковыми. Причина этого заключается в различии масштаба адаптаций, вызывающих разные направления развития. Расширение экологических и сохранение эволюционных перспектив наблюдались, если группа приобретала и накапливала адаптации общего значения.

7.8.2. Биологический прогресс

Современный органический мир представлен многообразием групп. Несмотря на значительные различия в морфофизиологическом отношении, организмы из разных групп сосуществуют. Следовательно, им всем сопутствует успех в борьбе за существование. В каждый отдельно взятый период процесса исторического развития представители одних групп отличаются особенно широким распространением, а представители других групп относительно малочисленны, но им свойственна тенденция к экспансии. Третья категория групп находится в стадии вымирания. Для сравнения состояния отдельных групп организмов в конкретный исторический период, для оценки степени их успеха в борьбе за существование используется критерий биологического прогресса, показателями которого служат: 1) увеличение численности представителей соответствующей группы; 2) расширение ареала; 3) увеличение числа дочерних групп в составе более крупного таксона — видов в роде, родов в семействе. Среди выделенных выше групп отнесенные к первой категории

удовлетворяют перечисленным критериям и находятся в состоянии биологического прогресса, группы второй категории — на пути к нему, третьей — миновали период расцвета. Так, среди наземных позвоночных амфибии возникли в девонском периоде и господствовали на суше в течение последующих 75 млн. лет. В каменноугольном периоде появляются рептилии, занимавшие, однако, в то время среди наземных животных достаточно скромное место. В триасе положение меняется — амфибии уступают сушу рептилиям, при этом крупные амфибии к концу триасового периода вымирают. На протяжении юрского и отчасти мелового периода доминируют динозавры, деля наземный мир с примитивными млекопитающими. Волна вымирания динозавров завершилась примерно 65 млн. лет тому назад, вслед за чем произошла адаптивная радиация млекопитающих, которые господствуют на суше последние 50 млн. лет.

Критерии биологического прогресса трудно использовать для сравнительной оценки состояния представителей далеких ветвей развития жизни, например простейших и млекопитающих. Поэтому обычно их применяют при сравнении относительно близкородственных групп, представители которых сходны в главных чертах морфофизиологической организации (классы в пределах типа, отряды в пределах класса и т. д.). Биологический прогресс эквивалентен состоянию биологического процветания группы, зависящего от успеха в борьбе за существование безотносительно к характеристикам адаптаций, которые этот успех создают. Это могут быть приспособления как общего (ароморфозы), так и частного (идиоадаптации) значения. В группе паразитов процветание нередко сопровождается морфофизиологической дегенерацией. Таким образом, состояние биологического прогресса достигается группой на любом из уровней структурной и физиологической организации особей.

7.8.3. Морфофизиологический прогресс

Наиболее крупные ветви развития жизни, например царства, представлены в современном мире ограниченным числом типов, существенно различающихся по морфофизиологической организации особей (членистоногие и хордовые). В процессе исторического развития в типах последовательно возникают классы, которые, сохраняя свойственные типу принципиальные черты строения, отличаются прогрессивным усложнением морфологии и функций. В типе Хордовых подтипе Позвоночных, например, такой ряд образован классами Рыб, Амфибий, Рептилий, Птиц и Млекопитающих. Возникновение и прогрессивное совершенствование в эволюции крупного таксона плана морфофизиологической организации соответствует понятию морфофизиологического прогресса. Это состояние достигается благодаря изменениям строения и физиологии, которые ведут «... к повышению интенсивности, разнообразия и сложности функций органов, т. е. к подъему общей энергии жизнедеятельности организма...»¹

¹ А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса (Морфобиологическая теория эволюции). Изд. МГУ, 1967, с. 68.

Предложено несколько критериев морфофизиологического прогресса. Так, он сопровождается нарастанием дифференциации и функциональной специализации частей организма на фоне более эффективной их интеграции в единое целое (К. Бэр). Важным показателем служит возрастание независимости организмов от окружающей среды, все большее избавление их от прямой власти условий обитания. О степени независимости живых форм, различающихся по уровню морфофункциональной организации, по отношению к среде обитания можно судить по масштабам неизбежного истребления гамет, зародышей и молоди. Так, от максимально возможного количества потомков в каждом поколении до репродуктивного возраста доживает: у амфибий менее 1%, у рептилий — 2—3%, у птиц — 10%, у млекопитающих — 30—50%. У лососевых на каждые 100 000 икринок развивается 40 взрослых рыб, а у воблы — 15. Уходу от непосредственной власти условий обитания способствуют изменения, стабилизирующие внутреннюю среду организма, совершенствование механизмов гомеостаза. Достижение высших уровней независимости от внешней среды сопряжено с приобретением живыми формами более сложного строения. Такое усложнение требует увеличенных энергетических затрат на поддержание в организмах с прогрессивными чертами строения более низких значений энтропии. Источником свободной энергии для живых существ служит среда обитания, поэтому в процессе морфофизиологического прогресса возрастает сила действия (в известном смысле разрушающего) организмов на окружающий мир.

Состояние морфофизиологического прогресса возникает всегда на основе комплекса ароморфозов, который складывается на протяжении длительных отрезков процесса исторического развития. Отдельные его компоненты возникают в недрах предковой группы и объединяются у переходной формы. Так, признаки, характеризующие в комплексе млекопитающих — живорождение, теплокровность, развитие головного мозга, совершенная терморегуляция, определенное строение зубной системы, черепа, лицевых мышц, наличие диафрагмы — имеются порознь у представителей разных групп их эволюционных предшественников — рептилий. Эти признаки возникали в разное время и в различных ветвях развития рептилий, но объединились хотя бы в некоторой своей части у терапсид.

Приобретение черт прогрессивной структурно-функциональной организации способствует биологическому прогрессу. Одновременно группа сохраняет возможность дальнейшей эволюции, пределы которой ограничены. Так, насекомых отличает повсеместное распространение и чрезвычайное многообразие видов, число которых превышает количество видов всех остальных животных на Земле. Вместе с тем это тупиковая ветвь развития жизни. Линия неограниченного прогресса прошла через млекопитающих.

Причины утери группами эволюционных перспектив во многом не ясны. Это могут быть ограничения, накладываемые типом структурно-функциональной организации в целом или выраженная специализация, что препятствует освоению более сложной адаптивной зоны. Так, некоторое приближение к социальному образу жизни встречается,

например, у насекомых и дельфинов. Предполагают, что общественные насекомые не перешли рубеж между биологической и социальной формой движения материи из-за выраженного преобладания у них инстинктов над индивидуальным научением. Мозг дельфинов по ряду показателей превосходит мозг человека. Однако дельфины — это млекопитающие, глубоко специализированные по многим признакам к жизни в относительно однородной, стабильной водной среде.

Основу морфофизиологического прогресса составляют адаптации общего значения — ароморфозы. Так как масштаб последних варьирует, понятие морфофизиологического прогресса используется также при сравнении особенностей строения и функций представителей разных отрядов в пределах класса, семейств в пределах отряда.

Выдающийся вклад в развитие представлений о биологическом и морфофизиологическом прогрессе внес А. Н. Северцов.

7.9. ЭВОЛЮЦИЯ И ОНТОГЕНЕЗ

Особенности морфологии и физиологии современных организмов представляют собой результат исторического развития (филогенеза) соответствующего таксона. Они отражают те преобразования, которые происходили с предковыми формами на протяжении многих поколений. Между тем у особей каждого поколения черты структурно-функциональной организации воспроизводятся в процессе индивидуального развития (онтогенеза). Процесс исторического развития вида представлен чередой сменяющих друг друга поколений особей. В биологическом смысле особь и ее онтогенез понятия тождественные (см. 2.2), поэтому можно сказать, что историческое развитие является рядом последовательно сменяющихся онтогенезов.

В связи с этим между историческим и индивидуальным развитием существует тесная связь, познание сущности которой имеет большое значение для понимания механизмов эволюционного процесса.

7.9.1. Закон зародышевого сходства

В начале прошлого века биологи обратили внимание на то, что в индивидуальном развитии некоторые органы проходят стадии, на которых они сходны с органами взрослых низших представителей того же крупного таксона. Так, в эмбриогенезе человека последовательно закладывается предпочка, первичная и, наконец, вторичная почка, которая функционирует во взрослом состоянии.

На основании сравнительно-эмбриологических исследований К. Бэр сформулировал закон зародышевого сходства, согласно которому черты, общие для большой группы родственных животных, появляются у зародышей раньше частных признаков. По К. Бэру, в зародышевом развитии животных наиболее рано формируются признаки, отражающие принадлежность к определенному классу, затем — отряду, семейству, роду и, наконец, виду. Он обратил внимание на то, что на ранних стадиях индивидуального развития зародыши разных животных проявляют большое сходство между собой.

Суждения о том, что организм в эмбриогенезе повторяет в той или иной форме историю развития вида, высказывались до появления дарвиновской теории эволюции. Однако лишь на основе положений этой теории связь между фило- и онтогенезом получила правильное естественнонаучное объяснение. Оно состоит в том, что зародышевое сходство, наблюдаемое в большой группе родственных организмов, например позвоночных животных, отражает факт их генетического родства. На это обратил внимание сам Ч. Дарвин, который считал, что зародыша можно рассматривать в какой-то мере как «свидетеля» тех состояний, через которые в процессе исторического развития прошел вид. В трудах Ч. Дарвина отсутствует указание на природу механизма, при помощи которого историческое развитие находит свое отражение в развитии индивидуальном.

Проблема связи между филогенезом и онтогенезом получила дальнейшее развитие в трудах Ф. Мюллера, Э. Геккеля, А. Н. Северцова.

7.9.2. Биогенетический закон

Изучая филогенез ракообразных, Ф. Мюллер обратил внимание на сходство некоторых современных личиночных форм с формами их вымерших предков. На основании этих наблюдений он сделал заключение о том, что ныне живущие ракообразные в эмбриогенезе как бы повторяют путь, пройденный в историческом развитии их предками. Преобразования индивидуального развития в эволюции, по мнению Ф. Мюллера, происходят путем добавления новых стадий к онтогенезу родителей. Повторение в онтогенезе потомков признаков нескольких предков объясняется накоплением таких надставок.

Э. Геккель сформулировал основной биогенетический закон, в соответствии с которым онтогенез представляет собой краткое и быстрое повторение филогенеза.

В качестве доказательств справедливости биогенетического закона используют примеры рекапитуляции. Они заключаются в повторении структуры органов взрослых предков на определенных стадиях индивидуального развития потомков. Так, в эмбриогенезе птиц и млекопитающих закладываются жаберные щели и соответствующие им скелетные образования и кровеносные сосуды. Многие признаки личинок бесхвостых амфибий соответствуют признакам взрослых хвостатых амфибий. В эмбриогенезе человека эпидермис кожи сначала представлен однослойным цилиндрическим, затем многослойным неороговевающим, многослойным слабо ороговевающим и, наконец, типичным ороговевающим эпителием. Соответствующие типы эпителия встречаются у взрослых хордовых — ланцетника, костистых рыб, хвостатых амфибий.

Согласно Э. Геккелю, новые признаки, имеющие эволюционное значение, возникают во взрослом состоянии. По мере усложнения организации взрослых форм зародышевое развитие удлиняется за счет включения дополнительных стадий.

Признаки предковых форм, повторяющиеся в онтогенезе потомков, Э. Геккелем названы п а л и н г е н е з а м и. Нарушение биогенетиче-

ского закона зависит от тех изменений, не имеющих эволюционного значения, которые возникают в ходе индивидуального развития под действием внешних условий. Они могут заключаться в сдвигании процессов зародышевого развития во времени (гетерохронии) и в пространстве (гетеротопии). Нарушения, обусловленные приспособлениями зародышей к условиям развития, Э. Геккель назвал *ценогенезами*. Примером гетерохроний служит более ранняя закладка нервной системы и запаздывание в формировании половой системы у высших позвоночных и человека по сравнению с низшими, гетеротопий — закладка легких, представляющих собой видоизменение задней пары жаберных мешков, расположенных по бокам кишечника, на его брюшной стороне, ценогенезов — амнион, хорион, аллантоис зародышей наземных позвоночных.



А. Н. Северцов (1865—1936)

Основываясь на биогенетическом законе, Э. Геккель предложил гипотезу филогенеза многоклеточных организмов (см. 7. 11. 2). Стадии морен, бластем, гастрем исторического развития рекапитулируют, по его мнению, в онтогенезе многоклеточных животных как стадии морулы, бластулы, гастрюлы.

7.9.3. Теория филэмбриогенезов

Решающее значение для раскрытия связи между онтогенезом и филогенезом имеют труды А. Н. Северцова. Согласно А. Н. Северцову, источником филогенетических преобразований служат изменения, возникающие на ранних этапах онтогенеза, а не у взрослых форм. Если они приводят к развитию признаков, имеющих полезное значение во взрослом состоянии и наследуются, они передаются из поколения в поколение и закрепляются. Такие признаки включаются в филогенез соответствующей группы организмов. Эмбриональные изменения, отражающиеся в дальнейшем на строении взрослых форм и имеющие эволюционное значение, называются *филэмбриогенезами*, которые бывают трех типов.

Эмбриогенез может изменяться путем включения дополнительной стадии к уже имевшимся стадиям без искажения последних (*анаболия*), или же ход эмбриогенеза нарушается в средней его части (*девиация*). Отклонение от обычного хода развития в начале эмбриогенеза называется *архалаксисом*.

Как видно, биогенетическому закону удовлетворяют изменения онтогенеза по типу анаболий. В этом случае зародышевое развитие

представляет, по-существу, ряд последовательных рекапитуляций. В случае девиации рекапитуляции наблюдаются, но в ограниченном объеме, а при архаллаксисе они отсутствуют.

Согласно теории филэмбриогенезов изменения на ранних стадиях индивидуального развития составляют основу филогенетических преобразований органов. Таким образом, онтогенез не только отражает ход эволюции организмов определенного вида, но, претерпевая изменения, оказывает влияние на процесс исторического развития той или иной группы животных. Из сказанного следует, что в известном смысле филогенез можно рассматривать как причину онтогенеза (Э. Геккель). Вместе с тем коль скоро эволюционно значимые изменения строения органов во взрослом состоянии происходят путем изменения эмбриогенеза этих органов, филогенез представляет собой функцию онтогенеза (А. Н. Северцов).

7.10. ЭВОЛЮЦИЯ И ПОВЕДЕНИЕ

7.10.1. Эволюция поведения

Классическая эволюционная теория использовала в качестве критериев исторического родства главным образом морфологические признаки. Современная этология доказала, что не менее надежными в установлении филогенетического родства являются особенности поведения.

Поведение складывается из более или менее сложных реакций организмов на стимулы, поступающие из внешней среды. Повседневные реакции бывают врожденными или приобретаются путем научения.

Способность к научению варьирует у представителей разных групп организмов и внутри вида. Хотя наследственные основы указанного признака далеко не ясны, сам факт его генетической детерминации сомнений не вызывает. Это означает, что способность к научению по-прежнему отвержена действием естественного отбора, а эволюция такой формы поведения не могла происходить согласно обычным механизмам.

Показана наследуемость и некоторых врожденных форм поведения, включая альтруизм и ритуальное поведение животных, оспаривающих какой-либо важный жизненный фактор — местообитание, партнер для спаривания. В последнем случае нередко имеющееся в распоряжении соперников оружие не используется максимально эффективно. Спор ведется «по правилам», которые направлены на сокращение возможности серьезных повреждений. Совершая альтруистический акт, особь как бы отказывается от собственных интересов. В связи с этим можно ожидать, что эволюция таких поведенческих реакций должна идти необычными путями. Действительно, теория утверждает, что в основе эволюции лежит первичное изменение частот аллелей. При этом частота определенного аллеля растет только в том случае, если он повышает общую приспособленность его носителей. Напомним, что общая или дарвиновская приспособленность пропорциональна произве-

ленно жизнеспособности на репродуктивный потенциал особи и оценивается числом оставляемых потомков.

Рассмотрим пример с родительским альтруизмом. Известно, что родители нередко рискуют жизнью, защищая потомство. Закономерен вопрос, мог ли естественный отбор в процессе эволюции видов с альтруистическим поведением сохранить и размножить аллели, повышающие вероятность смерти и, таким образом, объективно снижающие вероятность их передачи дочернему поколению. Представим систему из двух особей, одна из которых (донор) благодаря наличию в генотипе аллеля A способна к альтруистическому действию в отношении второй особи (реципиента). У организмов, имеющих аллель a , альтруистические наклонности снижены. Осуществление донором акта альтруизма снижает его приспособленность на величину C , но повышает приспособленность реципиента на величину B . Возможна ли ситуация, когда альтруизм повышал бы суммарную приспособленность популяции? Модельные расчеты показали, что направление изменений частоты аллелей альтруизма (в данном случае A) в ряду поколений зависит от коэффициента родства между донором и реципиентом. Если его значение превышает величину C/B , то альтруистические действия приводят к подъему в генофонде популяции аллеля A . При таких условиях этологический признак, вредный для отдельной особи, подвергается положительному отбору и закрепляется в генофонде. Эти расчеты указывают, что эволюция столь важных форм поведения как сотрудничество и индивидуальный альтруизм могла происходить на основе внутривидовых разграничений на группы, закономерно отличающиеся степенью генетического родства.

Сделанное заключение подтверждается наблюдениями за пчелами, для общественной организации которых характерны сотрудничество, разделение на касты, индивидуальный (односторонний) альтруизм одной касты в отношении другой. Пчел, как и других перепончатокрылых, отличает первичная диплоидность самок и гаплоидность самцов, поэтому самка имеет больше общих генов с сестрами, чем с собственными дочерьми (рис. 125). В самом деле самка (1) получает два набора генов, один из которых — отцовский — у самок (1 и 2) одного поколения идентичен. Отсюда коэффициент родства между сестрами составляет $3/4$. Отцовские наборы генов самки (1) и ее дочери (4) различны, что снижает коэффициент родства между ними до $1/2$. У всех полностью общественных насекомых, к которым принадлежит и пчела, наблюдается период, когда мать продолжает откладывать оплодотворенные яйца, тогда как ее первая дочь (2) уже достигла половой зрелости. Последняя, как правило, не осуществляет размножение, а остается в семье и выполняет альтруистические действия в отношении сестер (уход, кормление, защита), т. е. становится рабочей пчелой.

Казалось бы рассматриваемой гипотезе противоречит тот факт, что для самки перепончатокрылых коэффициент родства с сыном (4) равен $1/2$, а с братом (3) — $1/4$. Анализ ситуации в семьях пчел показал, что у них неоплодотворенные самки (2), осуществляющие уход за сестрами, в то же время откладывают яйца, развивающиеся партеногенетически в самцов (5). Это объясняет тот факт, что наряду с сестрами (1) они

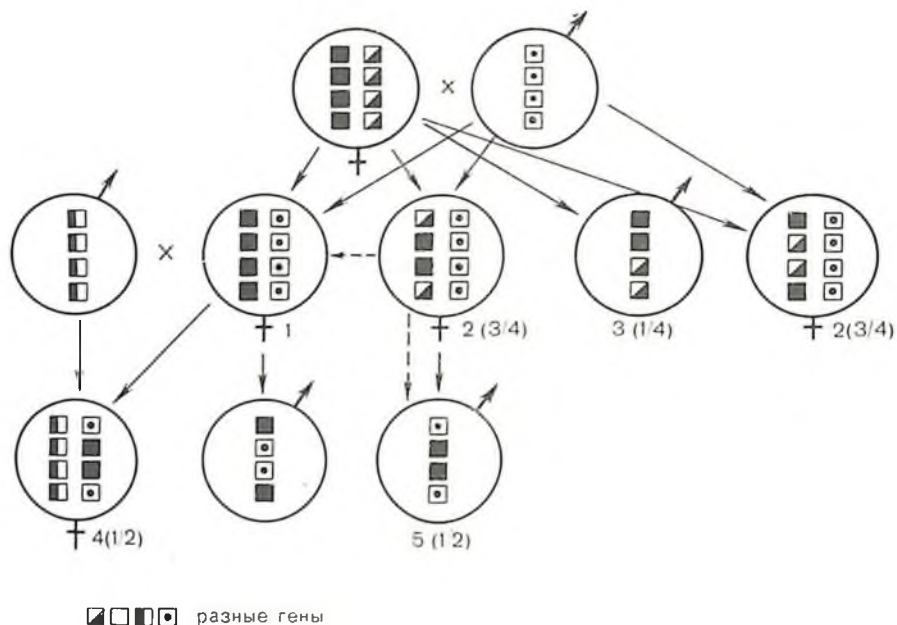


Рис. 125. Степень генетического родства самки-матери с сестрами, дочерьми, сыновьями.

Сплошные стрелки — поток генов, пунктирные — направления проявления альтруизма. Объяснение в тексте.

заботятся о сыновьях (5) больше, чем о братьях (3). Именно такая стратегия, а не участие в репродукции гарантирует дочери максимальные возможности сохранить в ряду поколений генотипы, близкие по составу аллелей ее собственному. Такое поведение способствует закреплению и аллелей альтруизма.

Известны проявления альтруизма между особями, не состоящими в близком генетическом родстве, которые объясняются включением поведенческих реакций, формирующихся на основе личного опыта. Так, зафиксированы обращения самца павиана, пытающегося отбить самку в период течки у другого самца, к третьему самцу. Нередко требуемая помощь предоставляется, но в случае успеха самка неизменно достается первому, а не третьему самцу. Наблюдения показали, что самцы, которые часто отвечают на призыв помочь, сами получают помощь особенно часто. Правилom служит также обращение к тем особям, которые сами ранее получали поддержку. Таким образом, в отличие от индивидуального альтруизма пчел здесь имеет место взаимный альтруизм. Рассмотренные примеры показывают, что эволюция различных форм поведения происходит, по-видимому, согласно универсальным эволюционным механизмам путем естественного отбора и закрепления в генофондах видов поведенческих реакций, повышающих приспособленность популяций.

7.10.2. Значение этологических признаков в эволюции групп животных

Среди эволюционистов растет убеждение, что нередко именно отклонения в поведении, приводящие к смене местообитания, источника пищи или образа жизни, включают новые направления отбора и стимулируют формирование необычных адаптаций. Пример с пчелами подсказывает, что положительный отбор по альтруизму мог быть одним из факторов перехода к общественному укладу жизни. В пчелином улье неоплодотворенные самки в силу особенностей генофонда популяции взяли на себя уход, кормление развивающегося потомства, защиту гнезда. Это привело к выделению касты рабочих пчел с четко очерченными и генетически закрепленными функциями. В результате оказалось возможным глубокое разделение труда, связанное с размножением, выделение каст маток и трутней.

Существует гипотеза, согласно которой развитию орудийной деятельности древнейших гоминид способствовало освоению такой пищи, как костный мозг, содержащийся в трубчатых костях животных, убитых хищниками. Так, большая часть костей, найденных в пещере Макапансгатс (Африка), которая служила местом обитания австралопитеков, представлена фрагментами трубчатых костей крупных млекопитающих со следами намеренных расколов.

7.11. СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

По признаку клеточного строения мир живых существ представлен и м е р я м и неклеточных (вирусы, фаги) и клеточных организмов. Характер филогенетических отношений между ними не ясен. В соответствии с двумя типами клеточной организации выделяют п о д и м п е р и и прокариотических и эукариотических организмов, имея в виду также то, что эукариоты произошли от прокариот. Эукариоты подразделяются на группы одноклеточных (простейших) и многоклеточных организмов. В процессе эволюции вторые произошли от первых. В зависимости от общих особенностей образа жизни и, в частности, способа добывания энергии многоклеточные объединены в три ц а р с т в а: растений — Metaphita, грибов — Fungi и животных — Metazoa (рис. 126). Растения являются автотрофами и используют энергию Солнца, грибы питаются органическими веществами, но по многим другим признакам напоминают растения. Животные представляют собой гетеротрофы, и их образ жизни существенно отличается от такового растений и грибов. Вопросы эволюционных предшественников и путей происхождения названных царств живой природы остаются предметом дискуссий.

Наиболее полно изучены история и филогенетические связи в царстве животных. Знакомство с этой ветвью развития жизни помогает увидеть некоторые общие закономерности филогенеза — наличие ряда форм и типов эволюции групп, необратимость и прогрессивный характер процесса исторического развития в целом. Предполагают,

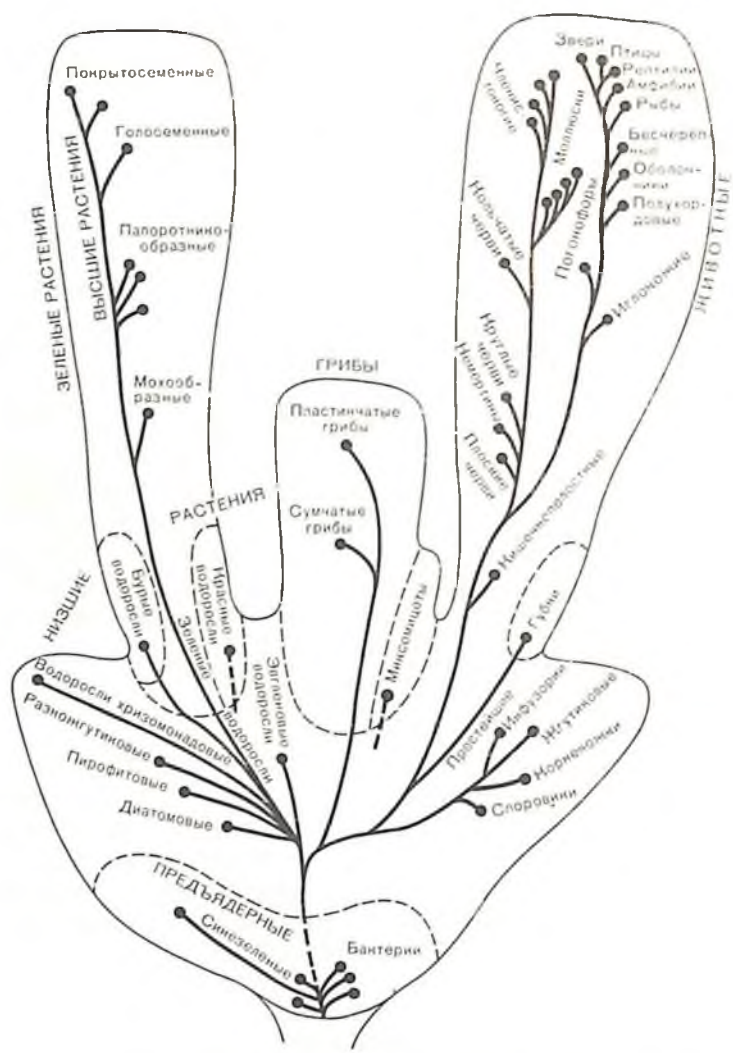


Рис. 126. Филогенетические отношения основных групп растений, грибов, животных и прокариот (пунктиром обозначены предполагаемые положения групп).

что среди простейших имелось по крайней мере две разные предковые формы многоклеточных животных. Потомки одной из них представлены в современной фауне губками, а все другие животные произошли, по-видимому, от иного предка. Наиболее крупные систематические группы, на которые подразделяется царство животных, называются типами. За период существования рассматриваемого царства их было не менее 35. Имеется несколько классификаций типов современных животных. Согласно одной из них в настоящее время на Земле обитает 26 типов. В зависимости от существенных особенностей строения эти типы можно объединить в группы (рис. 127). Сравнительный анализ

| | 1 | 2 | 3 |
|-----------------------|--|--|--|
| Разделы Подразделы | Первично-ротые | Промежуточная группа | Вторично-ротые |
| | Животные без вторичной полости тела | Животные без вторичной полости тела | Вторично-полостные (деломические) животные |
| | Двухслойные или оседелушечные животные | Двухслойные или оседелушечные животные | Трехслойные или двусторонне-несимметричные животные |
| | Гаразоа | Гаразоа | Эуметазоа |
| | Простейшие многоклеточные | Простейшие многоклеточные | Простейшие многоклеточные |
| | Одноклеточные предковые формы | Одноклеточные предковые формы | Одноклеточные предковые формы |
| | | | Появление вторичной полости тела как органа общего значения |
| | | | Наличие трех зародышевых листков. Имеются органы и системы органов. Двусторонняя симметрия тела как основа антивизации движения |
| | | | Наличие зародышевых листков и стойких клеточных специализаций. Образуются ткани. Появляется нервная система. Достигается высокий уровень интеграции организма |
| | | | Клеточные механизмы повторены много раз. Возможность увеличить размеры и повысить стабильность организма. Функциональная специализация клеток. Увеличение числа потомков при размножении гаметам. Увеличение продолжительности жизни |

Рис. 127. Схема главных тупиковых и прогрессивных направлений эволюции групп в царстве животных.

1 — ранг группы; 2 — название группы; 3 — особенности организации, соответствующие прогрессивному направлению эволюции.

последних дает представление об узловых пунктах процесса исторического развития, в которых происходило разделение тупиковых и прогрессивных направлений филогенеза. В рисунке приведены ароморфозы общего значения, способствовавшие неограниченному прогрессу жизни. Представители отдельных типов современных животных изображены на рис. 128 (см. на цвет. вкл.).

Ключевыми событиями в истории развития жизни, которые определили картину современного органического мира, считают возникновение ее самой на планете, переход к эукариотическому типу клеточной организации, появление многоклеточности, возникновение человека.

7.11.1. Происхождение жизни

Есть две основные гипотезы, по-разному объясняющие появление жизни на Земле. Согласно разным вариантам гипотезы панспермии жизнь была занесена из Космоса в виде спор микроорганизмов или же разумные пришельцы из других миров «заселили» планету живыми существами намеренно. Вторая гипотеза утверждает, что жизнь возникла на Земле. В середине прошлого столетия Л. Пастер окончательно доказал невозможность

самозарождения жизни в настоящих условиях. В 20-х годах текущего столетия советский биохимик А. И. Опарин и английский биохимик Дж. Холдейн предположили, что в условиях, имевших место на планете миллиарды лет назад, образование живого вещества было возможно. Эти условия включали отсутствие других живых существ и наличие источников энергии, атмосферы восстановительного типа, воды и приемлемого температурного режима. Основными этапами на пути к возникновению жизни, по-видимому, были: 1) образование атмосферы из газов, которые могут служить «сырьем» для синтеза органических веществ — метана, окиси и двуокиси углерода, аммиака, сероводорода, паров воды; 2) абиогенный синтез биологических мономеров — аминокислот, сахаров, азотистых оснований; 3) полимеризация мономеров в биологические полимеры — полипептиды и полинуклеотиды; 4) образование предбиологических сложных систем — протобионтов, наделенных некоторыми свойствами живых форм; 5) возникновение элементарной структурной, функциональной и генетической единицы жизни — клетки.

Возможность абиогенного синтеза биологических мономеров при отсутствии живых организмов в условиях, напоминающих существовавшие на Земле более 3,5 млрд. лет назад, доказана экспериментально. Если электрические разряды пропускать через смеси газов, имитирующих примитивную атмосферу планеты, то в качестве продуктов реакций получают аминокислоты аланин, глицин, глутаминовая и аспарагиновая, а также мочевины, молочная, янтарная, уксусная кислоты. В абиогенных синтезах на заре развития планеты использовалась энергия УФ-излучения, довольно значительная в то время из-за отсутствия озонового экрана, а также энергия электрических разрядов, радиоактивного распада химических элементов, ударных волн, порождаемых материалами и молниями, космических лучей, вулканов. Биологические мономеры — предшественники биополимеров — накапливались в водах первичного океана, образуя первичный бульон.

В водной среде термодинамические условия благоприятствуют реакции диполимеризации биополимеров, что делает маловероятным образование их непосредственно в первичном бульоне. Предполагают, что реакции полимеризации мономеров в полипептиды и полинуклеотиды происходили в атмосфере или на склонах вулканических конусов, покрытых остывающей лавой при отсутствии воды. Возможность этого доказана в опытах С. Фокса, который выдерживал сухую смесь аминокислот при 130°C в сосудах, приготовленных из кусков лавы, и получил в результате полипептиды. Биополимеры, образующиеся абиогенно в безводной среде, возможно смывались ливнями в первичный бульон, что предотвращало их распад под действием жесткого УФ-излучения.

По достижении определенной концентрации органических веществ в первичном бульоне спонтанно могли возникнуть коацерваты или микросферы — коллоидные капли, обогащенные несколькими или одним полимером, взвешенные в водной среде, имеющие уплотненный наружный слой, имитирующий мембрану. При опреде-

ленных условиях коацерваты проявляют некоторые свойства живых систем — они способны до известной степени избирательно поглощать химические соединения из окружающей среды и использовать их в различных химических реакциях. Часть продуктов этих реакций попадает обратно в среду. Накапливая вещества, коацерваты растут и по достижении определенных размеров распадаются с сохранением некоторых черт исходной химической организации. Стабильность коацерватов, различающихся по химическому составу и ассортименту каталитических реакций, различна. Это создает условия для химического отбора систем, отличающихся благодаря особенностям метаболизма и «обмена» со средой большей стабильностью. Дискретные, открытые фазовообособленные системы типа коацерватных капель, возникавшие, по-видимому, в первичном бульоне, которые были наделены некоторыми чертами живого и способны к предбиологическому химическому отбору, получили название **протобионтов** или **прото клеток**.

Протобионты — это еще не жизнь в полном смысле слова. В них отсутствует механизм, который обеспечивал бы в дочерних каплях точное воспроизведение набора катализаторов и, следовательно, метаболизма, гарантирующего выживание. Переход от протобионтов к клеткам состоял в сопряжении функций биополимеров, являющихся высокоспецифичными катализаторами химических реакций (белки) и способных хранить и передавать в ряду поколений полезную для выживания информацию (нуклеиновые кислоты). В процессе становления клеточной организации возникли также механизм **матричного синтеза**, обеспечивающий точное копирование биологической информации, и **высокоэффективные системы энергообеспечения** жизнедеятельности, основанные на использовании АТФ. С этого момента химический отбор уступил место биологическому и дальнейшее развитие жизни пошло согласно законам биологической эволюции.

7.11.2. Происхождение многоклеточных животных

Существуют различные гипотезы происхождения многоклеточных организмов, однако общепринятым является мнение о том, что предками современных многоклеточных животных были колониальные формы гетеротрофных простейших. В обобщенном виде переход к многоклеточности мог иметь следующие этапы (рис. 129). **Родоначалником**, по-видимому, служила ведущая свободный образ жизни, шаровидная колония воротничковых жгутиконосцев типа *Sphaerocea* с периферическим расположением особей (рис. 129, а). Каждая из них имела жгутик, окруженный у основания «воротничком» — выростом цитоплазмы, образующим карман, в который загонялись пищевые частицы, т. е. первичным способом питания был фагоцитоз. Функцию движения обеспечивал жгутиковый аппарат. Эволюция описанной формы шла в направлении специализации клеток на **половые** и **соматические** с выделением среди последних **фагоцитов** и **киноцитов**. Первые обеспечивали

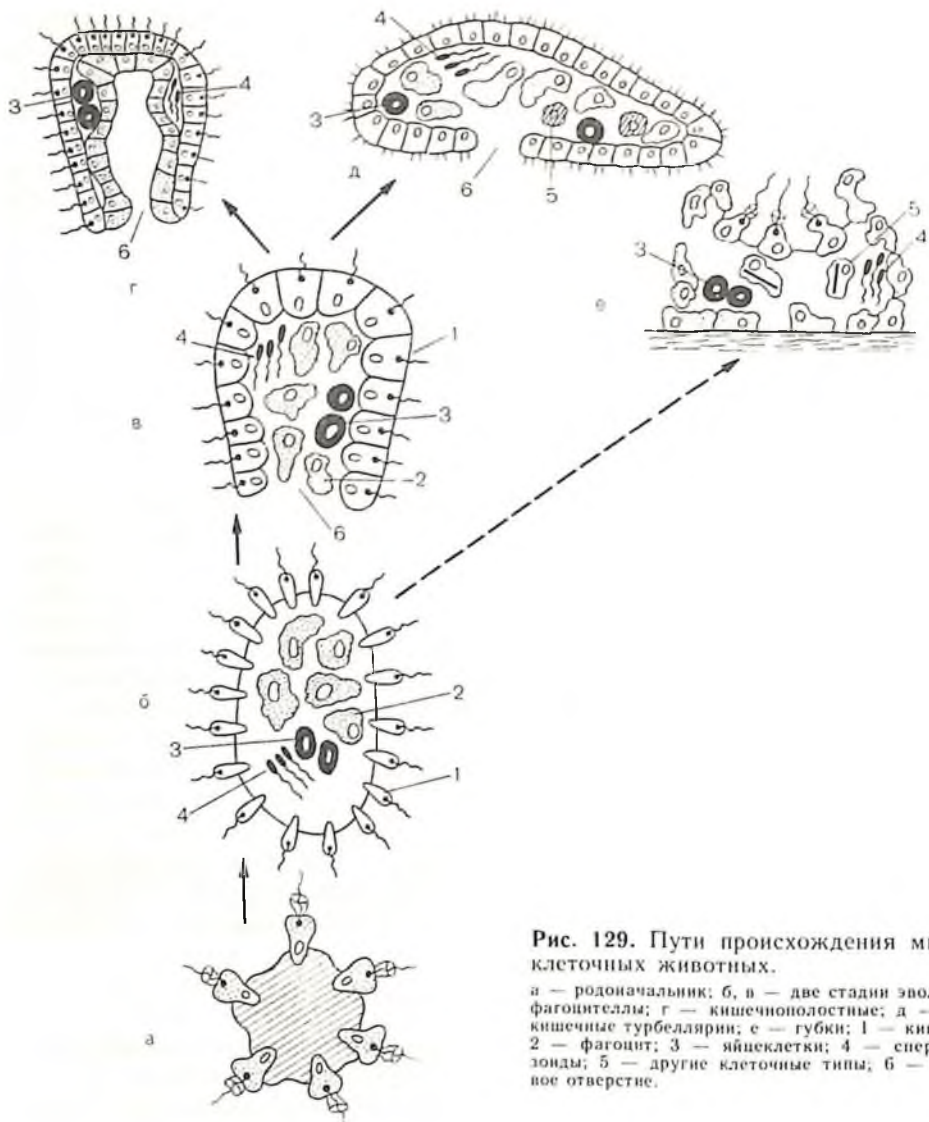


Рис. 129. Пути происхождения многоклеточных животных.

а — родоначальник; б, в — две стадии эволюции фагоцителлы; г — кишечнополостные; д — бескишечные турбеллярии; е — губки; 1 — киноцит; 2 — фагоцит; 3 — яйцеклетки; 4 — сперматозоиды; 5 — другие клеточные типы; 6 — ротовое отверстие.

пищеварительную, вторые — двигательную функцию. На ранних стадиях функции питания и движения, видимо, совмещались в одной клетке, выступавшей попеременно то в одной, то в другой роли. Стойкому разделению функций соматических клеток способствовало смещение фагоцитов внутрь колонии, тогда как киноциты сохранили периферическое положение.

Образование вследствие этого фагоцитобласта и кинобласта соответствует важному этапу перехода к многоклеточности — возникновению двухслойной предковой формы, которую И. И. Мечников назвал фагоцителлой или паренхимеллой (рис. 129, б). Согласно рассматриваемой гипотезе, первич-

ным способом образования двухслойного организма была иммиграция. Вначале выселение клеток из наружного слоя внутрь происходило, по-видимому, равномерно, но затем локализовалось на одном из полюсов. Поляризация организма способствовала образованию на заднем полюсе первичного ротового отверстия. Благодаря упорядоченному биению ресничек здесь создавалось «мертвое пространство», что обеспечивало скопление пищевых частиц и лучшие условия для их поглощения (рис. 129, в).

На следующем этапе дивергентная эволюция предка типа фагоцителлы дала несколько вариантов многоклеточных, которые напоминали по типу строения современных низших животных — кишечнополостных, некоторых плоских червей и, возможно, губок.

Развитие в направлении кишечнополостных включало образование стойкого ротового отверстия, полную эпителизацию (превращение в пласт) фагоцитобласта и возникновение первичного пищеварительного органа в виде энтодермы (рис. 129, г). Клетки эктодермы переднего полюса такого организма приобрели повышенную чувствительность, и здесь могли образоваться ловчие щупальца. Организм в целом характеризовался осеволучевым типом симметрии тела.

Развитие в направлении современных бескишечных турбеллярий (класс Ресничные черви, тип Плоские черви) происходило без эпителизации фагоцитобласта в энтодерму, хотя ротовое отверстие и возникло (рис. 129, д). Смещение у таких животных ротового отверстия на брюшную сторону, будучи связано, по-видимому, с освоением ползающего образа жизни, обусловило переход к двусторонней симметрии тела. Эта ветвь развития жизни на рассматриваемом этапе филогенеза соответствовала направлению неограниченного прогресса.

Ученые, которые допускают общую предковую форму для кишечнополостных, червей и губок, указывают, что линия развития последних должна была выделиться на стадии паренхимеллы до образования ротового отверстия (рис. 129, е). Особенность эволюции в этом направлении заключается в изменении локомоторной функции кинобласта на гидродинамическую, что сопровождалось погружением киноцитов внутрь тела.

Представления, изложенные выше, отражают современное состояние гипотезы происхождения многоклеточных через стадию фагоцителлы. Впервые эта гипотеза была сформулирована И. И. Мечниковым (1877—1880). Он исходил из того, что: 1) в эволюции жизни внутриклеточное пищеварение предшествует полостному; 2) эволюционно более ранним способом образования энтодермы служила не инвагинация наружного слоя, а иммиграция клеток; 3) древнейшее многоклеточное существо имело шаровидную форму и было однослойным.

Альтернативная гипотеза была сформулирована Э. Геккелем в 70-е годы прошлого века. Он сделал следующие предположения: 1) древнейшее многоклеточное (морея) представляло собой шаровидную колонию плотно упакованных клеток с амeboидной активно-

стью; 2) на следующем этапе оно путем накопления жидкости или студнеобразного вещества эволюционировало в пузырькообразный организм (б л а с т е ю); 3) первичным способом образования двухслойного существа (г а с т р е й) была инвагинация; 4) первичным в эволюции многоклеточных животных было полостное пищеварение. Данные современной сравнительной зоологии, зоологии беспозвоночных, сравнительной эмбриологии свидетельствуют в пользу гипотезы И. И. Мечникова.

7.12. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЛОГЕНЕЗА СИСТЕМ ОРГАНОВ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Строение и функции органов человека представляют результат длительных эволюционных изменений структур предшествующих, более примитивных форм. Задача данного раздела — проследить основные направления и способы преобразования систем органов человека в процессе исторического развития. Для решения этой задачи используется исторический метод, значение которого в биологии и медицине исключительно велико. Эволюционно-исторические исследования раскрывают последовательные этапы процесса становления систем органов человека, обусловившие их строение и функции. Знание филогенеза систем органов позволяет врачу понять причины происхождения аномалий развития, рудиментов и атавизмов, найти оптимальные пути реконструкции реконструированного органа, а также дает доказательства животного происхождения человека.

Прежде чем перейти к разбору конкретного материала по филогенезу систем органов человека, необходимо ознакомиться с общими закономерностями преобразований формы и функции в процессе эволюции и методами их изучения.

7.12.1. Эволюционная морфология и ее задачи

Закономерности филогенетических преобразований изучает область науки, получившая название э в о л ю ц и о н н о й м о р ф о л о г и и. Она возникла в конце XIX века на базе трех самостоятельных наук: сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Сравнительная анатомия изучает строение сходных органов взрослых форм животных, относящихся к различным систематическим группам. Сравнительная эмбриология сопоставляет зародышевое развитие организмов, поскольку сходство эмбрионов нередко проявляется более отчетливо, чем взрослых форм. П а л е о н т о л о г и я изучает останки вымерших форм и последовательную смену форм животного мира на Земле. Ее материалы позволяют сравнивать не только строение предковых форм, но и в известной мере условия их существования на основании данных о сопутствующих организмах и характере осадочных пород.

Перед эволюционной морфологией стоят три главные задачи: установление фактов повторения предковых форм, т. е. преемственно-

сти строения или развития, позволяющего выявить родственные связи между организмами; установление способов и направлений филогенетических преобразований в процессе эволюции; выявление связи между характером изменений и условиями существования. В настоящее время эти задачи во многом решены. Установлена филогенетическая преемственность структуры и функций между смежными группами и родственные связи между основными группами животного мира. Сформулированы принципы филогенетических преобразований формы и функции, обусловивших смену форм в процессе исторического развития и приспособительный характер эволюционных преобразований.

Большой вклад в развитие эволюционной морфологии внес А. Н. Северцов. Работы А. Н. Северцова в этой области были продолжены И. И. Шмальгаузен (1884—1963), В. Н. Беклемишевым (1890—1976), В. А. Догелем (1882—1955).

7.12.2. Методы эволюционной морфологии

В эволюционной морфологии основным является метод «тройного параллелизма», сочетающий методы сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Палеонтологические данные дают возможность представить события, происходившие реально в прошлом, и таким образом проверить правильность выводов, вытекающих из материалов сравнительного анализа строения современных организмов. Именно палеонтология представляет такие веские доказательства эволюции, как переходные формы организмов, сочетающие признаки более древних и более молодых групп. На основании палеонтологических находок удается построить филогенетические ряды, т. е. последовательности ископаемых форм, связанных друг с другом в процессе эволюции. Сравнительно-эмбриологические доказательства эволюции базируются на явлениях зародышевого сходства и рекапитуляции (см. 7.9.1 и 7.9.2).

Основной вклад в исследования закономерностей филогенеза внесли сравнительно-анатомические исследования.

С помощью метода тройного параллелизма эволюционная морфология устанавливает и дифференцирует гомологичное и аналогичное сходство структур, гомологичные и аналогичные органы, что составляет первоначальную задачу филогенетических исследований.

Гомологичное сходство (от греч. homologos — одинаковый) проявляется в следующем: 1) единство плана строения органов, одинаковое соотношение и расположение их частей; 2) одинаковое расположение органов в теле; 3) происхождение органов из одних и тех же эмбриональных зачатков. При этом функция органов может быть как одинаковой, так и различной. Примером гомологичных органов служат передние конечности различных позвоночных, которые имеют один и тот же план строения — сначала идет плечо, затем предплечье, запястье, пясть и фаланги пальцев (рис. 130, см. на цвет. вкл.).

Причина гомологичного сходства — историческое родство, т. е. происхождение органов от одного и того же органа общего предка. Благодаря этому сходство организации сохраняется даже в различных условиях существования, в то время как функция в новых условиях нередко видоизменяется. Так, у кровососущих насекомых слюнные железы вместо секрета, смачивающего пищу, выделяют вещество, препятствующее свертыванию крови. Передняя конечность крота служит для рытья почвы, тогда как крыло птицы для полета. Благодаря различной функции возникают некоторые второстепенные отличия и в структуре, но общий план строения и соотношение частей гомологичных органов остаются неизменными. Изучение отличий в строении гомологичных органов позволяет проследить способы и направления их преобразования в процессе исторического развития.

Аналогичное сходство (от греч. *analogos* — сходный) выражается в одинаковой функции. Оно может сопровождаться лишь внешним морфологическим сходством. Аналогичными органами являются крыло бабочки и птицы, конечности членистоногих и позвоночных. Сходство аналогичных органов определяется одинаковыми условиями существования и, следовательно, экологическими задачами и не зависит от филогенетических связей. Организмы, обитающие в одинаковых условиях, нуждаются в сходных по функции приспособлениях. Так, бабочка и птица, обитающие в воздушной среде, имеют несущие поверхности в виде крыльев, источники развития которых у названных животных совершенно различны.

Большое значение для понимания закономерностей филогенеза имеет изучение эволюционных изменений как строения, так и функций органов. Структура и функции взаимно обусловлены. Нельзя представить себе изменения в строении органа без соответствующих изменений его функций и наоборот — изменение функции без изменения строения (формы). Не существует также органов, не выполняющих какой-нибудь функции, и нет функций, не связанных с каким-либо органом. В процессе исторического развития смена функций всегда неразрывно связана со сменой форм. С другой стороны, эволюционно обусловленные изменения морфологии всегда отражают преобразования определенных функций организма.

7.12.3. Главные принципы и предпосылки эволюционных преобразований органов

В основе эволюционных преобразований структур лежат процессы дифференциации и интеграции. Сущность процесса дифференциации заключается в том, что первоначально однородная структура подразделяется на обособленные части, приобретающие различное строение, и, одновременно различные, более частные, функции по сравнению с исходной структурой. Благодаря таким филогенетическим дифференцировкам орган из простого становится сложным, а функции органа более разнообразными, что расширяет возможности приспособления организма к среде.

Примером дифференциации является изменение пищеварительной трубки в полтипе позвоночных. В процессе эволюции пищеварительный тракт подразделяется на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, двенадцатиперстную кишку с печенью и поджелудочной железой, тонкий и толстый кишечник. В различных отделах пищеварительной трубки пища подвергается определенным видам воздействия (механическое, химическое), что приводит в общей сложности к более полной переработке и повышению усвояемости пищи. Более высокая степень усвояемости пищи, в свою очередь, обеспечивает более высокий уровень жизненных процессов и, следовательно, жизнеспособности.

Дифференциация неразрывно связана с процессом интеграции (усиления взаимозависимости частей организма).

Обособляющиеся части специализируются на выполнении одной, более узкой функции исходного органа и в связи с этим в своем существовании становятся более зависимыми от остальных компонентов организма. Поэтому параллельно дифференциации происходит интеграция, нарастает степень соподчинения частей организма между собой и подчинение их организму как целостной системе. Принцип интеграции составляет основу функциональной кооперации отдельных структур и органов. Важным проявлением этого принципа служит объединение органов и частей, различных по происхождению и положению в организме, в функциональные системы (П. К. Анохин), которые обеспечивают ту или иную существенную сторону жизнедеятельности. Так, органы дыхания и кровообращения составляют систему, поддерживающую в тканях требуемый уровень окислительных процессов. Каждой группе организмов свойствен свой набор органов в той или иной функциональной системе, что обусловлено филогенезом.

Необходимой предпосылкой филогенетических преобразований органов служит их **мультифункциональность**. Большинство органов одновременно выполняют несколько функций, одна из которых является **главной**, в то время как остальные — **второстепенными**. Так, передняя конечность собак выполняет функции передвижения (главная), рытья земли, удержания пищи, плавания. У некоторых кольчатых червей органы выделения одновременно служат и для выведения половых продуктов. Благодаря мультифункциональности возможно разделение функций и их преобразование.

Еще одной важной и обязательной предпосылкой эволюционных преобразований органов является **способность к количественным изменениям функций** (главных и второстепенных), которые они выполняют.

7.12.4. Способы морфофункциональных преобразований органов

Способы морфофункциональных изменений органов в филогенезе разнообразны. Более того, в процессе эволюции конкретных групп организмов они сочетаются сложным образом, что затрудняет выделение их «в чистом виде». Вместе с тем типичные способы таких

изменений могут быть описаны. Наиболее часто эволюция органов происходит способом с м е н ы ф у н к ц и й. В этом случае главная функция может потерять свое значение, а одна из второстепенных стать главной. Во всех случаях смены функции одновременно происходят и изменения строения. Так, у предков позвоночных кожные чешуи при переходе на челюсти приобрели функцию зубов. Плавательный пузырь кистеперых рыб в процессе эволюции превратился в орган дыхания атмосферным воздухом.

Среди других способов филогенетических преобразований наиболее важными являются расширение, усиление и активация функций, а также субституция органов и функций. Примером расширения функций служит эволюция грудных плавников рыб. Первоначально они выполняли функции удержания тела на определенном уровне и создания устойчивости, затем стали рулями глубины и направления движения, а у донных рыб — одновременно органами передвижения по дну и опоры.

Усиление или интенсификация функций сопровождается увеличением числа основных функциональных единиц, из которых состоит орган. Нередко это связано с ростом размеров органа и перестройкой его гистологической структуры. Примером может служить развитие переднего мозга позвоночных, эволюция молочных желез путем увеличения числа долей. А к т и в а ц и ю ф у н к ц и й или превращение пассивных органов в активные можно показать на примере развития подвижных плавников рыб из боковых кожных складок.

Способ филогенетических преобразований известный как субституция или замещение органов и функций заключается в том, что в процессе филогенеза один орган замещается другим, принимающим на себя функцию первого. Заменяемый орган или исчезает, или становится рудиментарным. Например, хорда замещается позвоночником, головная почка позвоночных — туловищной.

Исследования филогенеза указывают, что в ходе эволюции могут наблюдаться г е т е р о т о п и и, которые заключаются в изменении места закладки органа или смещении его относительно главных осей тела. Так, сердце птиц и млекопитающих смещается в грудную полость, передние конечности высших позвоночных смещены более кзади, чем грудные плавники рыб. Филогенетические преобразования проявляются также в виде г е т е р о х р о н и й — изменения времени закладки органа. Так, у высших позвоночных закладка сердца происходит раньше, чем у низших.

Для эволюции характерны явления гетеробатмии и компенсации органов и функций. Под г е т е р о б а т м и е й понимают неодинаковый эволюционный уровень развития частей органа или организма. Явление компенсации органов и функций состоит в том, что в процессе филогенеза представителей разных групп организмов сходные экологические задачи решаются путем прогрессивного изменения лишь части органа или системы органов. Например, у некоторых видов млекопитающих специализация к определенной пище

затрагивает желудок, а у других — зубную систему. Явления гетеробатмии и компенсации органов и функций имеют большое эволюционное значение, так как благодаря способности изменяться частями орган и организм сохраняют «резервные» неспециализированные структуры, что может быть использовано в дальнейшем развитии в ином направлении.

7.12.5. Соотносительные преобразования органов

Онтогенетические корреляции. Организм представляет собой в структурном и физиологическом отношении гармоничное целое и соответствует определенному плану строения. Такой результат достигается в эволюции благодаря согласованности филогенетических преобразований органов и частей организмов. Коррелятивные изменения структур организма в процессе исторического развития находят отражение в особенностях соотносительного развития органов и частей в онтогенезе современных животных. Предварительное знакомство с онтогенетическими корреляциями дает возможность понять значение филогенетических корреляций, для обозначения которых используется термин «координации».

Различают геномные, морфогенетические и эргонетические онтогенетические корреляции.

В случае геномных корреляций зависимость между развитием различных признаков организма определяется действием генов, а основным механизмом является плейотропия (см. 5.2.2). Примерами геномных корреляций могут служить сочетание безрогости и короткошерстности у коз, серой окраски кожуры семян и пурпурных цветов у гороха, мутация плодовой мухи, проявляющаяся в редукции крыльев и одновременном укорочении задней пары ног.

Морфогенетические корреляции характерны прежде всего для ранних эмбриональных стадий развития, когда функциональные связи между частями зародыша отсутствуют. При этом зачатки, образующиеся раньше, определяют развитие и характер изменений зачатков, возникающих позже. В основе корреляций такого рода лежит явление эмбриональной индукции (см. 6.5.1).

Морфогенетические корреляции обуславливают у позвоночных большинство соотношений в величине, форме и расположении отдельных органов и их частей в организме. При этом нарушение положения одного элемента корреляционной системы меняет положение или ход развития другого элемента.

Морфогенетические корреляции могут встречаться и на более поздних стадиях онтогенеза в том случае, если морфогенез не завершен. Примером этому служит связь между развитием оперения ног у мохноногих кур и укорочением 4-го пальца. Скелетогенная ткань пальца в этом случае используется на формирование закладок перьев.

Эргонетические корреляции проявляются на более поздних стадиях онтогенеза в растущем или взрослом организме. Они обусловлены взаимозависимостью функций различных органов или частей организма.

В качестве примера можно привести корреляции между развитием периферических органов, нервов и нервных центров в ЦНС. При удалении органа чувств или конечностей нервы и соответствующие нервные центры недоразвиваются. Такой же тип корреляции определяет зависимость между степенью развития мышцы и костного выступа, к которому она прикрепляется, или степенью развития кровеносных сосудов, ее снабжающих. Так, при экспериментальном параличе жевательных мышц у молодых горилл наблюдается недоразвитие скуловых дуг и гребней на черепной крышке. К эргонтическим относятся корреляции между ходом развития половых желез и вторичных половых признаков или некоторых эндокринных желез и скелета.

Геномные корреляции составляют основу для других форм корреляций и прежде всего для морфогенетических. Морфогенетические корреляции являются важным фактором формообразования в эмбриогенезе на дофункциональных стадиях развития органов. Ими в основном определяется тип организации, характеризующий ту или иную систематическую группу. Эргонтические корреляции сменяют морфогенетические на тех стадиях развития, когда органы уже осуществляют свои специфические функции. Благодаря функциональной согласованности частей дифференцированного организма, последний реагирует на изменение среды как целое.

Система корреляций представляет собой главный фактор нормального онтогенеза, обуславливающий согласованное течение формообразовательных процессов. В ходе эволюции она претерпевает определенные изменения. Причиной их служит непрекращающееся преобразование органов и структур, что вызывает дифференцировку самой корреляционной системы, появление в ней более частных, вторичных звеньев корреляций.

Корреляции могут оказывать на онтогенез более частное (распределение позвонков по отделам тела в зависимости от длины и расчлененности его в разных классах позвоночных) или более общее (зачаток хордомезодермы определяет развитие закладки нервной трубки у всех позвоночных) влияние. В процессе естественного отбора корреляции частного характера, имеющие ограниченное значение, нередко исчезают. Корреляции общего характера, сохраняющие свое полезное значение при широком круге условий, даже при глубоких преобразованиях организма, сохраняются естественным отбором. Примером может служить взаимозависимость между степенью развития мышц и нервного центра или степенью развития органа и кровеносных сосудов его снабжающих. Такая корреляция полезна при любых перестройках организма, поэтому она в процессе эволюции сохраняется.

Подобные корреляции существуют длительное время и служат основой для дальнейшей прогрессивной эволюции. В результате в ходе исторического развития происходит медленное, но неуклонное накопление корреляций общего значения, что обуславливает преемственность форм, выражающуюся в повторении предковых черт организации (см. 7.9.2.).

Филогенетические корреляции (координации). Координациями называют устойчивые взаимозависимости между органами или частями организма, обусловленные филогенетически. В структурной организации потомков координации проявляются в сосуществовании и согласованном изменении определенных морфофизиологических признаков, которые образуют постоянный комплекс у той или иной группы организмов. Если два или более органа изменяются взаимозависимо, то можно говорить о координированной эволюции этих структур. Указанная зависимость бывает прямой или косвенной, иногда обе части взаимосвязаны определенными условиями среды, но важно, что даже в ходе дальнейших эволюционных преобразований соотношение между ними сохраняет постоянный характер.

Различают топографические, динамические и биологические координации.

Топографические координации проявляются в сопряженном изменении органов, связанных между собой пространственно, но не связанных функционально. Примером может служить общий план строения различных типов или более мелких систематических групп животных. Так, у хордовых координированная система признаков включает хорду, нервную трубку, жаберные щели в глотке, у млекопитающих — млечные железы, волосяной покров, диафрагму, левую дугу аорты. Топографическими координациями определяется также относительное расположение органов. У всех хордовых, как известно, на дорсальной стороне тела расположена нервная трубка, ниже идет хорда, под ней располагается кишечник, под которым находится сердце или орган, его заменяющий. Основой топографических координаций служат морфогенетические онтогенетические корреляции.

Динамические координации выражаются в согласованном изменении частей, связанных функционально. Так, существует зависимость между строением органа обоняния и обонятельными долями переднего мозга. У млекопитающих органам обоняния принадлежит важная роль в ориентации во внешней среде. Высокоразвитому органу обоняния в этой группе животных соответствуют обонятельные доли большого объема. У птиц орган обоняния играет второстепенную роль в уравнивании с внешней средой. В связи с этим строение его достаточно примитивно, а обонятельные доли мозга имеют небольшие размеры.

Биологические координации проявляются в согласованном развитии органов, которые не связаны ни функционально, ни топографически. В качестве примера приведем зависимость между формой зубов, длиной кишечника и специализацией конечностей у плотоядных и растительноядных животных. У плотоядных в соответствии с особенностями экологии хорошо развиты клыки, кишечник короткий, на ногах когти. У растительноядных развиты зубы с жевательной поверхностью, кишечник длинный, конечности несут копыта. Зависимость между координированными органами в этом случае только косвенная. Связующим и определяющим звеном здесь служат условия среды обитания организма (водная, воздушная, род пищи). Так,

способ добывания пищи определяет зависимость между длиной шеи и длиной передних конечностей у копытных.

Акуловые рыбы не имеют плавательного пузыря, их вес тяжелее воды, поэтому им трудно удерживаться на одной глубине. В соответствии с этим они имеют уплощенное, широкое брюхо, а плавники расположены в горизонтальной плоскости. У рыб, имеющих плавательный пузырь, изменяются согласованно оба признака. Координация определяется существованием рыб в водной среде.

Еще одним примером биологической координации является связь между формой зубов и челюстного сустава у хищных и копытных млекопитающих. Редукция клыков и развитие складчатых зубов у травоядных связана с изменением формы челюстного сустава — уплощение и расширение суставных поверхностей, что определило возможность скольжения нижней челюсти вперед, назад и в стороны. Полезность таких движений первично определяется характером пищи.

Так же как и корреляции, многие координации характеризуются устойчивостью. Таким свойством отличаются прежде всего динамические координации, поскольку возможность изменения структуры органов ограничивается необходимостью сохранения присущих им функций. Устойчивостью характеризуются также многие топографические координации, так как они основаны на стойких морфогенетических корреляциях. Устойчивость координаций, так же как и корреляций, составляет основу преэмергентности форм в процессе исторического развития.

7.12.6. Возникновение и исчезновение органов в филогенезе. Рудименты и атавизмы

В процессе эволюции одни органы появляются, тогда как другие могут исчезать. Механизм этих явлений в настоящее время раскрыт. Основу возникновения новых органов составляет принцип дифференциации, а необходимую предпосылку — мультифункциональность предсуществующих органов. В связи с развитием органов в новых направлениях происходит смена функций. Примером этому служит возникновение млечных желез млекопитающих, которые гомологичны потовым железам. В классе Млекопитающих встречаются виды с групповым расположением потовых желез в виде очаговых скоплений. Поскольку предки млекопитающих высиживали яйца (ехидна, утконос) и согревали детенышей телом, детеныши могли слизывать секрет потовых желез, расположенных на брюхе. Очевидно, пот содержал некоторое количество питательных веществ, поэтому мог играть определенную роль в выживании потомства. В процессе естественного отбора сохранялись формы с большим размером желез и увеличенным количеством питательного материала в их секрете. Строение желез постепенно усложнялось и в конечном итоге возник новый орган — молочная железа, секрет которой — молоко — обеспечивает существование детеныша на ранних стадиях постэмбрионального развития, повышая тем самым выживаемость вида.

Р е д у к ц и я (и с ч е з н о в е н и е) о р г а н о в обычно связана с превращением полезного органа в относительно бесполезный или даже, что встречается очень редко, вредный. Чаще подобное превращение вызывают изменения окружающей среды, иногда появление другого органа, функционально замещающего первый (субституция). Примером может служить редукция головной почки анатомии после появления туловишной. Редукция проявляется в уменьшении размеров органа и упрощении его строения. Для редуцированных органов характерна повышенная изменчивость, что имеет значение в медицинской практике. Так, длина червеобразного отростка (аппендикса) колеблется от 20 до 2 см. Степень редукции может быть различной. Иногда орган исчезает полностью, отсутствуя и у взрослых, и у зародышей. В других случаях он может быть представлен только у зародыша в виде эмбрионального зачатка (головная почка у высших позвоночных). Наконец, орган нормально развивается до определенной стадии, после чего его развитие останавливается, и он сохраняется у взрослых особей в недоразвитом состоянии, не выполняя присущей ему функции. Такие органы получили название **р у д и м е н т а р н ы х** или **р у д и м е н т о в**. Примерами рудиментарных органов у человека служат слепая кишка, аппендикс, мигательная перепонка глаза, волосистой покров, мышцы ушной раковины.

Редукция органа, ставшего бесполезным, обусловлена тем, что он перестает контролироваться естественным отбором. В результате происходит накопление мутаций, вызывающих нарушение его строения. Возникающие изменения нарушают коррелятивные связи органа с другими частями организма, что приводит к отклонениям в нормальном развитии и, в конечном итоге, к остановке развития этого органа на той или иной стадии. При тяжелых нарушениях связей не происходит даже закладки органа в эмбриогенезе.

Процесс недоразвития органов имеет свои закономерности. Последовательность выпадения этапов морфогенеза является обратной по отношению к нормальной последовательности формирования органа, т. е. прежде всего выпадают конечные стадии развития, затем более ранние и т. д. Например, при недоразвитии конечностей прежде всего выпадают закладки фаланг I и V пальцев, которые в норме закладываются последними. Если редукция идет дальше, нарушается закладка последующих дистальных отделов, в то время как проксимальные (плечо, бедро) сохраняются. В отдельных случаях развитие останавливается на стадии нерасчлененной конечности.

Некоторые органы, подвергающиеся редукции, присутствуют в виде эмбриональных закладок на протяжении многих поколений. В этом случае закладка органа сохраняется благодаря ее роли в эмбриогенезе в качестве элемента коррелятивных систем, определяющих развитие других жизненно важных органов. Поэтому процесс редукции не распространяется на ранние этапы формирования органа. Примером служит развитие у высших позвоночных хорды. В отсутствие редукции органы предков переходят во взрослое состояние (атавизмы).

Выше были рассмотрены общие принципы и способы филогенетических преобразований органов. Далее следует материал, иллюстрирую-

ший основные направления и этапы филогенеза систем органов в ряду позвоночных и человека.

Для удобства изучения филогенез каждой системы рассматривается отдельно. При этом не следует забывать, что организм представляется собой целостную систему и изменение одного органа вызывает преобразование в других частях его. Прежде всего это касается структур, которые образуют функциональные системы. Конечной целью эволюционной морфологии является формирование представлений о путях эволюции организма в целом.

Поскольку человек относится к типу Хордовых и подтипу Позвоночных, наибольший интерес для будущих врачей представляют преобразования органов в филогенезе этой группы животных.

7.13. ФИЛОГЕНЕЗ СИСТЕМ ОРГАНОВ ПОЗВОНОЧНЫХ

7.13.1. Наружные покровы

Начиная с низших хордовых обнаруживается подразделение наружных покровов или кожи на поверхностный эпителиальный слой эктодермального происхождения (эпидермис) и подстилающий его соединительнотканый, развивающийся из мезодермы (кориум или собственно кожа). У ланцетника покровные ткани развиты слабо, эпителий однослойный, цилиндрический, содержит отдельные железистые клетки. Кориум представлен незначительным слоем студенистой соединительной ткани.

В подтипе Позвоночных продолжается дифференцировка кожи на отчетливо различимые эпидермис и кориум. Эпидермис становится многослойным, его нижний слой состоит из цилиндрических клеток, активно размножающихся и пополняющих поверхностные слои клеток. Кориум представлен основным веществом, волокнами и клетками. Кожа образует ряд придатков, главными из которых являются защитные образования и железы.

Рыбы. У хрящевых рыб эпидермис содержит большое количество одноклеточных слизистых желез. Кориум плотный, волокнистый. Все тело покрыто плакоидной чешуей, представляющей собой пластинки, несущие шип или зубец. Ее основание лежит в кориуме, а шип прободает эпидермис и выходит наружу. Чешуя состоит из дентина — соединения органического вещества с известью, более твердого, чем кость, и не содержащего клеток.

Закладка плакоидной чешуи образуется на границе эпидермиса и кориума (рис. 131). Нижний слой эпидермиса приобретает форму колпачка, в который внедряется в виде сосочка масса мезодермальных клеток. Клетки, образующие стенки колпачка, становятся цилиндрическими. Подлежащие клетки мезодермы (склеробласты) также располагаются упорядоченно, сплошным слоем. Клетки этого слоя образуют дентиновую пластинку — основание чешуи, охватывающее мезодермальный сосочек. Беспорядочно расположенные в его середине клетки образуют пульпу. Дальнейшее утолщение дентина происходит за счет слоя склеробластов, на поверхности которых возникают все новые

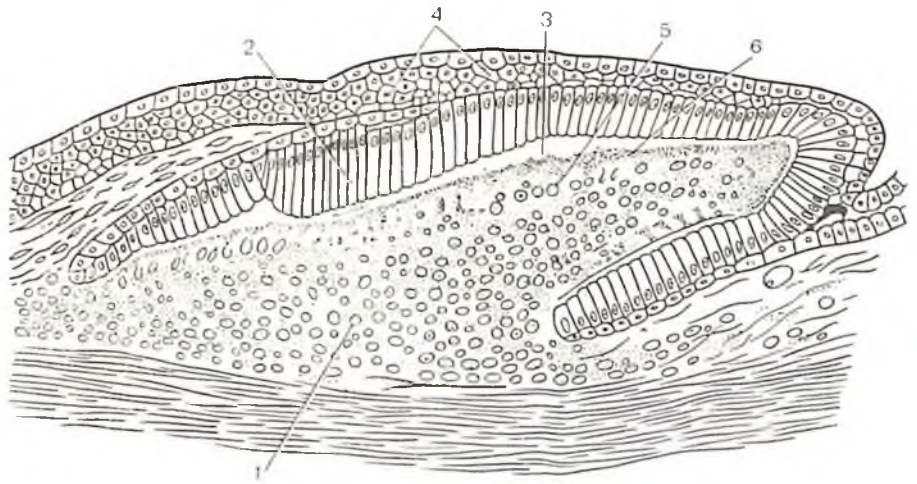


Рис. 131. Закладка плакоидной чешуи.

1 — сосочек кориума, 2 — клетки эмалеобразователи, 3 — эмаль; 4 — эпидермис; 5 — склеробласты; 6 — дентин

слои дентина, благодаря чему шип растет и проходит через эпидермис. Снаружи шип покрыт эмалью, еще более твердой, чем дентин.

У костных рыб тело также покрыто чешуей, но в отличие от хрящевых рыб — костной. Чешуя имеет вид округлых тонких пластинок, черепицеобразно налегающих друг на друга и снаружи покрытых тонким слоем эпидермиса. Развитие костной чешуи идет целиком за счет кориума, без участия эпидермиса. Филогенетически костная чешуя связана с более примитивной плакоидной чешуей.

Амфибии. Кожа земноводных голая, лишена чешуи. Ороговение верхнего слоя выражено слабо. Кориум представлен волокнами соединительной ткани, идущими строго параллельно, и клеточными элементами. В коже много слизистых желез. Кожные железы создают на поверхности жидкостную пленку, которая способствует газообмену (кожное дыхание) и защищает кожу от высыхания, так как слабое ороговение не предохраняет земноводных от потери воды. Кроме того, бактерицидные свойства секрета желез препятствуют проникновению микробов. Ядовитые железы защищают животное от врагов.

Рептилии. В связи с переходом к наземному образу жизни у рептилий увеличивается степень ороговения эпидермиса (защита от высыхания и от повреждений). Чешуя становится роговой. Эпидермис отчетливо подразделяется на два слоя: нижний (мальпигиев), клетки которого интенсивно размножаются, и верхний (роговой), содержащий клетки, постепенно отмирающие в результате особого рода перерождения. В клетках появляются капли кератогиалина — рогового вещества, количество которого постепенно увеличивается, ядро исчезает, клетка уплощается и превращается в твердую роговую чешуйку, которая затем слущивается. Благодаря размножению клеток

мальпигиевого слоя клетки рогового слоя постоянно восполняются. Развитие роговой чешуи поначалу идет также как и костной. Отличия развития наблюдаются на завершающей стадии и заключаются в преобразовании эпидермиса. У рептилий отсутствуют кожные железы.

Млекопитающие. Кожные покровы млекопитающих имеют особенно сложное строение. Оба слоя — эпидермис и кориум хорошо развиты. Эпидермис дает начало многим производным кожи — волосы, ногти, когти, копыта, рога, чешуя, различные железы. Собственно кожа приобретает значительную толщину и состоит преимущественно из волокнистой соединительной ткани. В нижней части кориума формируется слой подкожной жировой клетчатки.

Характерной особенностью млекопитающих является волосной покров, основная функция которого — защита тела от потери тепла. Волосы представляют собой роговые придатки сложного строения. У взрослого человека волосной покров имеется на всем теле, кроме ладоней и подошв, но сильно редуцированный.

В коже содержится большое количество многоклеточных желез — потовые, сальные и млечные. Потовые железы млекопитающих гомологичны кожным железам амфибий. Иногда потовые железы образуют местные скопления. Секрет потовых желез, как правило, имеет жидкую консистенцию и может быть слизистым или белковым по составу, или содержит жир. Потовые железы играют важную роль в процессах выделения и терморегуляции. Испарение пота связано с большой потерей тепла.

Сальные железы выделяют секрет, который смазывает волосы и поверхность кожи, защищая ее от воздействия среды. Появление сальных желез является отличительным признаком млекопитающих.

Млечные железы гомологичны потовым железам. Наиболее близкое сходство с потовыми железами имеют млечные железы клоачных млекопитающих (ехидна, утконос), у которых они расположены группой на так называемом железистом поле, которое находится в сумке для вынашивания яиц и детенышей. Секрет стекает на поверхность и слизывается детенышами. У сумчатых животных имеется сосок, где каждая железа открывается собственным отверстием. По краям развивающегося соска можно встретить все последовательные переходы между обычными потовыми и типичными млечными железами.

У живородящих по бокам брюха закладывается парная полоска утолщенного эпителия — млечная линия, а на ней млечные железы и соски. Расположение и число желез, а также сосков весьма различно. У видов, отличающихся плодовитостью, число сосков доходит до 22—25. С уменьшением числа рождаемых детенышей уменьшается число сосков, обычно встречается 1—8 пар. У летучих мышей, обезьян и человека только одна пара сосков на груди, однако в эмбриогенезе у человека их закладывается 5 пар. Иногда рождаются люди с дополнительными сосками, которые остаются во взрослом состоянии. Основное направление эволюции наружных покровов — дифференци-

ровка слоев кожи и ее производных (железы, чешуя, перья, волосы), обеспечивающих защиту от разнообразных воздействий среды — высыхания, механических воздействий, потери тепла и перегревания.

7.13.2. Скелет

Среди беспозвоночных чаще встречается наружный скелет в виде кутикулярных образований эктодермального эпителия. Наиболее развит подобный скелет у членистоногих. Он состоит из хитина, защищает тело от механических повреждений, высыхания и служит местом прикрепления мышц.

У низших хордовых (бесчерепных) появляется внутренний осевой скелет в виде хорды и плотных волокнистых тяжей, поддерживающих плавники и жаберные щели. Хорда представляет собой упругий тяж, состоящий из особых вакуолизированных клеток (производных энтодермы). Она тянется по спинной стороне от переднего конца тела до заднего. По поверхности хорду облегают эластичная оболочка. Опорная функция хорды обеспечивается упругостью оболочек и клеточных вакуолей, поддерживающих в клетках значительное внутреннее давление (тургор).

У высших хордовых (позвоночных) скелет высокой степени дифференцировки.

Осевой скелет. У низших позвоночных — круглоротых и низших рыб — хорда сохраняется в течение всей жизни. Но одновременно появляются верхние (у круглоротых) и нижние (у рыб) дуги позвонков в виде парных хрящей, расположенных метамерно над хордой и под хордой. Функционального значения дуги не имеют. У высших рыб, кроме дуг, развиваются тела позвонков — или за счет разрастания оснований дуг, образующих вокруг хорды кольцо хрящевой или костной ткани, или частично за счет дуг, а частично из скелетогенной ткани, окружающей хорду. После образования тела позвонка к нему прирастают дуги. Концы верхних дуг срастаются между собой, образуя канал спинного мозга и остистый отросток, нижние дуги дают боковые выросты (поперечные отростки). Таким образом, первоначально каждый позвонок складывается из нескольких элементов. У рыб хорда сдавливается позвонками и приобретает вид четкообразного шнура. Позвоночник дифференцируется на туловищный и хвостовой отделы. Все позвонки туловищного отдела несут ребра. В хвостовом отделе ребра отсутствуют.

В позвоночнике амфибий дифференцируются два новых отдела — шейный и крестцовый, представленные каждый одним позвонком. Шейный отдел обеспечивает подвижность головы, необходимую в более сложных условиях наземной среды. Позвонок несет ребра. Крестцовый отдел возникает на границе хвостового и туловищного, дает опору тазовым костям и задним конечностям. Туловищный отдел представлен пятью позвонками, которые несут ребра значительной длины. Они не доходят до грудины и кончаются свободно.

У рептилий число отделов позвоночника увеличивается; появляется новый отдел — поясничный. Количество позвонков в отде-

лах увеличивается до 8—12. В шейном отделе происходят прогрессивные преобразования. Тело первого шейного позвонка не соединяется дугами, а срастается с телом второго шейного позвонка, образуя зубовидный отросток. Первый шейный позвонок приобретает форму кольца и может свободно вращаться на втором позвонке, что резко увеличивает подвижность головы. Ребра в шейном отделе редуцируются. В грудном отделе все позвонки несут хорошо развитые ребра. Большинство из них соединяется с грудиной, образуя грудную клетку. Появление грудной клетки обеспечивает более совершенный механизм дыхания. Для поясничного отдела характерны массивные поперечные отростки, образованные за счет прирастания рудиментарных ребер.

У млекопитающих во взрослом состоянии хорда сохраняется только в виде nucleus pulposus позвонков. Позвоночник состоит из пяти отделов — шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой. Характерно постоянное число позвонков в шейном отделе, равное 7. Ребра шейных позвонков полностью редуцированы. В грудном отделе количество позвонков колеблется от 9 до 14, чаще 12—13. Позвонки несут ребра, большинство их соединяется с грудиной. Поясничный отдел содержит от 2 до 9 позвонков, имеющих мощные поперечные отростки. Крестец образован сросшимися позвонками, в числе 10 и более. Количество позвонков в хвостовом отделе варьирует.

Как отражение некоторых этапов филогенеза позвоночных у эмбрионов человека на ранних стадиях развития все позвонки имеют ребра, которые в последующем развиваются в полной мере только в грудном отделе. Однако иногда редукция ребер не происходит или она задерживается, тогда возникают дополнительные ребра. Так, довольно частой аномалией скелета у человека являются шейные ребра у нижнего шейного позвонка. Аналогичным образом развивается добавочное ребро, связанное с первым поясничным позвонком. Среди других аномалий следует отметить развитие хвостового отдела позвоночника. В возрасте 1,5—3 мес хвостовой отдел позвоночника эмбрионов человека представлен 8—11 зачаточными позвонками. К концу 3-го мес наружный отдел хвоста редуцируется и погружается в складку между быстро растущими ягодицами. Во внутренней части хвоста количество позвонков уменьшается до 6—2, чаще остается 4. Впоследствии они срастаются между собой, образуя копчик. В отдельных случаях хвостовой отдел позвоночника не останавливается в развитии, а продолжает расти одновременно с другими частями тела. В результате у человека развивается хвостовой придаток. В литературе описаны случаи, когда длина хвоста превышала 20 см. Во взрослом состоянии позвоночник человека приобретает S-образный изгиб, связанный с прямохождением.

Скелет свободной конечности. Впервые конечности возникают у рыб в виде парных плавников — грудных и брюшных, которые в процессе эволюции преобразуются в пятипалые конечности — органы передвижения наземных животных.

У большинства рыб в скелете грудного плавника различают проксимальный отдел, состоящий из небольшого числа (1—3) сравнительно крупных хрящевых пластинок, и дистальный отдел,

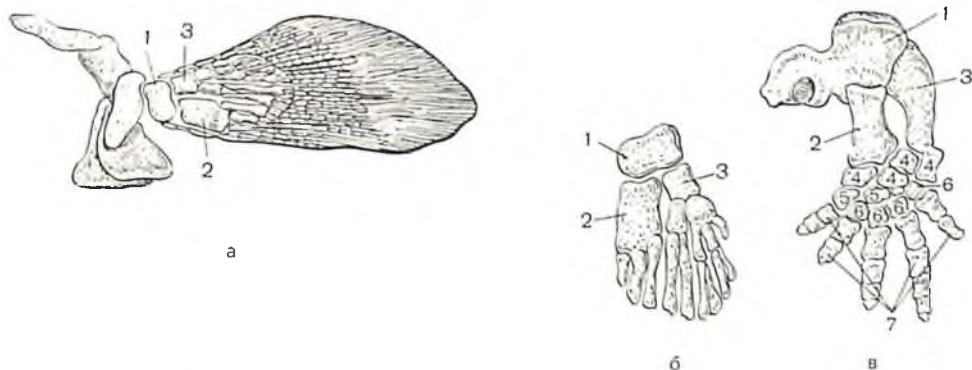


Рис. 132. Скелет парного плавника кистеперой рыбы и стегоцефала.

а — плечевой пояс и плавник кистеперой рыбы; б — внутренний скелет плавника; в — скелет передней конечности стегоцефала; 1 — элемент, гомологичный плечевой кости; 2 — элемент, гомологичный лучевой кости; 3 — элемент, гомологичный локтевой кости; 4 — кости проксимального ряда запястья; 5 — кости медиального ряда запястья; 6 — кости дистального ряда запястья; 7 — фаланги пальцев.

построенный из большого числа радиально расположенных тонких лучей. Каждый луч состоит из большого числа мелких элементов, расположенных по его оси. Все части скелета плавника неподвижно соединены между собой и образуют единую плоскость. С плечевым поясом плавник соединен неподвижно, поскольку в сочленении участвует несколько элементов проксимального отдела. У подавляющего большинства рыб плавники не могут служить опорой для тела, а используются как средство для изменения направления движения (повороты). Исключение составляют плавники ископаемых кистеперых рыб (*Crossopterygia*), широко распространенных в девонском периоде (примерно 300 млн. лет назад) и затем вымерших. Лишь одна из ветвей кистеперых сохранилась до наших дней в районе юго-восточного побережья Африки.

Как показывают материалы палеонтологии, у кистеперых рыб в скелете плавников возник ряд изменений, подготовивший их преобразование в пятипалую конечность. Произошло уменьшение числа костных элементов скелета плавников и их укрупнение путем слияния. Проксимальный отдел плавника состоит у этих рыб только из одного крупного костного элемента. За ним следуют два массивных элемента, гомологов костей предплечья наземных форм. К ним прикрепляются радиально расположенные лучи, число которых уменьшается по сравнению с остальными рыбами — до 7—12 (рис. 132). Вторая особенность парных плавников кистеперых — высокая подвижность в сочленении с плечевым поясом. Так как в соединении участвует только один костный элемент, плавник может совершать вращательные движения. Благодаря указанным преобразованиям плавники этой группы рыб начинают служить опорой для тела и могут использоваться для передвижения по твердому субстрату. Эта новая функция плавников была обусловлена особенностями существования кистеперых рыб. Они обитали в мелких густо заросших, часто пересыхающих водоемах, где нередко единственно возможным способом передвижения являлось

переползание с помощью плавников. Одновременно резкие колебания уровня воды и содержания кислорода вызвали у этих рыб появление добавочных органов дыхания, позволяющих использовать кислород воздуха (см. 7.13.4). В период климатических изменений на Земле, в частности при сокращении водной поверхности при крупных горнообразовательных процессах, кистеперые рыбы, обладая органами атмосферного дыхания и конечностями для передвижения по твердой поверхности, смогли выжить и освоить новую среду обитания — сушу, где они дали начало земноводным.

Первые амфибии (стегоцефалы) обладали конечностями пятипалого типа. Их скелет по плану строения и соотношению костей имел большое сходство с плавниками кистеперых (см. рис. 132, в). Так же как и у кистеперых рыб, проксимальный отдел представлен одним крупным элементом (плечо), за ним следует 2 костных элемента, составляющих предплечье, затем идет 3—4 ряда мелких костей, сохраняющих правильное радиальное расположение (запястье). После запястья следует пястье (5 костей) и, наконец, фаланги пальцев, также сохраняющие радиальный тип расположения костей. Такой план строения скелета единый для всех наземных позвоночных.

Наряду с упрощением строения и уменьшением числа элементов важным моментом в процессе преобразования плавников в конечности наземного типа явилась замена прочного соединения элементов скелета между собой подвижными сочленениями в виде суставов. В результате конечность из простого рычага превратилась в сложный рычаг, части которого подвижны относительно друг друга. Процесс упрощения скелета конечности кистеперых продолжался и позднее. Основные изменения затронули дистальный отдел. Так произошло дальнейшее уменьшение количества лучей. Предки наземных форм имели 7 пальцев, соединенных перепонкой. При выходе на сушу крайние пальцы редуцировались и превратились в рудименты. Сократилось также количество костных элементов в запястье. Амфибии имеют 3 ряда костей запястья — проксимальный, средний и дистальный. У высших позвоночных исчезает средний ряд, а количество костей в каждом ряду последовательно уменьшается, так же как и фаланг. Одновременно в процессе эволюции наземных форм происходит значительное удлинение костей проксимальных отделов — плеча, предплечья, а также дистального отдела (пальцы), в то время как кости среднего отдела укорачиваются.

Все классы наземных позвоночных имеют общий план строения передней конечности, но у различных форм мы встречаемся с большими или меньшими отклонениями от единой схемы. Эти изменения — результат приспособления к различным условиям существования или специализации. Например, роющая передняя конечность крота приобрела лопатообразную форму и несет шесть пальцев. В передней конечности птицы, приспособленной для полета, сросшиеся кости запястно-пястного отдела образуют опору для прикрепления мышц.

Рука человека сохраняет план строения конечности предков — плечо, предплечье, запястье, пястье, фаланги пальцев. Вместе с тем она имеет отличия, связанные с ее новой функцией — прев-

ращением в орган труда. Особенности строения и исключительное многообразие конкретных функций руки человека возникли в процессе освоения трудовой деятельности. Рука, таким образом, как отмечал Ф. Энгельс, является не только органом, но также и продуктом труда.

Происхождение парных конечностей. Поскольку конечности позвоночных возникают в виде парных плавников рыб, основным является вопрос о происхождении в процессе эволюции именно этих структур.

Согласно существующим представлениям парные плавники возникли из кожных складок, расположенных по бокам туловища. Такого рода образования среди ныне живущих организмов встречаются у ланцетника в виде метаплевральных складок и у личинок рыб. Кожные складки древнейших рыб располагались горизонтально и тянулись от переднего конца тела к заднему, не имея ни скелета, ни собственной мускулатуры. Считают, что они служили для увеличения брюшной поверхности животного. Низшие рыбы не имеют плавательного пузыря, а удельный вес их больше удельного веса воды. Поэтому горизонтальные складки, увеличивая брюшную поверхность, замедляли погружение тела в воду. Позднее в кожных складках появились собственный скелет в виде лучей и мускулатуры, расположенные метамерно в каждом сегменте. С появлением скелета, мускулатуры и увеличением размеров складки приобрели новые функции. Они создавали поверхность, обеспечивающую подъемную силу (аналогично крыльям самолета) и служили рулями глубины. Такие функции выполняют плавники современных низших рыб.

Для изменения положения тела рыбы в воде наибольшее значение имели крайние отделы складок, как наиболее удаленные от центра тяжести. Поэтому в процессе естественного отбора сохранились формы с большим развитием крайних отделов складок. Средняя часть, не имеющая функционального значения, постепенно редуцировалась. В результате со временем передние и задние концы складок оказались разобщенными, самостоятельными образованиями (рис. 133). За счет слияния оснований лучей образовались пояса конечностей. У высших рыб произошло перемещение плавников в вертикальную плоскость. На последующих этапах эволюции богато расчлененные плавники дали начало пятипалым конечностям наземных.

Теория происхождения парных плавников из боковых складок имеет ряд доказательств. Так, парные плавники эмбрионов современных рыб закладываются в виде горизонтальных складок, имеющих большую протяженность. Позднее их длина значительно сокращается. Мускула-

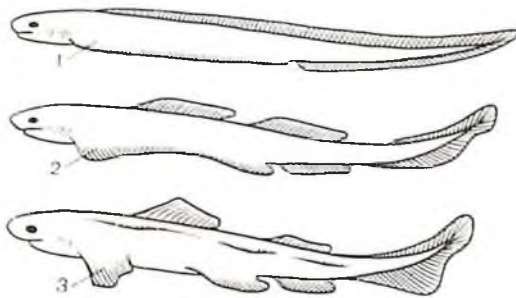


Рис. 133. Происхождение парных плавников рыб.

1 — боковые парные складки; 2 — начальные фазы обособления кожных отделов; 3 — возникновение парных плавников.

тура парных плавников развивается в виде метамерно расположенных мускульных почек, причем у некоторых рыб мускульные почки закладываются на всем пространстве между передней и задней парой плавников. Скелет плавников вначале имеет также метамерное расположение и лишь затем концентрируется.

Следует отметить, что у эмбрионов человека пятипалые конечности закладываются в виде небольших горизонтальных складок, по форме напоминающих плавники.

Скелет головы (череп). Череп позвоночных состоит из 2 основных отделов — осевого и висцерального черепа. Осевой отдел (черепаная коробка) представляет собой продолжение осевого скелета и служит для защиты головного мозга и органов чувств. Висцеральный отдел (лицевой череп) образует опору для передней части пищеварительного тракта.

Оба отдела черепа развиваются независимо друг от друга и различными путями. Наиболее значительные преобразования в процессе эволюции происходят в висцеральном черепе, элементы которого преобразуются в челюстной аппарат, а у высших, кроме того, дают начало элементам органа слуха.

Особенно отчетливо происхождение основных элементов черепной коробки у позвоночных прослеживается в эмбриональном периоде. Черепная коробка у зародышей всех позвоночных закладывается под головным мозгом в виде двух пар хрящей. Задняя пара хрящей представляет собой удлиненные пластинки, расположенные по бокам переднего конца хорды, и поэтому названные парахордалии. Передняя пара хрящей или трабекула лежит впереди от хорды, под основанием переднего мозга. Одновременно образуются парные хрящевые капсулы вокруг зачатков органов слуха, обоняния, а также глазничные хрящи. Разрастаясь, трабекулы и парахордалии сливаются между собой, образуя черепную коробку, прикрывающую мозг снизу и с боков. Слуховые и обонятельные капсулы также прирастают к черепной коробке. Глазничные хрящи заполняют боковые стенки.

Положение парахордалий по отношению к хорде сходно с положением элементов позвоночника по отношению к хорде в туловищной части. Кроме того, в задней части парахордалий обнаруживаются следы сегментации. На этом основании считают, что парахордальные хрящи возникли путем слияния определенного числа позвонков (рис. 134). Трабекулы не имеют сходства со структурами осевого скелета. Висцеральная часть черепа у зародышей позвоночных состоит из метамерно расположенных хрящевых дуг, охватывающих подобно обручам начальный отдел пищеварительного тракта. Дуги отделены друг от друга висцеральными щелями. Дуги принято обозначать порядковыми номерами в соответствии с их расположением по отношению к черепу. Ближайшая к черепной коробке пара — первая, следующая кзади — вторая и т. д. Уже у зародыша две передние дуги (1-я и 2-я) отличаются от остальных расчленением на меньшее количество составных элементов и большей массивностью (рис. 135). В процессе дальнейшего развития именно эти дуги претерпевают сложное превращение, преобразуясь в челюсти, а у высших, кроме того,

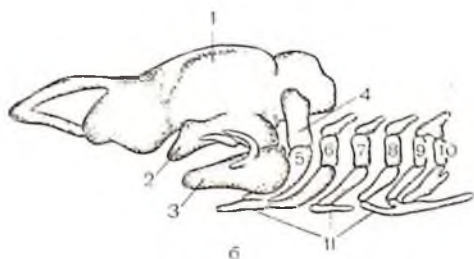
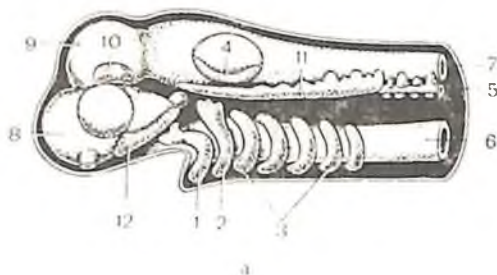
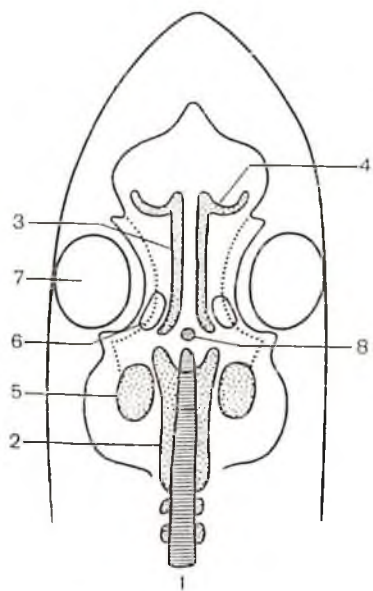


Рис. 134. Распределение хрящевых закладок осевого черепа акулы (вид со спинной стороны). Закладки обведены контурами черепа и головы взрослого животного. 1 — хорда; 2 — паракордальи; 3 — трабекулы; 4 — обонятельные капсулы; 5 — слуховая капсула; 6 — глазничные хрящи; 7 — глаз; 8 — гипофиз.

Рис. 135. Хрящевой череп акулы.

а — зародыш: 1 — челюстная дуга; 2 — подъязычная дуга; 3 — 3-6-я жаберные дуги; 4 — слуховая капсула; 5 — хорда; 6 — кишка; 7 — спинной мозг; 8 — передний мозговой пузырь; 9 — средний мозговой пузырь; 10 — глазничные хрящи; 11 — паракордальи; 12 — трабекулы; б — взрослая особь: 1 — осевой череп; 2 — небноквадратный хрящ; 3 — нижний хрящ 1-й дуги; 4 — гиомандибулярный хрящ; 5 — гионд; 6—10 — жаберные дуги; 11 — копула.

дают начало опорному аппарату языка и элементам органа слуха. Поскольку 1-я дуга у большинства современных позвоночных приобретает функцию челюстного аппарата, ее называют еще челюстной дугой, а 2-ю дугу — тоже по функции — подъязычной или гиондной. Остальные дуги, начиная с 3-й, называют жаберными, поскольку у низших они служат опорой для жаберного аппарата.

На ранних этапах развития висцеральный и осевой отделы черепа не связаны между собой, но позднее такая связь возникает.

Общие для всех зародышей закладки осевого и висцерального черепа в процессе постэмбрионального развития претерпевают изменения в соответствии с особенностями исторического развития каждого класса.

У н и з ш и х р ы б (хрящевых) осевой череп во взрослом состоянии более плотно охватывает мозг. Появляется затылочный отдел, слуховые капсулы включаются в боковые стенки, обонятельные хрящи присоединяются к передней части черепа. Висцеральный череп состоит из ряда хрящевых висцеральных дуг, охватывающих глотку наподобие обруча (см. рис. 135), из которых 1-я (челюстная) дуга состоит всего из двух крупных хрящей, вытянутых в передне-заднем направлении — верхнего (небноквадратного) и нижнего (меккелева). Верхние и нижние

хрящи каждой стороны сращены между собой и выполняют функции челюстей (первичные челюсти). 2-я висцеральная дуга состоит из двух парных и одного непарного хряща, соединяющего снизу парные хрящи между собой. Верхний элемент пары, более крупный, — гиомандибулярный хрящ, нижний парный элемент — гионд, непарный — колула. Верхний край гиомандибулярного хряща соединен с черепной коробкой, нижний с гиондной, а передний — с лежащей впереди челюстной дугой. Таким образом, гиомандибулярный хрящ выполняет роль подвеска для челюстной дуги, она присоединяется к черепу с помощью подъязычной дуги. Такой тип соединения челюстей с черепом называется гиостилией (гиостильный череп) и свойствен низшим позвоночным. Остальные дуги (3—7) образуют опору для дыхательного аппарата.

У высших рыб (костные), наряду с первичным, хрящевым черепом, гомологичным осевому черепу низших рыб, появляется вторичный череп из накладных костей. Вторичный череп значительно шире первичного. Он покрывает первичный череп сверху (парные теменные, лобные, носовые кости), снизу (большая непарная кость — парасфеноид) и с боков (надвисочная, чешуйчатая кости). Основные изменения висцерального черепа касаются челюстной дуги. Верхняя челюсть вместо одного крупного небноквадратного хряща состоит из 5 элементов — небный хрящ, квадратная кость и 3 крыловидных кости. Впереди от первичной верхней челюсти образуются 2 крупные накладные кости — предчелюстная и челюстная, снабженные крупными зубами, которые становятся вторичными верхними челюстями. Дистальный конец первичной нижней челюсти также покрывает большая зубная кость, она выдается далеко вперед и образует вторичную нижнюю челюсть. Таким образом, функция челюстей у высших рыб переходит к вторичным челюстям, образованным накладными костями. Подъязычная дуга сохраняет прежнюю функцию подвеска челюстей к черепу. Следовательно, череп высших рыб также гиостильный.

У земноводных значительные изменения касаются в основном висцерального отдела, поскольку с переходом к наземному образу жизни происходит замена жаберного дыхания кожно-легочным.

Первичный череп амфибий почти не подвергается окостенению и не отличается от первичного черепа рыб. Для вторичного черепа характерно выраженное сокращение числа костных элементов.

В отношении висцерального черепа одно из главных отличий заключается в новом способе соединения челюстной дуги с черепом. Амфибии в отличие от гиостильного черепа рыб имеют череп аутогильный, т. е. у них челюстная дуга соединена с черепом непосредственно, без помощи подъязычной дуги, благодаря срастанию небного хряща челюстной дуги (первичная верхняя челюсть) на всем протяжении с осевым черепом. Нижнечелюстной отдел сочленяется с верхнечелюстным и, таким образом, тоже получает связь с черепом без помощи подъязычной дуги. Благодаря этому гиомандибулярный хрящ освобождается от функции подвеска челюстей (рис. 136).

Новый способ присоединения челюстей к черепу влечет ряд важных преобразований в подъязычной дуге. Гиомандибулярный хрящ сильно

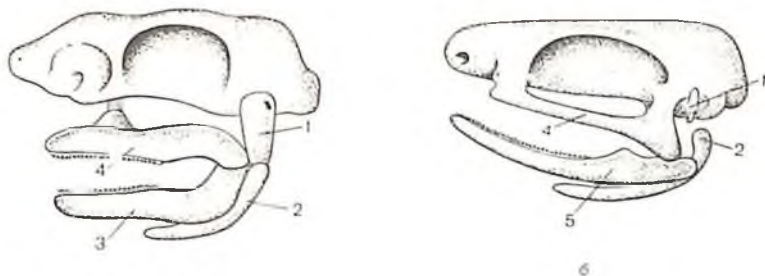


Рис. 136. Типы сочленений нижней челюсти с черепом.

а — гиостильный череп акулы, б — аутоотильный череп амфибии; 1 — гиомандибулярный хрящ, 2 — гионд, 3 — нижний хрящ (меккелев) челюстной дуги, 4 — небноквадратный хрящ верхней челюсти, 5 — нижняя челюсть.

редуцируется и приобретает совершенно новую функцию — входит в состав слухового аппарата в качестве слуховой косточки (столбик). Смене функций способствовало расположение гиомандибулярного хряща рядом со стенкой слуховой капсулы и превращение первой висцеральной щели, в которой находился редуцированный гиомандибулярный хрящ, в воздухоносную полость среднего уха. Оказавшись внутри барабанной полости, гиомандибулярный хрящ становится слуховой косточкой, которая участвует в передаче звуковых колебаний внутреннему уху. Это имело важное значение при освоении амфибиями наземной среды, поскольку обеспечило более совершенное восприятие звуковых сигналов, которые в наземных условиях проводятся слабее, чем в водной среде. Частично подъязычная дуга — гиондный хрящ вместе с жаберными дугами образует опору для языка и подъязычный аппарат, частично — гортанные хрящи.

У зародышей рептилий также закладываются четыре пары жаберных дуг и жаберные щели, из которых прорывается наружу только одна, а именно первая, расположенная между челюстной и подъязычной дугами, тогда как остальные быстро исчезают. Осевой череп в отличие от земноводных состоит только из костной ткани. Висцеральный череп рептилий, так же как и амфибий является аутоотильным. Однако есть и некоторые отличия. Передний элемент первичной верхней челюсти — небный хрящ — редуцируется. Поэтому в причленении верхней челюсти к черепу участвует только задний отдел — квадратная кость. Соответственно площадь поверхности причленения уменьшается. С квадратной костью верхней челюсти соединяется нижняя челюсть и таким путем присоединяется к черепу. Единственная жаберная щель, прорывающаяся наружу в эмбриональном периоде, преобразуется в полость среднего уха, а гиомандибулярный хрящ — в слуховую косточку. Остальная часть висцерального скелета образует подъязычный аппарат, который состоит из тела подъязычной кости и трех пар отростков. Тело подъязычной кости образуется за счет срастания копул подъязычной дуги и всех жаберных дуг (см. рис. 135). Передние рожки этой кости соответствуют нижнему парному элементу подъязычной дуги — гионду, а задние — парным элементам двух первых жаберных дуг.

В осевом черепе млекопитающих происходит уменьшение числа костей за счет их слияния. Резко меняется конфигурация черепа, что связано с прогрессивным увеличением объема мозга. В частности, передняя стенка черепной коробки приближается к обонятельным капсулам, мозговая полость постепенно надвигается на носовую, а у форм с наиболее развитым мозгом (человек) оказывается расположенной над носовой полостью, в то время как у низших мозговая полость находится позади носовой. Главная особенность висцерального черепа млекопитающих заключается в появлении принципиально нового типа сочленения нижней челюсти с черепом, а именно нижняя челюсть присоединяется к черепу непосредственно, образуя подвижный сустав с чешуйчатой костью черепной коробки. В этом сочленении участвуют только дистальный отдел покровной зубной кости (вторичная нижняя челюсть). Ее задний конец у млекопитающих изогнут вверх и заканчивается сочленовным отростком. Благодаря образованию указанного сустава квадратная кость первичной верхней челюсти теряет функцию подвеска нижней челюсти и превращается в слуховую косточку, которая получила название наковальни (рис. 137). Первичная нижняя челюсть в процессе эмбрионального развития полностью выходит из состава нижней челюсти и также преобразуется в слуховую косточку, которая получила название молоточек. И, наконец, верхний отдел подъязычной дуги — гомолог гиомандибулярного хряща — преобразуется в третью слуховую косточку — стремечко. Таким образом, у млекопитающих вместо одной образуются три слуховые косточки, которые составляют функционально единую цепь.

Нижний отдел подъязычной дуги у млекопитающих преобразуется в передние рожки подъязычной кости. Первая жаберная дуга дает начало задним рожкам, а ее копула — телу подъязычной кости; 2-я и 3-я жаберные дуги образуют щитовидный хрящ, впервые в процессе эволюции появляющийся у млекопитающихся, а 4-я и 5-я жаберные дуги дают материал для остальных гортанных хрящей, а также, возможно, для трахеальных.

Как видно из приведенного сравнительно-анатомического обзора, скелет человека полностью гомологичен скелету млекопитающих. У человека нет ни одной кости, которая отсутствовала бы у представителей класса (рис. 138). Вместе с тем в процессе антропогенеза в скелете человека появляется ряд особенностей. Большинство из них прямо или косвенно связано с прямохождением. Согласно Ф. Энгельсу, переход к прямохождению явился главным фактором, обусловившим перестройку человеческого тела.

Прямым следствием перехода человека к передвижению на двух ногах являются:

1) изменения стопы, которая потеряла хватательную функцию и превратилась в орган с чисто опорной функцией, что сопровождалось появлением продольного свода стопы (амортизирует сотрясение внутренних органов при ходьбе);

2) мощное развитие большого (I) пальца по сравнению с другими, поскольку он становится главной точкой опоры, и потеря им значительной подвижности и способности к противопоставлению;

PORIFERA (губки)

а



GASTROTRICHA (брюхохресничные черви)



CNIDARIA (антинии, медузы, кораллы)

б



KINORHYNCHA (киноринхи)



STENOPHORA (гребневники)

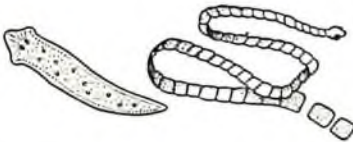


NEMATODA (круглые черви)



PLATYHELMINTHES (плоские черви)

в



PRIAPULIDA (приапулиды)



NEMERTINA (немертини)



ENTOPROCTA (стебельчатые животные, снабженные щупальцами)



ACANTHOCEPHALA (сиребни)

г



ANNELIDA (дождевые черви, сабеллиды)

ROTIFERA (коловратки)

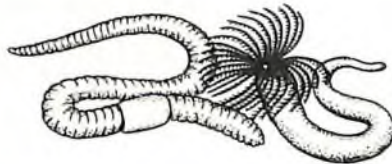


Рис. 128. Представители ныне живущих типов многоклеточных животных. а — губки; б — двухслойные; в — трехслойные бесполовые; г — первичнополостные; д — вторичнополостные животные.

ARTHROPODA (насекомые, паукообразные, морские желуди)



SIPUNCULIDA (сипункулиды)



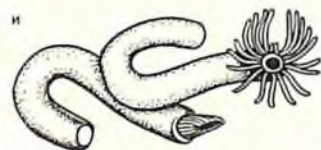
ECHIUROIDEA (эхиуриды)



MOLLUSCA (улитки, осьминоги, кальмары)



PHORONIDA (форониды)



BRACHIOPODA (плеченогие)



ECTOPROCTA (мшанки)



CHAETOGNATHA (щетиночелюстные)



POGONOPHORA



ECHINODERMATA (морские звезды, морские ежи)



HEMICHORDATA (баланоглосс)



UROCHORDATA (асцидии)



CHORDATA (ланцетник, рыбы, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие)

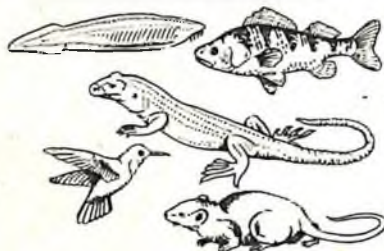


Рис. 128. Продолжение.

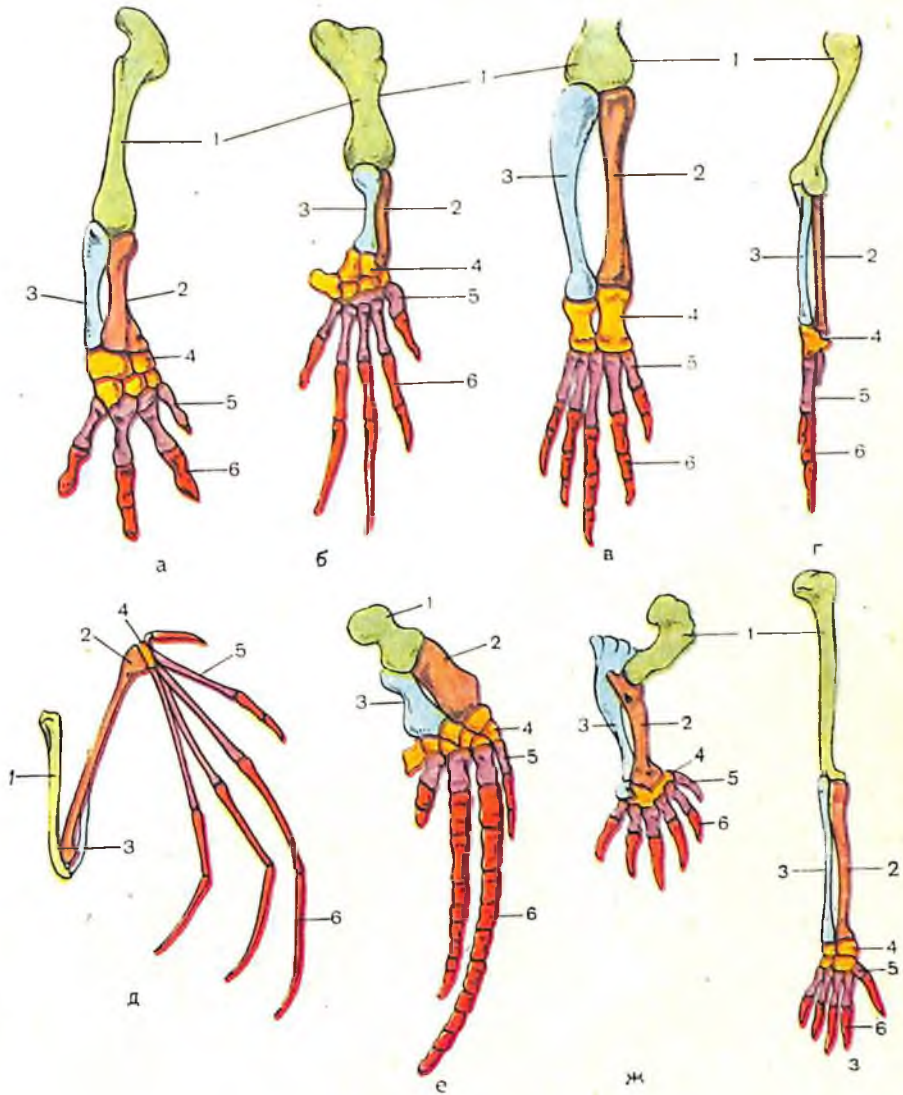


Рис. 130. Гомология скелета передней конечности позвоночных.

а — саламандра; б — черепаха; в — крокодил; г — птица; д — летучая мышь; е — кит; ж — крот;
 з — человек. 1 — плечевая кость; 2 — лучевая кость; 3 — локтевая кость; 4 — кости запястья;
 5 — кости пясти; 6 — фаланги пальцев. Гомологичные части органа выделены одинаковым цветом.

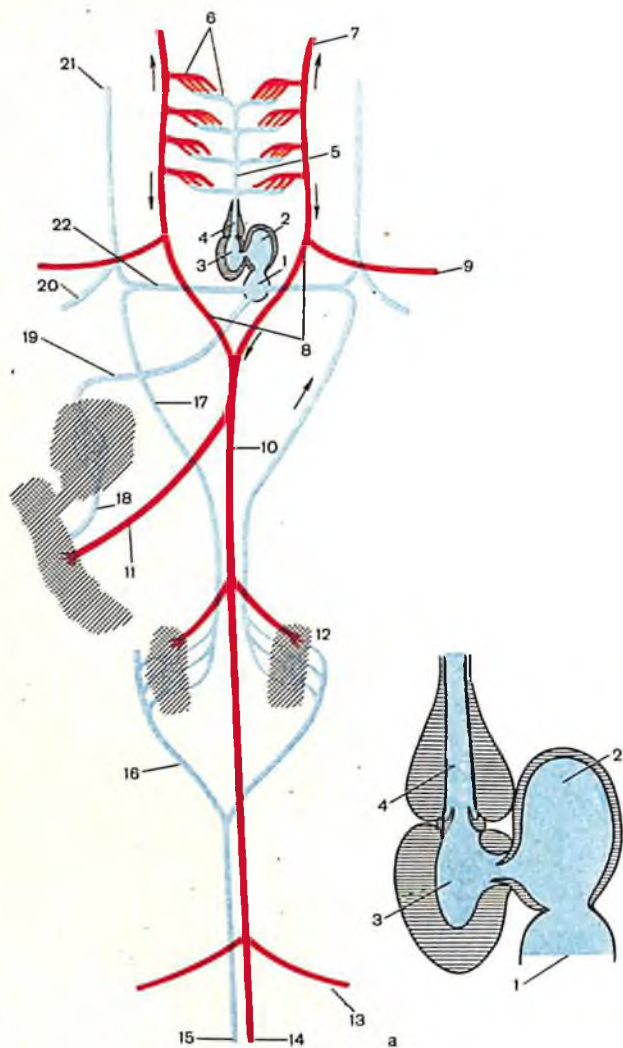


Рис. 143. Эволюция кровеносной системы позвоночных.

а — рыба: 1 — венозный синус; 2 — предсердие; 3 — желудочек; 4 — луковички аорты; 5 — брюшная аорта; 6 — жаберные сосуды; 7 — левая сонная артерия; 8 — корни спинной аорты; 9 — левая подключичная артерия; 10 — спинная аорта; 11 — кишечная артерия; 12 — почки; 13 — левая подвздошная артерия; 14 — хвостовая артерия; 15 — хвостовая вена; 16 — правая воротная вена почек; 17 — правая задняя кардинальная вена; 18 — воротная вена печени; 19 — печеночная вена; 20 — правая подключичная вена; 21 — правая передняя кардинальная вена; 22 — правый кювьеров проток.

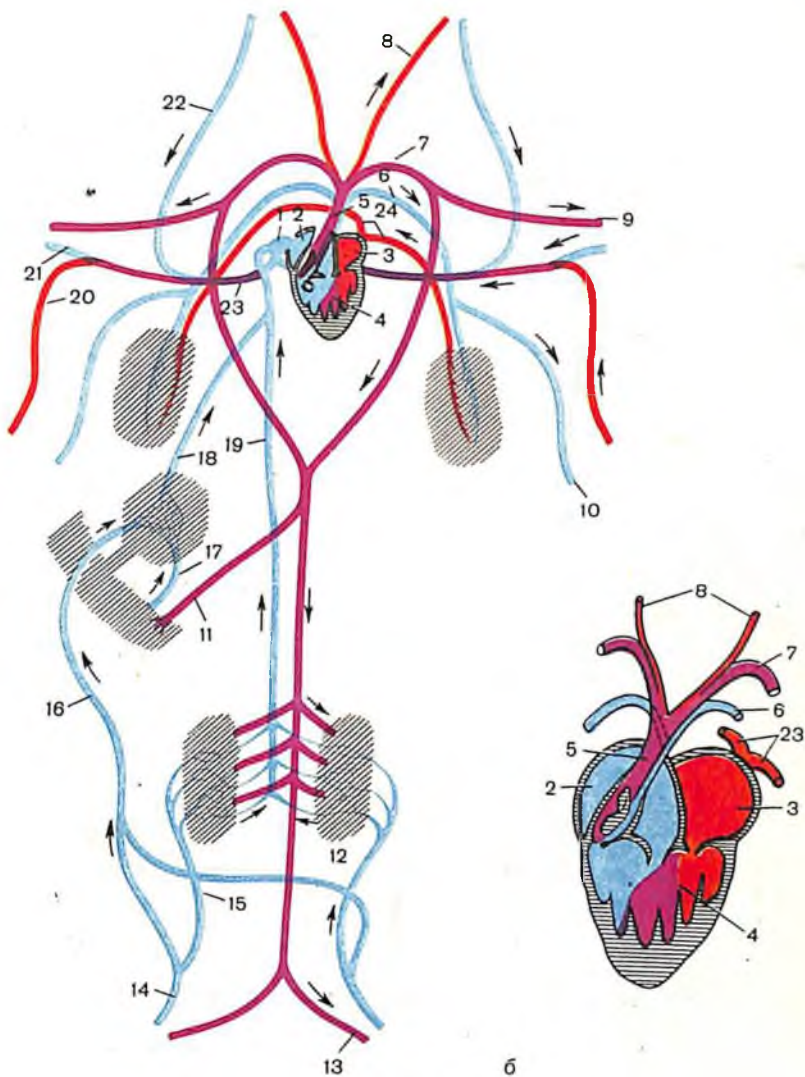


Рис. 143. Продолжение

б — амфибия: 1 — венозный синус; 2 — правое предсердие; 3 — левое предсердие; 4 — желудочек; 5 — артериальный конус; 6 — левая легочная артерия; 7 — левая дуга аорты; 8 — сонные артерии; 9 — левая подключичная артерия; 10 — левая кожная артерия; 11 — кишечная артерия; 12 — почки; 13 — левая подвздошная артерия; 14 — правая подвздошная вена; 15 — воротная вена почек; 16 — брюшная вена; 17 — воротная вена печени; 18 — печеночная вена; 19 — задняя полая вена; 20 — кожная вена; 21 — правая подключичная вена; 22 — правая яремная вена; 23 — правая передняя полая вена; 24 — легочные вены.

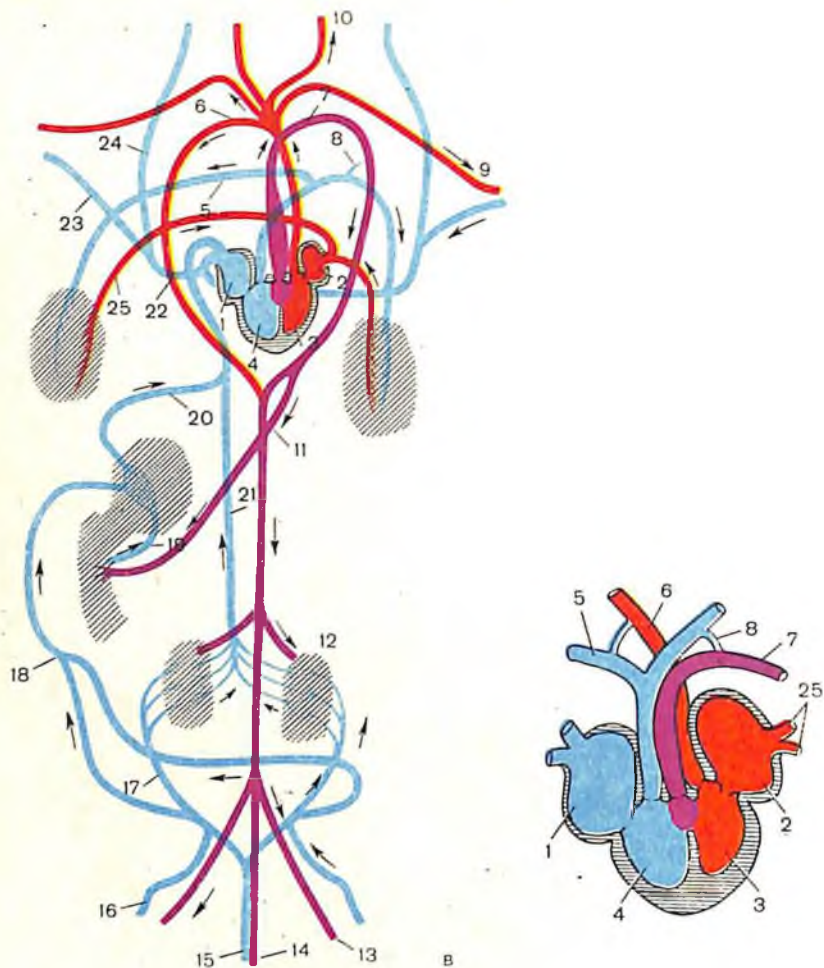


Рис. 143. Продолжение.

в — рептилия: 1 — правое предсердие; 2 — левое предсердие; 3 — левая половина желудочка; 4 — правая половина желудочка; 5 — правая легочная артерия; 6 — правая дуга аорты; 7 — левая дуга аорты; 8 — левый боталлов проток; 9 — левая подключичная артерия; 10 — левая сонная артерия; 11 — кишечная артерия; 12 — почки; 13 — левая подвздошная артерия; 14 — хвостовая артерия; 15 — хвостовая вена; 16 — правая бедренная вена; 17 — правая воротная вена почек; 18 — брюшная вена; 19 — воротная вена печени; 20 — печеночная вена; 21 — задняя полая вена; 22 — правая передняя полая вена; 23 — правая подключичная вена; 24 — правая яремная вена; 25 — правая легочная вена.

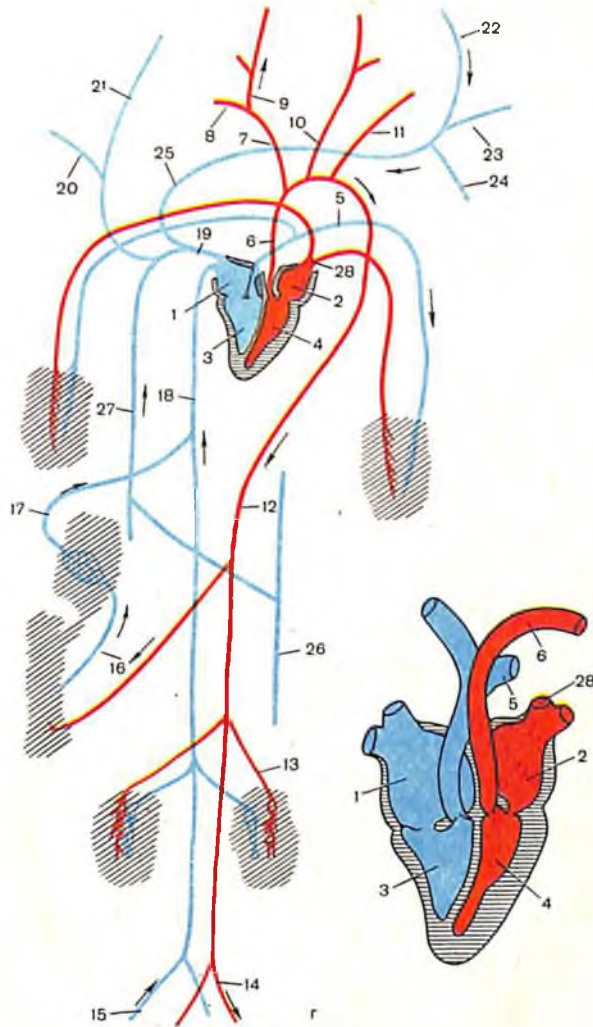


Рис. 143. Продолжение.

г — млекопитающее; 1 — правое предсердие; 2 — левое предсердие; 3 — правый желудочек; 4 — левый желудочек; 5 — левая легочная артерия; 6 — дуга аорты; 7 — безымянная артерия; 8 — правая подключичная артерия; 9 — правая сонная артерия; 10 — левая сонная артерия; 11 — левая подключичная артерия; 12 — слинная аорта; 13 — почечная артерия; 14 — левая подвздошная артерия; 15 — правая подвздошная вена; 16 — воротная вена печени; 17 — печеночная вена; 18 — задняя полая вена; 19 — передняя полая вена; 20 — правая подключичная вена; 21 — правая яремная вена; 22 — левая яремная вена; 23 — левая подключичная вена; 24 — верхняя межреберная вена; 25 — безымянная вена; 26 — полунепарная вена; 27 — непарная вена; 28 — легочные вены.

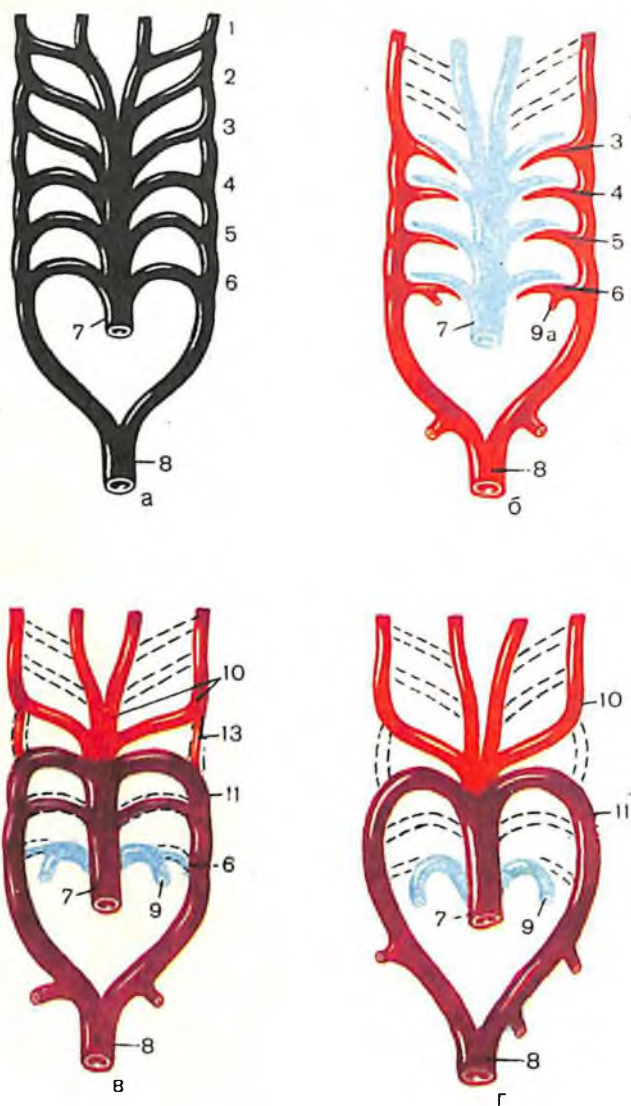


Рис. 144. Преобразование артериальных (жаберных) дуг позвоночных.

а — зародыш позвоночных; б — рыба; в — хвостатая амфибия; г — бесхвостая амфибия; д — рептилия; е — птица; ж — млекопитающее. 1—6 — артериальные (жаберные) дуги; 7 — брюшная аорта; 8 — спинная аорта; 9а — артерия плавательного пузыря; 9 — легочная артерия; 10 — сонная артерия; 11 — дуги аорты; 12 — подключичная артерия; 13 — сонный проток; 14 — артериальный проток.

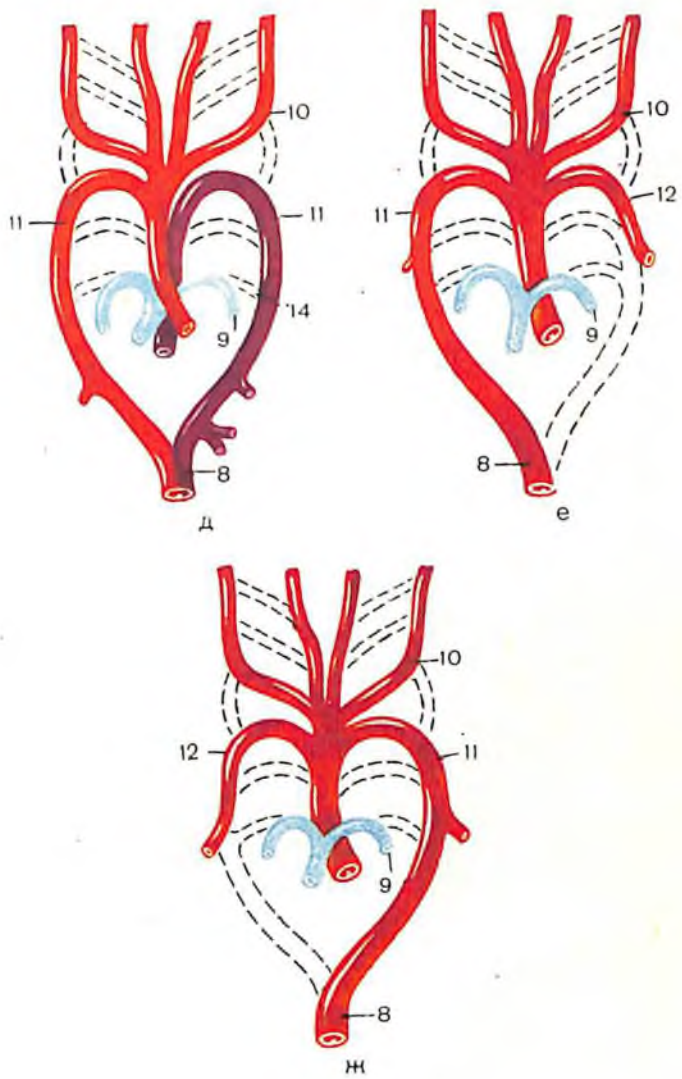


Рис. 144. Продолжение

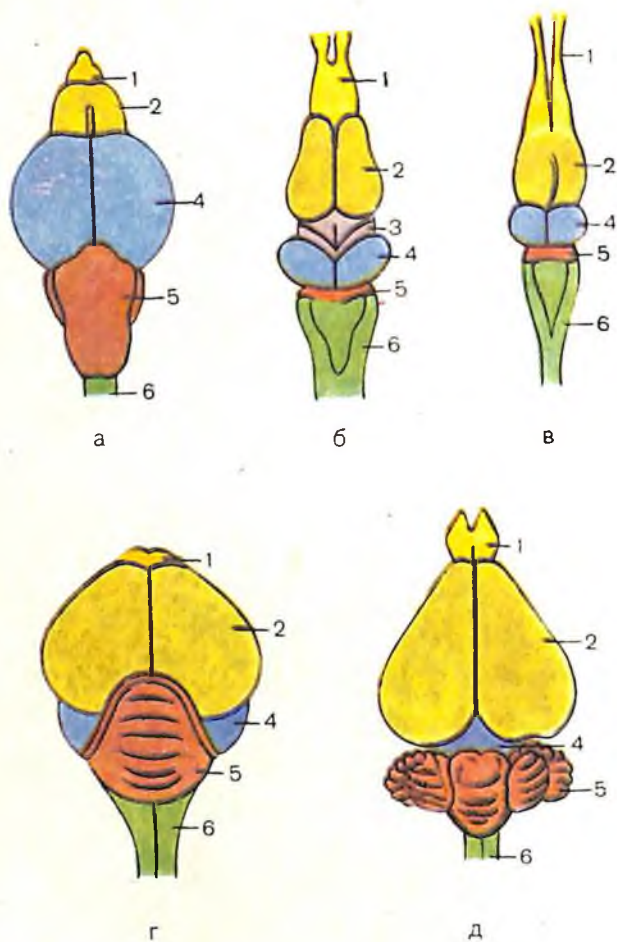


Рис. 147. Гомология головного мозга позвоночных (вид сверху).

а — костистая рыба; б — амфибия; в — рептилия; г — птица; д — млекопитающее (кролик); 1 — обонятельные доли; 2 — передний мозг (большие полушария); 3 — промежуточный мозг; 4 — средний мозг; 5 — мозжечок; 6 — продолговатый мозг; гомологичные части органа выделены одинаковым цветом.

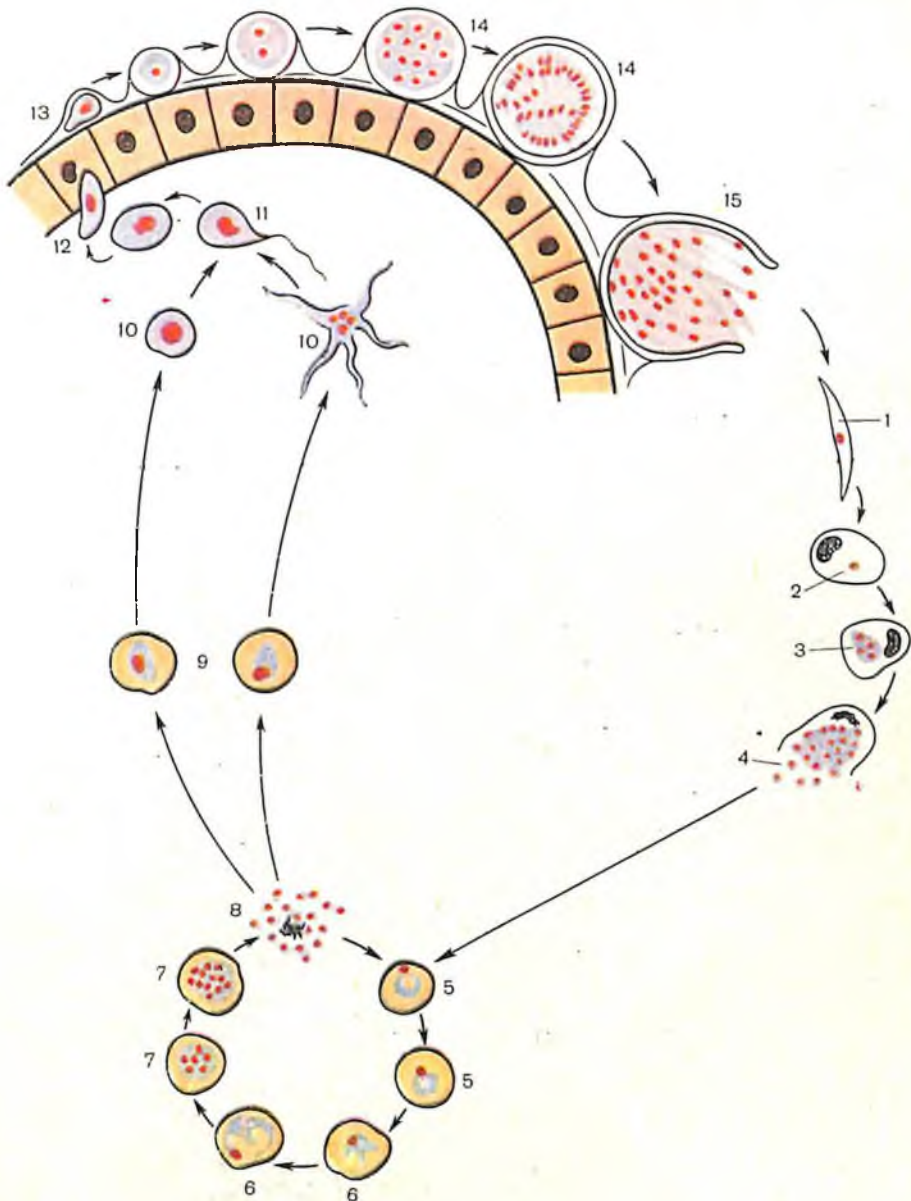


Рис. 178. Жизненный цикл малярийного плазмодия.

1 — спорозонт, вышедший из протока слюнной железы комара; 2, 3 — развитие шизонтов в клетках печени; 4 — выход мерозонтов из печеночной клетки; 5 — шизонт в стадии кольца в эритроците; 6 — амёбовидные шизонты; 7 — шизогония; 8 — мерозонты, вышедшие из эритроцита; 9 — гаметоциты; 10 — гаметы; 11 — зигота; 12 — ookинета; 13, 14 — ооциста; 15 — выход спорозонтов из ооцисты в теле комара.

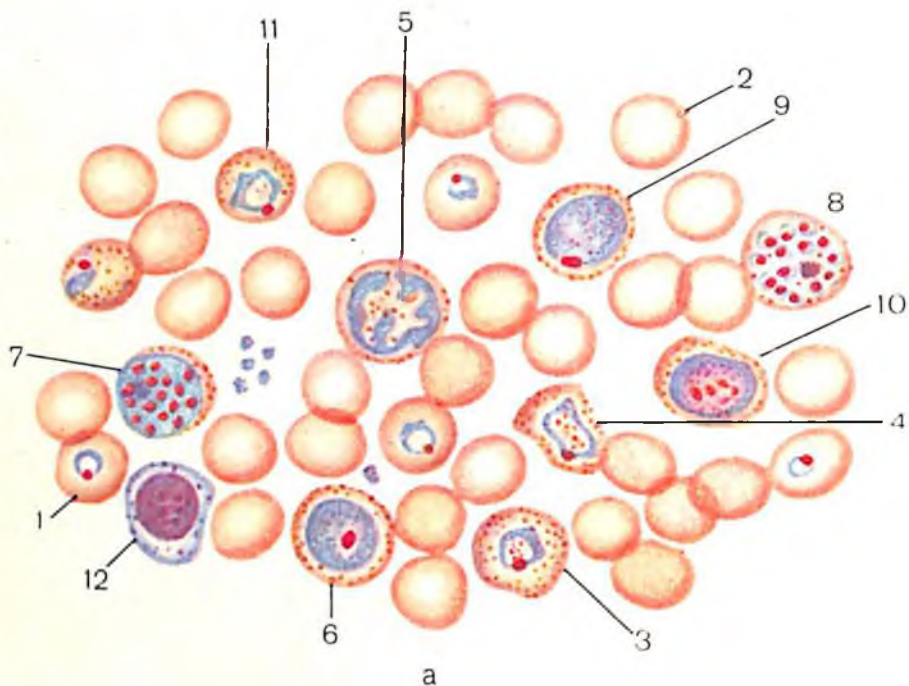
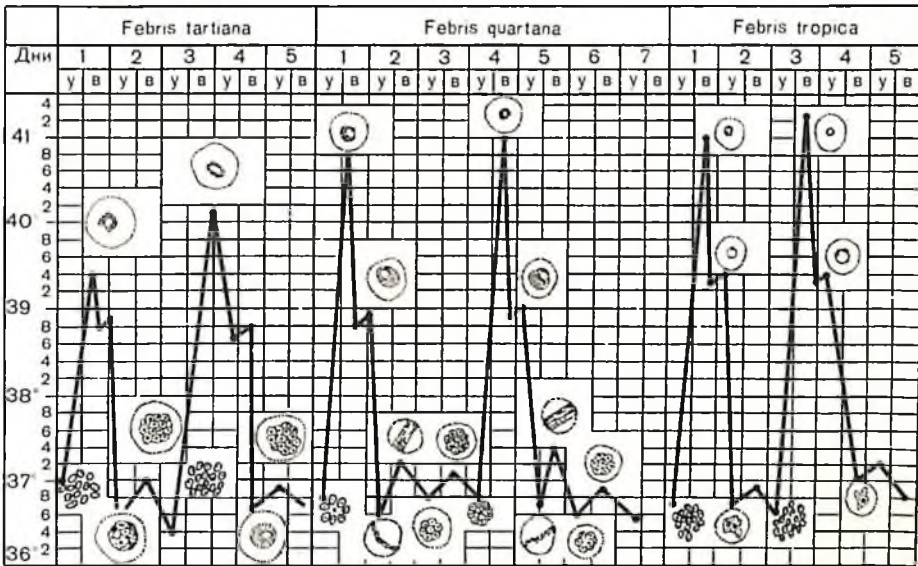


Рис. 179. Малярийный плазмодий.

а — в мазке крови: 1 — молодой кольцевидный шизонт; 2 — здоровый эритроцит; 3—5 — амёбовидные шизонты разного возраста; 6 — шизонт, подготавливающийся к делению; 7 — делящийся шизонт; 8 — мерозонты в эритроцитах; 9—10 — гаметоциты; 11 — пораженный эритроцит со специфической зернистостью (Шюффнера); 12 — лимфоцит.



6

Рис. 179. Продолжение.
6 — температурная кривая.

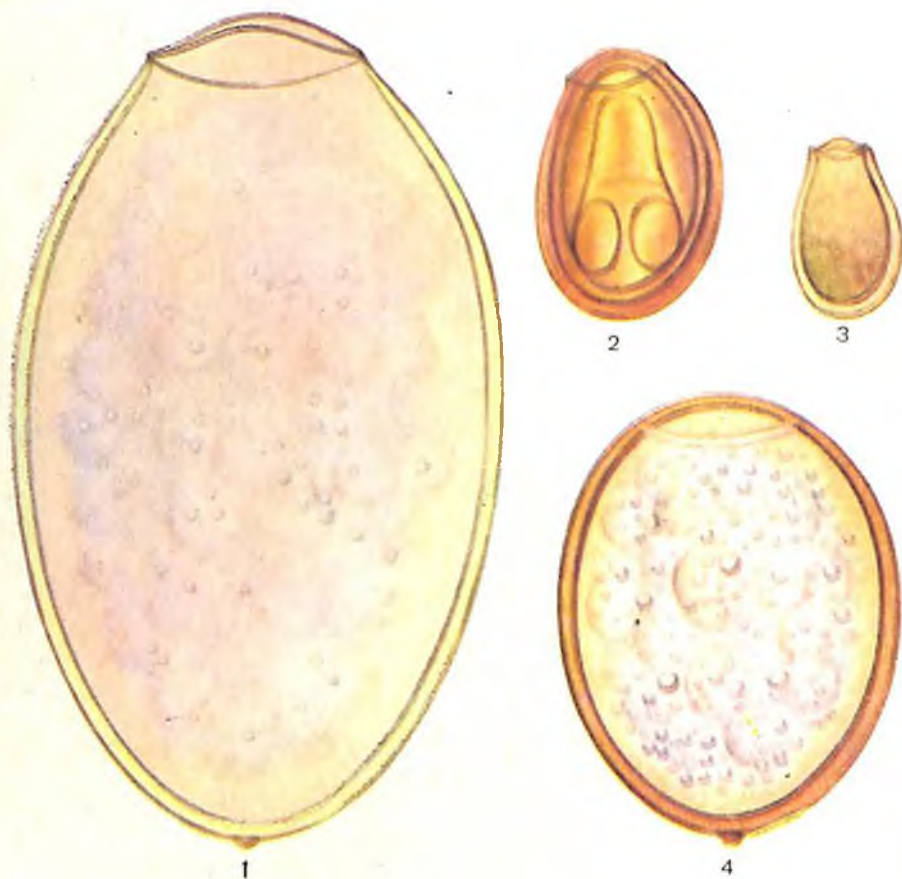
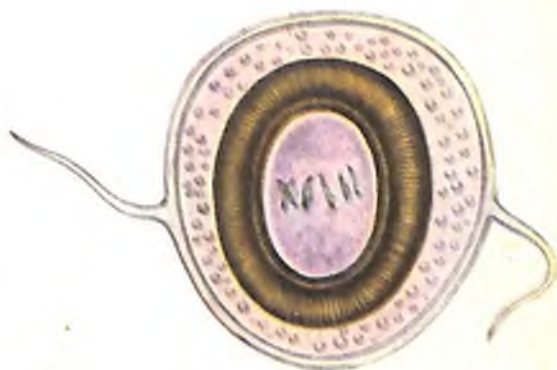


Рис. 205. Яйца гельминтов — паразитов человека.

1 — печеночный сосальщик; 2 — ланцетовидный сосальщик; 3 — кошачий сосальщик; 4 — широкий лентец.



5



6



7



8

Рис. 205. Продолжение.

5 — карликовый цепень; 6 — невооруженный цепень (бычий); 7 — аскарида человеческая (вид с поверхности); 8 — аскарида человеческая (вид в оптической разрезе).

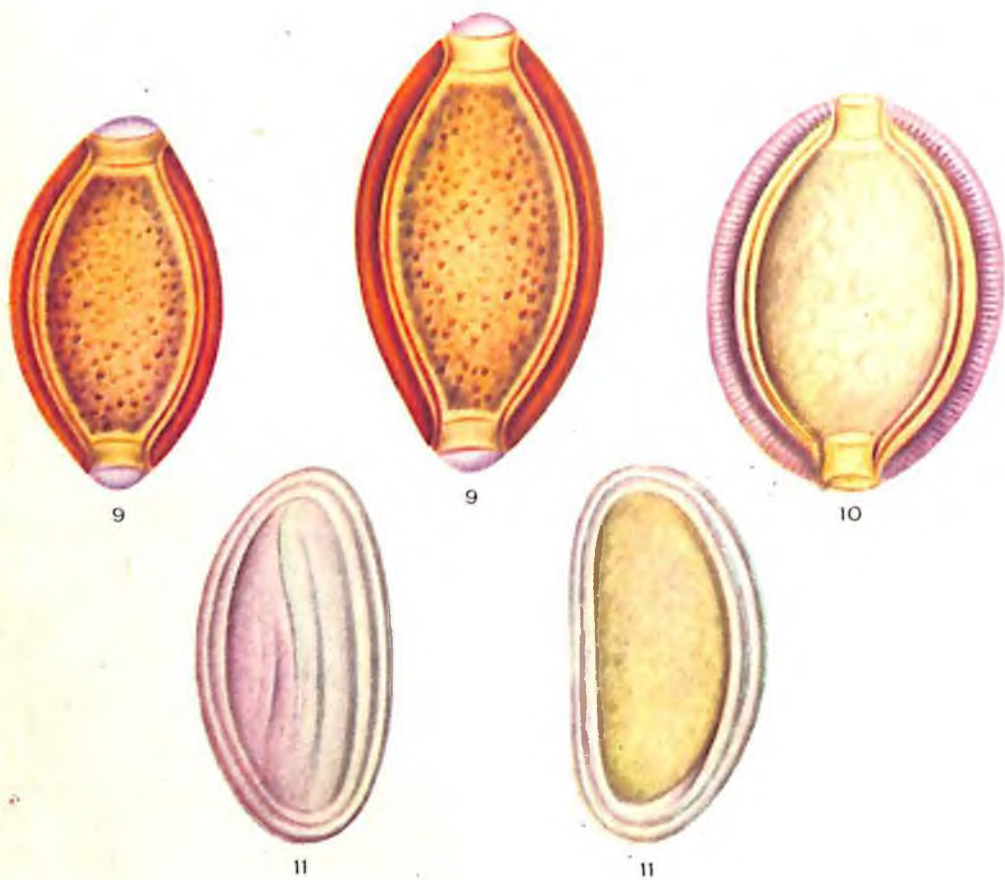


Рис. 205. Продолжение.

9 — власоглав; 10 — гепатикола; 11 — острица

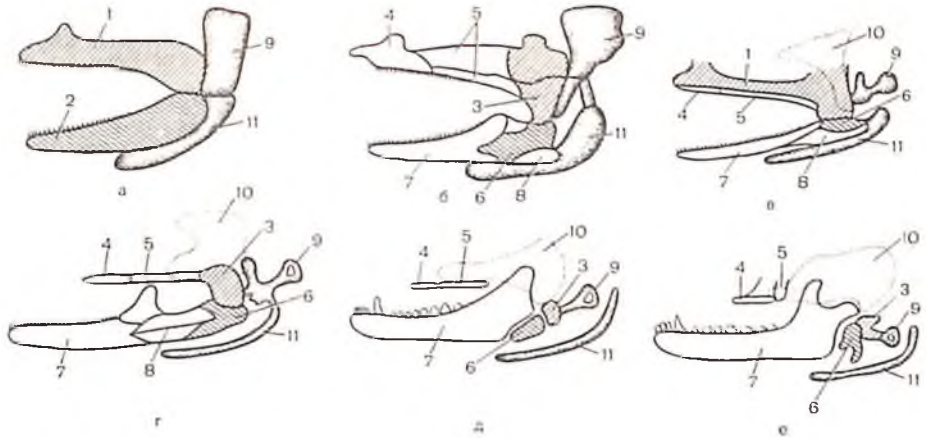
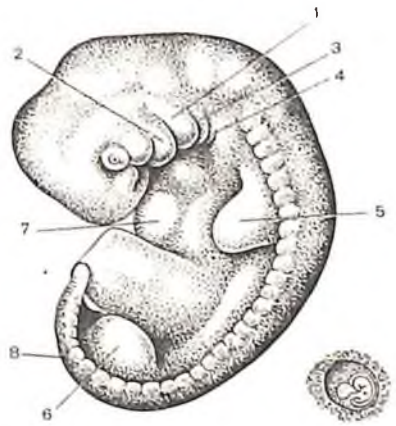


Рис. 137. Преобразование первых двух жаберных (висцеральных) дуг.

а — акула; б — костистая рыба; в — амфибия; г — рептилия; д — торнодонг; е — млекопитающее. 1 — небно-квадратный хрящ; 2 — нижний хрящ (меккелев) челюстной дуги; 3 — квадратная кость (наковальня млекопитающих); 4 — небная кость; 5 — крыловидные кости; 6 — сочленовная кость (молоточек млекопитающих); 7 — зубная кость; 8 — угловая кость; 9 — гиомандибулярный хрящ (стремечко млекопитающих); 10 — чешуйчатая кость; 11 — гиом.

Рис. 138. Эмбрион человека в конце 5-й недели после оплодотворения. Видны висцеральные дуги.

1 — гиомидная дуга; 2 — челюстная дуга; 3—3-я висцеральная (жаберная) дуга; 4—4-я висцеральная (жаберная) дуга; 5 — почка руки; 6 — почка ноги; 7 — сердечный выступ; 8 — хвост.



3) S-образный изгиб позвоночника, смягчающий толчки внутренних органов при ходьбе;

4) наклон таза под углом 60° к горизонтали в связи с перемещением центра тяжести;

5) перемещение затылочного отверстия и изменение положения головы относительно позвоночника;

6) появление сосцевидного отростка височной кости — места прикрепления грудино-ключично-сосцевидной мышцы, удерживающей голову в вертикальном положении.

Косвенно с прямохождением связаны: специализация верхних конечностей как органа труда в связи с освобождением их от функции передвижения; особенности мозгового черепа; характерные пропорции тела — более короткие руки и более длинные ноги.

Независимо от изменений, связанных с прямохождением, шло формирование подбородочного выступа нижней челюсти, возникшего в связи с членораздельной речью.

Процесс приспособления человека к прямохождению еще не

закончился, о чем свидетельствуют относительно частые случаи возникновения грыжи при поднятии больших тяжестей, выпадения матки.

Аномалии скелета составляют более половины всех врожденных заболеваний и пороков развития. Причинами их служат как эндогенные, в том числе генетические, так и экзогенные факторы. Наиболее часто встречаются аномалии нижних конечностей.

Поскольку при нарушениях формообразовательных процессов прежде всего выпадают более поздние этапы развития структур нередко отсутствует закладка пальцев. В то же время встречаются полидактилия или многопалость, синдактилия или срастание пальцев, брахидактилия или укорочение пальцев. Чем раньше в эмбриогенезе наступают нарушения развития, тем более выражены отклонения от нормального состояния органа. При действии тератогенных факторов на ранних стадиях внутриутробного развития конечностей последние у новорожденного имеют вид коротких боковых складок.

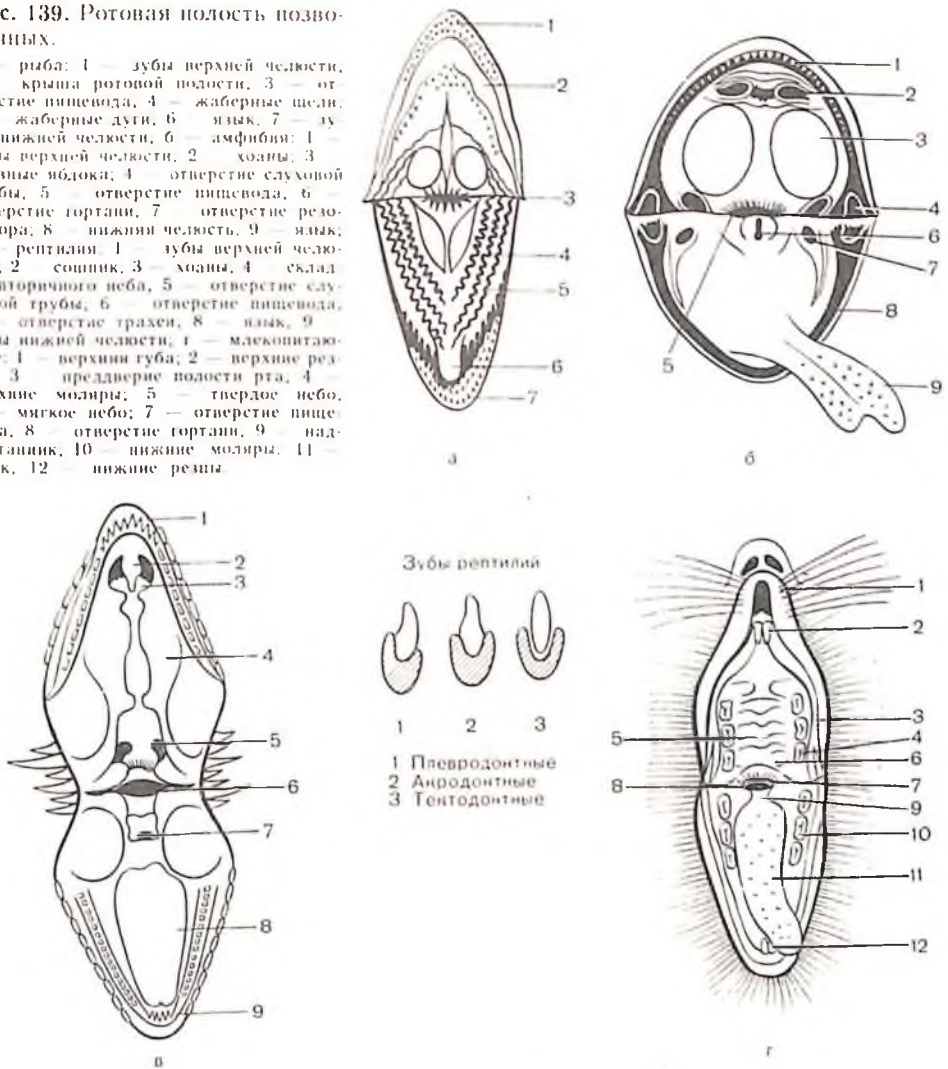
7.13.3. Органы пищеварения

Органы пищеварения беспозвоночных. Впервые пищеварительная система начинает формироваться у кишечнополостных. В процессе гаструляции за счет впячивания энтодермы образуется первичная кишка (гастральная полость). Она сообщается с внешней средой только одним отверстием — ротовым, которое одновременно служит для выбрасывания непереваренных остатков пищи. Заднепроходного отверстия нет. Большинство типов животного мира, как и кишечнополостные, относятся к первичноротым, так как рот, образовавшийся в эмбриогенезе, функционирует всю жизнь. Иглокожие, погонофоры и хордовые составляют группу вторичноротых (см. рис. 127). У них ротовое отверстие сначала образуется на одном конце зародыша, а затем на противоположном конце происходит впячивание эктодермы, и образуется второе ротовое отверстие (вторичный рот). Первичный рот зарастает, а на его месте позднее формируется анальное отверстие.

У кишечнополостных внутриклеточное пищеварение начинает замещаться внутриволостным. Пища первоначально подвергается воздействию ферментов и измельчается в полости, а затем захватывается клетками энтодермы, где переваривается в пищеварительных вакуолях. У плоских червей (трематод) пищеварительная трубка также заканчивается слепо и состоит из двух отделов — переднего эктодермального, представленного хорошо развитой глоткой, и среднего (кишечник), развивающегося из энтодермы. Пищеварение внутриволостное и внутриклеточное. У круглых червей появляется третий отдел пищеварительного тракта — задний. Он образуется путем впячивания эктодермы на заднем конце тела, соединяется с полостью средней кишки и заканчивается на заднем конце тела анальным отверстием. С появлением задней кишки пища продвигается только в одном направлении, что обеспечивает более полное ее усвоение. Пищеварение становится только внутриволостным. Передний и задний отдел кишки, имеющие эктодермальное происхождение, выстланы кутикулой. У кольчатых

Рис. 139. Ротовая полость позвоночных.

а — рыба: 1 — зубы верхней челюсти, 2 — крыша ротовой полости, 3 — отверстие пищевода, 4 — жаберные щели, 5 — жаберные дуги, 6 — язык, 7 — зубы нижней челюсти, 8 — хоаны, 9 — амфибии: 1 — зубы верхней челюсти, 2 — хоаны, 3 — глазные ябдока, 4 — отверстие слуховой трубы, 5 — отверстие пищевода, 6 — отверстие гортани, 7 — отверстие резонатора, 8 — нижняя челюсть, 9 — язык; в — рептилии: 1 — зубы верхней челюсти, 2 — сощник, 3 — хоаны, 4 — складки вторичного неба, 5 — отверстие слуховой трубы, 6 — отверстие пищевода, 7 — отверстие трахеи, 8 — язык, 9 — зубы нижней челюсти, 10 — млекопитающее: 1 — верхняя губа, 2 — верхние резцы, 3 — преддверие полости рта, 4 — верхние моляры, 5 — твердое небо, 6 — мягкое небо, 7 — отверстие пищевода, 8 — отверстие гортани, 9 — надгортанник, 10 — нижние моляры, 11 — язык, 12 — нижние резцы.



червей в стенке кишки появляются мышечные элементы, обеспечивающие перистальтику, и развивается сеть кровеносных сосудов. У членистоногих происходит дальнейшая дифференцировка кишечной трубки и одновременно появляются приспособления для измельчения пищи (челюсти) и железы, секретирующие пищеварительные ферменты.

Органы пищеварения позвоночных. В связи с полупаразитическим или паразитическим образом жизни у круглоротых челюсти отсутствуют (рис. 139). Вместо ротовой полости имеется присасывательная воронка, на дне которой находится рот. Пищеварительная трубка не дифференцирована. Желудок отсутствует, глотка, пронизанная жаберными щелями, непосредственно переходит в кишечник, который не разделен на отделы и имеет незначительную длину. Кишечная трубка прямая, не образует изгибов. Печень развивается как

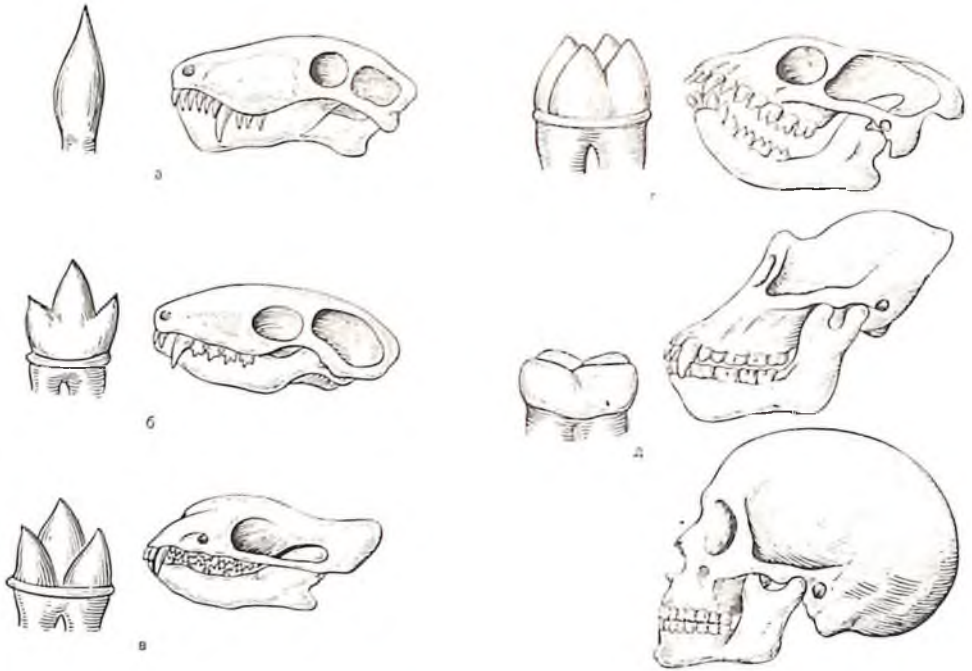


Рис. 140. Эволюция зубной системы позвоночных.

а — конические зубы пермских рептилий; б — трехзубчатые зубы высших териодонтов; в — трехбугорчатые зубы примитивных млекопитающих; г — четырехбугорчатые зубы ископаемой полубезьяны; д — тупобугорчатые зубы высших обезьян и человека.

вырост начального отдела средней кишки и сохраняет примитивное строение ветвистой трубчатой железы. Поджелудочная железа находится в зачаточном состоянии.

Пищеварительный тракт рыб начинается ротовой полостью, крыша которой образована непосредственно основанием черепа (первичное небо).

По краю челюстей, а у некоторых на всей поверхности ротовой полости расположены зубы. Зубная система у рыб гомодонтная, т. е. зубы одинаковы по строению и функции (см. рис. 40). Обычно они имеют коническую форму, обращены назад и служат лишь для удержания пищи. По своему происхождению и развитию зубы гомологичны плакоидной чешуе хрящевых рыб. Смена зубов происходит в течение всей жизни. В ротовой полости рыб расположен примитивный язык в виде двойной складки слизистой оболочки. Железы отсутствуют.

По сравнению с низшими хордовыми пищеварительный тракт рыб значительно дифференцирован, особенно у хрящевых. Ротовая полость переходит в глотку, стенки которой пронизаны жаберными щелями. За ней следует короткий пищевод, затем желудок, степень обособленности которого различна. В кишечнике выделяют тонкий отдел и толстый, заканчивающийся анусом. Длина кишечника увеличивается, он образует петли. В петле тонкой кишки лежит поджелудочная железа. Печень

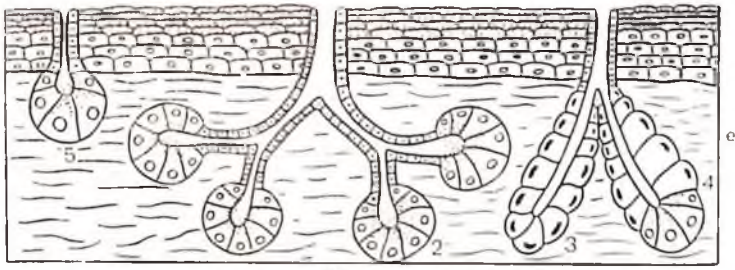
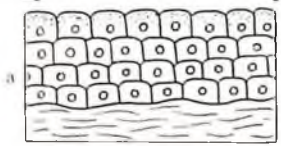
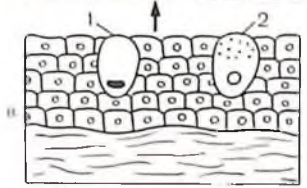
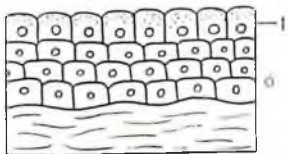
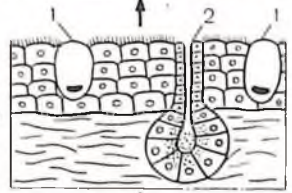
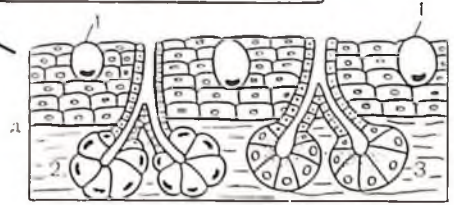


Рис. 141. Секреторный аппарат ротовой полости позвоночных.

а — секреторный эпителий первичных черенных животных, б — многослойный эпителий круглоротых, в — секреторный эпителий, г — многослойный эпителий рыб; 1 — слизистые (мукозные) клетки, 2 — белковые (серозные) клетки, 3 — многослойный эпителий амфибий, 4 — многослойный эпителий рептилий, 5 — многослойный плоский эпителий млекопитающих: 1 — слизистые клетки, 2, 3 — внеклеточные альвелярно-трубчатые слизистые и белковые слюнные железы, 4 — многослойный плоский эпителий млекопитающих: 2 — белковые слюнные железы, 3 — слизистые слюнные железы, 4 — смешанные слюнные железы, 5 — внеклеточные малые слюнные железы.



развита хорошо, имеется желчный пузырь. У костистых рыб кишечник менее дифференцирован.

У а м ф и б и й ротовая полость не отделяется от глотки. Зубная система гомодонтная. Появляются слюнные железы (рис. 141). Их секрет служит для смачивания пищи, не оказывая на нее химического воздействия. В рото-глоточную полость открываются хоаны, евстахиевы трубы и гортанная щель. Полость продолжается в пищевод, переходящий в желудок. Собственно кишечник имеет большую длину по сравнению с рыбами и отчетливо подразделяется на тонкий отдел и толстый, открывающийся в клоаку. Печень имеет большой объем, разветвленная поджелудочная железа лежит в петле тонкого кишечника.

Ротовая полость рептилий более обособлена от глотки, у

большинства гомодонтная зубная система. Однако у некоторых, в основном вымерших форм, обнаруживается начальная дифференцировка зубов. Язык имеет иное происхождение, чем язык анамний. Он развивается из зачатка, лежащего в области 2-й и 3-й жаберных дуг. Форма и степень подвижности языка у разных видов рептилий различна. Ротовые железы развиты лучше. Среди них выделяют подъязычные, зубные и губные. У ядовитых змей задняя пара зубных желез преобразуется в ядовитую железу. Из яда змей выделен ряд биологически активных веществ, например, фактор роста нервов (см. 6.5.2). Названный фактор, а также другие вещества, которые могут быть отнесены по физиологическому действию к гормонам, обнаружены в гомологах ядовитых желез — слюнных железах млекопитающих. У рептилий появляются зачатки вторичного неба. Оно образуется боковыми складками верхней челюсти, которые доходят до середины и делят ротовую полость на верхний отдел — дыхательный и нижний — вторичную ротовую полость.

Строение глотки, пищевода и желудка не имеет существенных отличий по сравнению с амфибиями. Собственно кишечник подразделяется на тонкую и толстую кишки. На границе тонкого и толстого отдела появляется небольшой слепой вырост. Длина кишечника по сравнению с амфибиями увеличивается. Задняя кишка оканчивается клоакой.

Пищеварительный тракт млекопитающих достигает наибольшей степени дифференцировки. Он начинается предротовой полостью или преддверьем рта, расположенным между губами, щеками и челюстями. Мясистые губы, свойственные только млекопитающим, служат для захвата пищи. Ротовая полость ограничена сверху твердым небом. Кзади твердое небо продолжается в мягкое небо — двойную складку слизистой, отделяющую ротовую полость от глотки. На твердом небе имеются поперечные валики, которые способствуют перетиранию пищи. У человека при рождении также имеются такие валики, впоследствии исчезающие.

Зубы млекопитающих неодинаковы по строению и функции — гетеродонтная зубная система. Различают резцы, клыки, малые коренные (ложнокоренные) и большие коренные (истинные коренные). Соотношение зубов различного типа составляет зубную формулу. Резцы — передние зубы — имеют долотовидную форму и служат для захвата и разрезания пищи. Следующие — клыки — сохранили коническую форму, но имеют большие размеры и используются для разрывания пищи. Задние зубы приобрели сложную бугристую или складчатую поверхность и служат для перетирания пищи. Они подразделяются на малые жевательные — (премоляры) и большие жевательные (моляры). Следует отметить, что сложная структура жевательных зубов млекопитающих является результатом преобразования простых конических зубов. Общее количество зубов у млекопитающих уменьшается. У низших млекопитающих число зубов составляет 44. У более высокоорганизованных животных происходит дальнейшее сокращение числа зубов. Так, у многих приматов и человека количество

зубов равно 32 $\frac{2\ 1\ 2\ 3}{2\ 1\ 2\ 3}$. Зубы располагаются только на челюстях в

ячейках, основание зубов суживается, образуя корень. Смена зубов только одна — молочные зубы сменяются постоянными. Эволюция зубной системы человека пошла по пути редукции ее переднего отдела, особенно клыков. Они сильно уменьшились в размере, не выступают из зубного ряда и не перекрываются. Исчезли диастемы на верхних и нижних челюстях, зубы стали в плотный ряд, зубная дуга получила округлую (параболическую) форму. Премоляры и моляры уменьшились в размерах, но усложнилось их строение. В связи с перераспределением основной нагрузки при жевании на первые моляры наблюдается постепенное уменьшение размеров моляров от первого к третьему. В связи с дифференцировкой и усложнением зубов у млекопитающих увеличилась продолжительность их функционирования.

Во время жевания нижняя челюсть человека совершает сложные вращательные движения по отношению к верхней, что стало возможным только при неперекрывающихся редуцированных клыках и комплементарно расположенных буграх жевательных зубов на верхней и нижней челюстях.

Ротовые железы у млекопитающих достигают наивысшего развития. Имеются как мелкие слизистые железы, так и крупные слюнные — подъязычная, задняяязычная, подчелюстная и околоушная. У высших млекопитающих в ротовой полости появляются крупные скопления лимфатической ткани — миндалины. В глотку открываются носоглоточные ходы, евстахиевы трубы, гортанная щель. Желудок млекопитающих хорошо обособлен от других отделов и у разных видов имеет свои специфические отличия. Общим служит разнообразие желез слизистой оболочки, участвующих в образовании желудочного сока. Собственно кишечник дифференцируется на отделы — двенадцатиперстная, тонкая, толстая, слепая и прямая кишки. Слепая кишка имеет вид непарного слепого выроста, расположенного на границе толстой и тонкой кишки, достигающего у некоторых животных (травоядные, грызуны) больших размеров — от 10 до 27% всей длины кишечника. У многих видов на слепой кишке имеется вырост — червеобразный отросток, в стенке которого содержится большое количество лимфоидной ткани. Длина кишечника по сравнению с рептилиями резко увеличена.

7.13.4. Органы дыхания

У низших беспозвоночных специальные органы дыхания отсутствуют, газообмен происходит через покровы — диффузное дыхание (кишечнополостные, плоские, круглые черви). У кольчатых червей кожа богата снабжена кровеносными капиллярами, в которые поступает кислород. Диффузное дыхание встречается также у мелких членистоногих, имеющих тонкий хитин и относительно большую поверхность тела. Энергетический обмен таких животных отличается малой интенсивностью. У многих беспозвоночных появляются приспособления, увеличивающие дыхательную поверхность в виде местных специализированных органов дыхания. У водных форм органы дыхания представлены жабрами, у наземных — легкими и трахеями. Впервые жабры

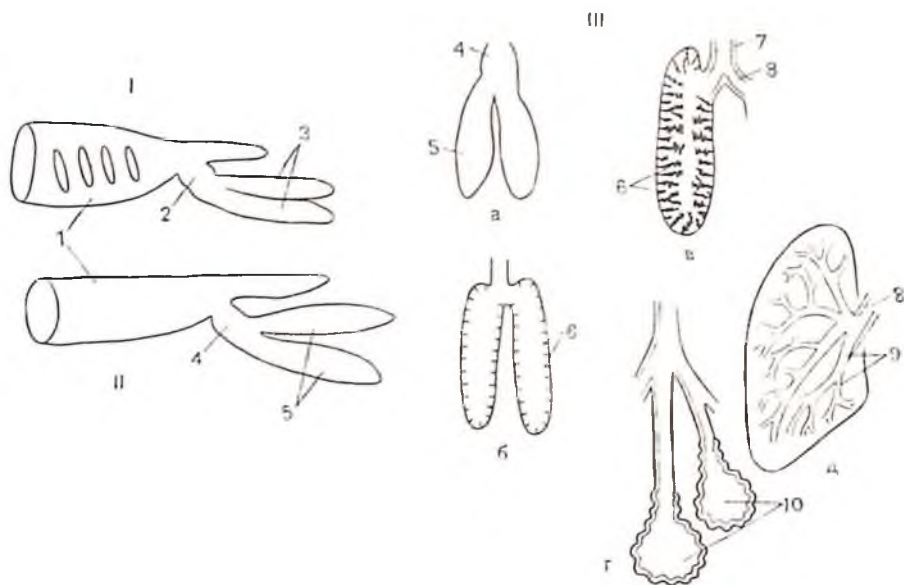


Рис. 142. Эволюция легких у позвоночных.

I — глотка и плавательный пузырь (легкие) кистеперых рыб. II — глотка и легкие амфибий; III — легкие: а — хвостатая амфибия; б — бесхвостая амфибия; в — рептилия; г, д — млекопитающее; е — глотка; 2 — непарная камера, соединяющая плавательный пузырь (легкие) с глоткой; 3 — мешки плавательного пузыря; 4 — гортанно-трахейная камера; 5 — легочные мешки; 6 — внутрилегочные перегородки; 7 — трахея; 8 — бронх; 9 — ветви бронхов; 10 — альвеолы.

появляются у многощетинковых кольчатых червей и представляют собой разрастания эпителия, пронизанные кровеносными сосудами. Многие виды одновременно сохраняют диффузное дыхание. У наземных (паукообразные) появляются листовидные легкие, у насекомых — трахеи.

Функцию органов дыхания у низших хордовых (ланцетник) принимает на себя передняя часть кишечной трубки. В стенках глотки имеется 100—150 пар отверстий, или жаберных щелей. Органами дыхания служат межжаберные перегородки, в которых проходят кровеносные сосуды — жаберные артерии. Вода, проходя через жаберные щели, омывает названные перегородки и кислород диффундирует через стенки артерий. Поскольку жаберные артерии ланцетника не разветвляются на капилляры, общая поверхность, через которую поступает кислород, невелика, окислительные процессы идут на низком уровне. Соответственно этому ланцетник ведет малоподвижный, пассивный образ жизни.

Позвоночные характеризуются переходом к активному образу жизни. Появление таких форм в процессе эволюции связано с возникновением прогрессивных изменений в органах дыхания, обеспечивающих более высокий уровень окислительных процессов в пределах каждого класса и всей группы в целом (рис. 142).

Прогрессивные изменения органов дыхания у рыб заключаются в появлении на межжаберных перегородках многочисленных эпителиальных выростов — жаберных лепестков. Жаберные лепестки, расположенные на одной перегородке, составляют жабру. Жаберные артерии

рыб в отличие от ланцетника образуют в жаберных лепестках густую сеть капилляров. Дыхательная поверхность за счет лепестков резко увеличивается, поэтому число жаберных перегородок у рыб сокращается до четырех. Изменения дыхательной системы сочетаются у рыб с прогрессивными изменениями органов кровообращения, о чем будет сказано ниже.

Жаберные щели у рыб возникают путем выпячивания стенки глотки. Сначала образуются парные слепые выросты — жаберные мешки, растущие по направлению к периферии. Навстречу каждому из них образуется впячивание кожных покровов. Выросты глотки и выросты кожи растут друг другу навстречу. На месте их соединения ткань прорывается и образуется щель, соединяющая полость глотки с наружной средой, т. е. жаберная щель. Позднее на перегородках образуются жаберные лепестки. У большинства рыб закладываются пять пар жаберных мешков. У кистеперых рыб появляются наряду с жабрами органы для использования атмосферного кислорода. Таким дополнительным органом дыхания у них служит плавательный пузырь, представляющий собой парный мешковидный вырост брюшной стороны глотки, стенки которого богаты кровеносными сосудами. Пузырь соединен с глоткой короткой широкой камерой. Кровоснабжение происходит за счет 4-й жаберной артерии, окисленная кровь поступает прямо в сердце.

Земноводные обладают способностью, хотя и ограниченной, жить в наземных условиях, что обусловило дальнейшее развитие органов атмосферного дыхания в виде легких и кожи. Легкие земноводных гомологичны плавательному пузырю кистеперых рыб. Они представляют собой два мешка, соединенных с глоткой небольшой гортанно-трахейной камерой. Так же, как плавательный пузырь кистеперых рыб, они снабжаются кровью от 4-й жаберной артерии. Легкие амфибий весьма примитивны. Как правило, стенки легочных мешков гладкие, с небольшими перегородками, дыхательная площадь мала. Поверхность легких относится к поверхности тела, как 2 к 3. Количество кислорода, поступающего через легкие, составляет примерно лишь 30—40% от его общего количества. Воздухоносные пути слабо дифференцированы. В связи с недостаточным развитием легких основным органом дыхания служит кожа, в которой имеется большое количество мелких кровеносных сосудов-капилляров.

У рептилий с переходом к жизни на суше происходит дальнейшее развитие дыхательной системы. Кожа рептилий исключается из дыхания, поскольку толстая роговая чешуя, защищающая рептилий от высыхания, препятствует газообмену, и легкие становятся основным органом дыхания. Дыхательная поверхность легочных мешков резко увеличивается благодаря появлению на их стенках большого количества разветвленных перегородок, в которых проходят кровеносные сосуды.

Одновременно у рептилий наблюдаются прогрессивные изменения в воздухоносных путях. В трахее формируются хрящевые кольца, разделяясь, она дает два бронха. Начинается формирование внутрилегочных бронхов. Отдельные крупные перегородки вдаются глубоко в

полость легкого, оставляя свободным лишь узкий центральный вход. Дистальные края перегородок покрыты мерцательным эпителием, а в наиболее крупных из них появляются хрящи. В результате образуются стенки внутрилегочных бронхов.

Млекопитающие обладают легкими наиболее сложного строения. Характерен древовидный тип разветвления бронхов. Основной бронх делится на довольно большое количество вторичных бронхов, те в свою очередь распадаются на еще более мелкие бронхи 3-го порядка, а последние дают многочисленные мелкие бронхи 4-го порядка и т. д., и, наконец, идут тонкостенные трубочки — бронхиолы. На концах бронхиол находятся мелкие пузырьки, выстланные эпителием, или альвеолы. Стенки каждой альвеолы оплетены густой сетью капилляров, где и происходит газообмен. Количество альвеол достигает огромного числа, благодаря чему дыхательная поверхность резко возрастает. У ряда млекопитающих поверхность легких в 50—100 раз больше поверхности тела. У человека площадь легких составляет 90 м² и превышает поверхность тела во много раз, ветвления бронхов составляют 23 порядка.

Таким образом, основным направлением эволюции дыхательной системы заключается в увеличении дыхательной поверхности, обеспечении воздухоносных путей.

7.13.5. Органы кровообращения

Необходимым условием жизнедеятельности организма является непрерывное поступление в ткани кислорода и субстратов, а также удаление продуктов распада.

Органы кровообращения беспозвоночных. У кишечнополостных (гидроидные), тело которых состоит всего из двух слоев, пищевые вещества, кислород и экскреты передаются путем диффузии от одного слоя к другому. У медуз в связи с мощным развитием мезоглеи функцию распределения, хотя и несовершенную, берут на себя каналы гастроваскулярной системы. У плоских червей паренхима, заполняющая промежуток между органами, не допускает перемещения веществ на большие расстояния. Это компенсируется появлением сильно разветвленной пищеварительной и выделительной систем. Однако такой механизм не может обеспечить единства внутренней среды организма. У круглых червей с появлением первичной полости тела функцию перемещения продуктов обмена по организму начинает выполнять полостная жидкость, которая, перемещаясь при движениях червя, омывает все части тела и становится посредником между ними. Однако правильной циркуляции и определенных путей передвижения продуктов обмена здесь еще нет.

Самым совершенным аппаратом распределения служит кровеносная система, появляющаяся впервые у аннелид. Очевидно, в процессе эволюции в тканях организма постепенно определялись постоянные пути циркуляции. Предполагают, что это произошло путем образования полостей в промежуточном веществе мезенхимы, принявших форму правильных каналов. Попадавшие в полость каналов клетки мезенхимы

дали начало клеточным элементам крови. С появлением сократительных элементов в стенках сосудов возникла правильная циркуляция крови, что обеспечило быстрое химическое взаимодействие разных частей организма между собой и появление общей единой среды организма. Кровеносная система аннелид замкнутая, т. е. кровь течет только внутри сосудов. Имеется спинной и брюшной сосуды, которые соединяются на концах тела и, кроме того, в каждом сегменте. Сердца нет, его роль выполняют участки спинного и циркулярных сосудов, содержащие сократительные элементы.

Кровеносная система ланцетника замкнутая, построена по тому же принципу, что и система кольчатых червей (рис. 143, а, см. на цвет. вкл.). Она представлена брюшным и спинным сосудом, соединенным анастомозами в стенках кишки и тела, и одним кругом кровообращения. Роль сердца выполняет пульсирующий сосуд — брюшная аорта. По брюшной аорте венозная кровь от органов проходит в приносящие жаберные артерии (150 пар), где окисляется. По выносящим жаберным артериям окисленная кровь поступает в парные корни спинной аорты, которые на уровне заднего конца глотки сливаются в непарный сосуд — спинную аорту. Последняя идет вдоль тела к его заднему концу, образуя многочисленные артерии, направляющиеся к органам, где кровь, отдавая кислород, превращается в венозную. Венозная кровь от передней части тела поступает в парные передние кардинальные вены, а от задней части тела — в задние кардинальные. Передняя и задняя кардинальная вены каждой стороны на уровне заднего конца глотки соединяются в проток (кьюверов), впадающий в брюшную аорту. От внутренних органов, в основном от кишечника, венозная кровь поступает в подкишечную вену, которая входит в печень под названием воротной вены печени и там разветвляется на густую сеть капилляров, образуя воротную систему печени. Затем капилляры собираются вновь в венозный сосуд — печеночную вену, по которой кровь поступает в брюшную аорту. Воротная система печени имеет важное значение для организма. Кровь, поступающая из кишечника, содержит наряду с питательными веществами токсические продукты распада, которые нейтрализуются клетками печени, т. е. печень выполняет роль барьера и препятствует интоксикации организма.

Кровеносная система позвоночных. Имеется большое сходство в строении кровеносной системы позвоночных и низших хордовых (рис. 143, б—е, см. на цвет. вкл.). Вместе с тем в пределах этой группы животных можно проследить ряд прогрессивных изменений.

Такие изменения в кровеносной системе рыб направлены на обеспечение более интенсивного метаболизма в связи с активным образом жизни. Появляется сердце, обеспечивающее большую скорость передвижения крови по сосудам. Сердце состоит из двух камер — предсердия и желудочка. От желудочка у низших рыб начинается мускулистая трубка — артериальный конус, стенки которого содержат поперечнополосатую мускулатуру и способны к пульсации. Внутри конуса находится ряд клапанов. Конус переходит в брюшную аорту. У высших рыб артериальный конус рудиментарен. Брюшная аорта в начальном отделе образует эластичное вздутие — луковицу аорты.

В сердце рыбы содержится только венозная кровь. Она поступает от органов по венам в предсердие, оттуда в желудочек и затем идет по брюшной аорте в жаберные артерии, распадающиеся на капилляры, где кровь окисляется.

У земноводных в процессе приспособления к наземным условиям существования исчезает жаберное дыхание и появляется второй (легочный) круг кровообращения. Одновременно в строении сердца и сосудов появляются изменения, направленные на разделение артериальной и венозной крови.

Сердце амфибий трехкамерное, состоит из двух предсердий и желудочка. Оба предсердия открываются в желудочек общим отверстием. Левое предсердие содержит артериальную кровь, поступающую из легких, правое — венозную, поступающую от органов большого круга кровообращения. Изливающаяся из предсердий в желудочек артериальная и венозная кровь не успевают смешиваться полностью, поэтому желудочек содержит 3 вида крови: слева — артериальную, в середине — смешанную, справа — венозную. Из желудочка выходит только один сосуд — артериальный конус, от которого отходят 3 пары сосудов: кожно-легочные артерии (ближние к сердцу), дуги аорты и сонные артерии. Каждая пара сосудов выносит из сердца определенный вид крови: кожно-легочные — венозную, дуги аорты — смешанную, сонные — артериальную. Механизм распределения крови по сосудам следующий: артериальный конус отходит от правой стороны желудочка, поэтому при сокращении последнего в него сначала поступает венозная кровь, которая направляется в ближайшую пару сосудов — кожно-легочные. Затем выходит порция смешанной крови. В это время спиральный клапан, находящийся в артериальном конусе, закрывает отверстия легочных сосудов и смешанная кровь идет в дуги аорты. Последней из желудочка выходит порция артериальной крови, которая не может пройти в легочные артерии (спиральный клапан) и дуги аорты (самая крупная по объему порция смешанной крови создает большое давление в сосудах) и направляется в сонные артерии. Дуги аорты огибают сердце: одна — слева, другая — справа, затем соединяются за сердцем в непарный сосуд — спинную аорту, несущую смешанную кровь. Она идет по спинной стороне тела, отдавая артерии к внутренним органам, затем делится на 2 подвздошные артерии, идущие к задним конечностям.

Основные венозные стволы у амфибий также меняются по сравнению с рыбами — вместо кардинальных вен появляются полые вены. Венозная кровь от задней половины тела собирается в две парные подвздошные вены, которые соединяются в непарную заднюю полую вену, впадающую в правое предсердие. Кровь от кишечника по воротной вене идет в печень, образует там воротную систему печени и выходит по печеночной вене в заднюю полую вену. Венозная кровь от передней части тела выносится по двум передним полым венам, в которые впадает артериальная кровь из кожных вен. Передние полые вены впадают в правое предсердие.

У рептилий происходит дальнейшее, более полное, разделение артериальной и венозной крови. Изменения касаются как строения

сердца, так и дифференцировки сосудов. Сердце рептилий трехкамерное, имеет два предсердия и желудочек, но отличается от сердца амфибий. Предсердия обособлены полностью, каждое открывается в желудочек собственным отверстием. В желудочке появляется неполная перегородка (выпячивание дна), разделяющая его на левую и правую половины. Поэтому у рептилий над перегородкой образуется небольшая порция смешанной крови. В момент сокращения желудочка перегородка полностью разделяет желудочек на две половины — правую и левую. У некоторых рептилий, например у крокодилов, перегородка полная. Артериальный ствол подразделен на три сосуда, каждый из которых отходит от желудочка самостоятельно. Из левой половины желудочка отходит правая дуга аорты, несущая артериальную кровь. Этот сосуд огибает сердце с правой стороны и поэтому получил название правой дуги аорты. От него отходят сосуды к голове и передним конечностям. Из середины желудочка, над перегородкой, берет начало левая дуга аорты, огибающая сердце слева и несущая смешанную кровь. Из правой половины желудочка выходит легочная артерия, несущая венозную кровь. Правая и левая дуги аорты соединяются позади сердца и образуют спинную аорту. Кровь в спинной аорте рептилий смешанная, но отличается более высоким содержанием кислорода по сравнению с амфибиями, так как одна дуга несет смешанную кровь, а другая — артериальную.

Большая насыщенность крови кислородом повышает уровень обменных процессов и обеспечивает более активный образ жизни, который характеризует высших позвоночных. Прогрессивные изменения кровеносной системы млекопитающих заключаются в появлении полной перегородки в желудочке, благодаря чему сердце становится четырехкамерным. Это приводит к полному разделению венозной и артериальной крови. Сосуд, гомологичный левой дуге аорты рептилий, выносящий смешанную кровь, у млекопитающих редуцируется. Теперь из желудочка выходят только два сосуда: из правого — легочная артерия, из левого — левая дуга аорты, которая огибает сердце с левой стороны и переходит в спинную аорту, несущую артериальную кровь. Все органы млекопитающих снабжаются артериальной кровью.

Как видно, эволюция кровеносной системы идет по пути увеличения количества камер сердца, дифференцировки сосудов, отходящих от сердца, повышения содержания кислорода в крови.

Ряд крупных артериальных сосудов человека развивается из закладок жаберных артерий. В эмбриональном периоде у всех классов позвоночных в области глотки кровеносные сосуды закладываются по одной и той же схеме. От сердца вперед отходит непарный сосуд — брюшная аорта, а от нее к жаберным перегородкам отходят 6 пар (у рыб 6—7 пар) крупных сосудов, охватывающих глотку и соединяющихся на спинной стороне в два корня спинной аорты. Эти сосуды получили название артериальных, или жаберных дуг.

У зародышей рыб первые две пары жаберных сосудов быстро исчезают, так как две первые жаберные перегородки (висцеральные дуги) включаются в состав лицевого черепа. Оставшиеся 4—5 пар артери-

альных сосудов функционируют в качестве жаберных артерий. У наземных позвоночных, так же как и у рыб, первые две пары жаберных дуг рано исчезают, а оставшиеся 4 пары в связи с переходом к атмосферному дыханию подвергаются характерным преобразованиям. Третья пара жаберных дуг у всех наземных теряет связь со следующей парой артерий и вместе с участком корня спинной аорты превращается в сонные артерии и несет кровь вперед в головной отдел (рис. 144, см. на цвет. вкл.). Сосуды четвертой пары достигают наибольшего развития и вместе с участком корня спинной аорты во взрослом состоянии становятся основными сосудами большого круга кровообращения — дугами аорты. У амфибий и рептилий оба сосуда четвертой пары развиты одинаково (симметрично). У млекопитающих происходит асимметричное развитие: развивается левая половина четвертой пары сосудов (левая дуга), а правая исчезает. Пятая пара жаберных дуг у наземных позвоночных (кроме хвостатых амфибий) редуцируется, шестая — превращается в легочные артерии и теряет связь с дугами аорты и корнями аорты. Таким образом, сонные артерии наземных позвоночных гомологичны третьей паре жаберных артерий, дуги аорты — четвертой, легочные — шестой паре жаберных артерий рыб.

Проток, соединяющий легочные артерии с дугами аорты (часть четвертой жаберной артерии), называется артериальным протоком (*ductus arteriosus*). Он сохраняется во взрослом состоянии у хвостатых амфибий и некоторых рептилий (черепахи).

Развитие сердца. В процессе развития сердца человека можно проследить повторение ряда этапов филогенетических преобразований. У низших позвоночных закладка сердца происходит непосредственно под глоткой. Листки брюшной брыжейки на этом участке расходятся и между ними и кишкой (энтодермой) появляется скопление мезодермальных клеток. Сначала они образуют пластинку, затем — трубчатую структуру, стенки которой состоят из одного слоя клеток. Это будущий эндокард. Стенки целома, прилежащие к трубке, утолщаются за счет превращения мезенхимных элементов в мышечные и дают начало миокарду. Часть стенки целомической полости обособляется и образует околосердечную сумку, а ее стенки преобразуются в перикард.

У высших позвоночных и человека сердце развивается из парных закладок, первоначально далеко отстоящих друг от друга. Сначала обособляются правая и левая перикардиальные полости, в каждой из них образуется эндокардиальная трубка. Энтодерма в это время незамкнута, она распластана на поверхности желтка. По мере того как энтодерма смыкается, обе закладки сердца сближаются, перемещаясь под кишку, и сходяются, образуя единую трубку, расположенную посередине. Продолжение трубки вперед и назад дает начало крупным сосудам (рис. 145). Сначала сердце позвоночных имеет вид прямой трубки. На переднем и заднем концах трубка фиксирована связанными с ней сосудами, а ее средняя часть свободно лежит в перикардиальной полости. Затем трубка начинает быстро расти, причем различные ее участки растут с неодинаковой быстротой. В результате образуются изгибы и сердце принимает S-образную форму. После этого задняя часть трубки смещается на спинную сторону и вперед, образуя

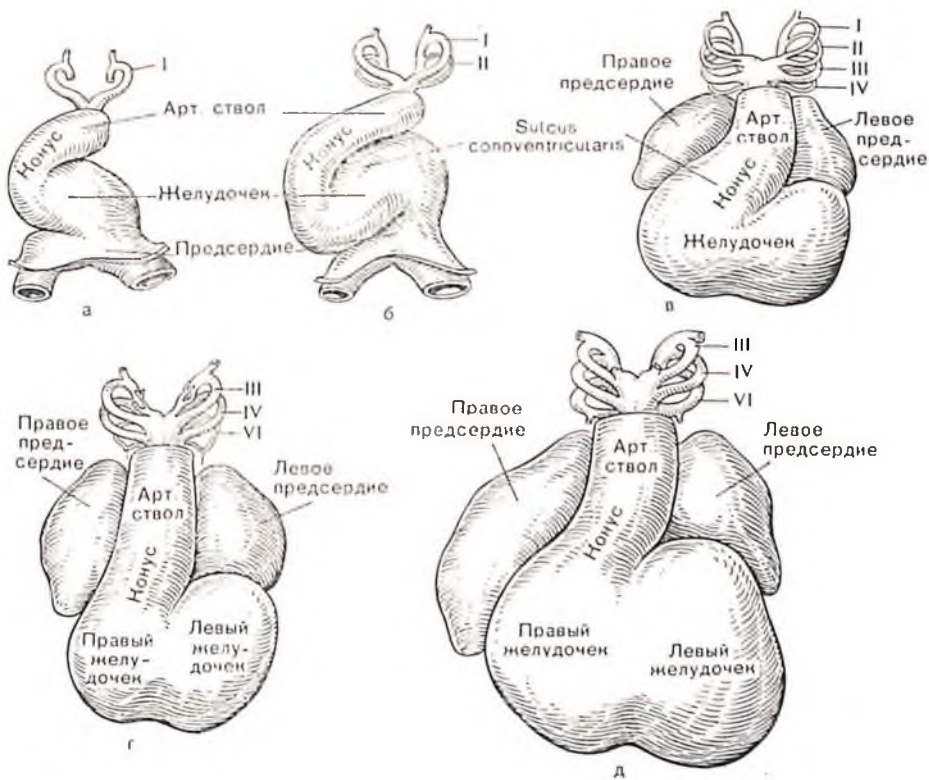


Рис. 145. Развитие сердца у эмбриона человека. Изгибание сердечной трубки и образование отделов в сердце (вид спереди).

Длина эмбриона: а — 2,08 мм; б — 3 мм; в — 5,2 мм; г — 6 мм; д — 8,8 мм (I—VI — жаберные артерии).

предсердие. Стенки этой части трубки остаются тонкими. Передняя часть не подвергается смещению, стенки ее утолщаются и она дает начало желудочку. К предсердию примыкает тонкостенный венозный синус. У хрящевых рыб передняя часть желудочка преобразуется в мускульную трубу — артериальный конус. У костных рыб он рудиментарен. Внутри конуса закладываются многочисленные клапаны, играющие важную роль в процессе кровообращения.

У рыб одно предсердие. У амфибий оно разделяется перегородкой на две половины, но оба предсердия открываются в желудочек общим отверстием. У рептилий каждое предсердие имеет самостоятельное отверстие. Полость желудочка у рыб остается общей, у амфибий на внутренней поверхности появляются мышечные выросты (трабекулы), образующие мелкие пристеночные камеры. У рептилий образуется неполная перегородка за счет выроста, растущего снизу вверх. У птиц, млекопитающих и человека желудочек разделяется полностью на две половины. У человека, обособляющееся в процессе эмбриогенеза предсердие, отделено от желудочка перехватом, внутри которого находится атриовентрикулярный канал, сообщающий полости предсер-

дия и желудочка. Затем внутри предсердия от его краниальной части вниз начинает расти перегородка, разделяющая его полость на две половины.

Одновременно в стенках атриовентрикулярного канала с дорсальной и вентральной сторон образуются утолщения (атриовентрикулярные подушки), начинающие расти навстречу друг другу. Соединившись, они разделяют общее атриовентрикулярное отверстие на два — правое и левое. Каждое из них открывается в соответствующую камеру предсердия. Позднее в каждом атриовентрикулярном отверстии формируются клапаны. Межжелудочковая перегородка представляет собой сложную структуру, формирующуюся за счет разных источников. Верхняя часть перегородки возникает за счет клеток атриовентрикулярных подушек, дающих вырост вниз в полость желудочка, нижняя за счет гребнеобразного выпячивания дна желудочка. В образовании средней части принимает участие перегородка общего артериального ствола. Общий артериальный ствол отходит от желудочка, затем в нем формируется перегородка, подразделяющая его на два сосуда — аорту и легочный ствол. Перегородка возникает в виде растущих вниз двух продольных валиков на диаметральном противоположных сторонах трубки. Посередине просвета валики соединяются и делят ствол на два сосуда. Образовавшаяся перегородка спиралеобразно изгибается, ее проксимальный отдел повернут по отношению к дистальному на 180° . Часть этой перегородки принимает участие в образовании средней части межжелудочковой перегородки. В месте соединения трех закладок перегородки образуется перепончатая часть. Отклонения в развитии межжелудочковой перегородки являются наиболее частой причиной различных врожденных пороков сердца.

Наиболее часто встречающиеся аномалии развития сердца у человека: дефекты межпредсердной и межжелудочковой перегородок, транспозиция сосудов.

Дефекты межпредсердной перегородки чаще встречаются в области овального отверстия или внизу, где не произошло ее сращения с атриовентрикулярным кольцом. Дефекты межжелудочковой перегородки чаще отмечаются в области сращения ее трех зачатков — перепончатой части. Обычно они сочетаются с нарушением процесса разделения артериального ствола, хотя могут возникать и изолированно.

Транспозиция сосудов заключается в неправильном отхождении аорты (от правого желудочка) и легочного ствола (от левого желудочка). Причиной транспозиции служит неправильное формирование артериального конуса и дефекты перегородки, разделяющей артериальный ствол и участвующей в образовании межжелудочковой перегородки. Если складка артериального ствола разделяет его неравномерно, образуется сужение аортального или легочного сосуда. Иногда ствол остается неразделенным.

Из сосудистых нарушений наибольшее значение имеют отклонения в развитии аорты и крупных сосудов, являющихся производными жаберных дуг. В процессе эмбрионального развития у человека в норме только некоторые фрагменты жаберных дуг и корней аорты идут на

образование магистральных сосудов и их ветвей, а остальные части подвергаются редукции. Однако в ряде случаев редукции соответствующих участков не происходит, и тогда формируется та или иная аномалия развития. С другой стороны, возможно исчезновение обычно сохраняющихся отделов, что также будет служить причиной врожденного дефекта.

Если у эмбрионов человека не происходит редукции правой артерии четвертой жаберной дуги и корня аорты справа, то вместо одной (левой) дуги аорты развиваются две дуги аорты. Одна из них, выходя из сердца, охватывает пищевод и трахею справа, а другая — слева, после чего они соединяются в непарную спинную аорту. В результате трахея и пищевод оказываются в кольце (отсюда этот порок развития получил название «аортальное кольцо»), которое с возрастом постепенно сжимается. Это приводит к нарушению глотания и требует хирургического вмешательства.

Довольно часто (от 6 до 22% случаев по секционному материалу различных авторов) у взрослых встречается открытый артериальный (боталлов) проток. Артериальный проток функционирует во время внутриутробной жизни, направляя кровь из легких (спавшихся) в аорту. После рождения в норме он зарастает в пределах 10 нед. Если проток сохраняется во взрослом состоянии, у больного повышается давление в малом кругу, развивается застой крови в легких, что приводит к сердечной недостаточности.

Серьезной аномалией является развитие в качестве главного сосуда правой артерии четвертой жаберной дуги и правого корня спинной аорты вместо левых. В этом случае дуга аорты берет начало из левого желудочка, но поворачивает вправо. При этом возможно нарушение функции соседних органов.

7.13.6. Нервная система

Нервная система беспозвоночных. Нервные клетки кишечнополостных соединены между собой в единую сеть («д и ф ф у з н а я» нервная система). В процессе последующей эволюции происходит концентрация нервных клеток и образование нервных центров, форма которых может быть разнообразной. У плоских червей, в связи с дифференцировкой переднего и заднего конца тела, происходит концентрация нервных клеток и образование нервного центра в виде головного ганглия или окологлоточного нервного кольца. От них отходят вдоль тела нервные стволы, состоящие из нервных волокон и клеток. У кольчатых червей нервная система состоит из парного головного ганглия и брюшной нервной цепочки, представленной двумя нервными стволами, идущими по брюшной стороне и образующими в каждом сегменте по нервному узлу. Каждая пара узлов соединена между собой поперечными связями (лестничный тип нервной системы). У многихannelid продольные стволы брюшной нервной цепочки сближаются между собой, образуя непарную структуру. У членистоногих нервная система в принципе не отличается от таковой кольчатых червей. Характерно слияние узлов нервной цепочки между собой.

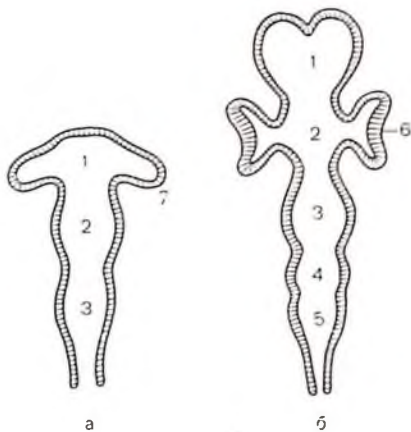


Рис. 146. Головной мозг позвоночных.
 а — стадия трех пузырей (с глазами пузырями); б — стадия пяти отделов (с глазами бокалами); 1 — передний мозг; 2 — промежуточный мозг; 3 — средний мозг; 4 — мозжечок; 5 — продолговатый мозг; 6 — глазной бокал; 7 — глазной пузырь.

невроцелем. Затем начинается период дифференцировки нервной трубки на головной и спинной мозг, когда прямая до сих пор трубка образует ряд вздутий, изгибов и дает утолщения стенки в определенных местах. Формирование головного мозга у всех позвоночных начинается с образования на переднем конце трубки трех вздутий, или мозговых пузырей. Первый из них носит название переднего (prosencephalon), второй — среднего (mesencephalon) и третий — заднего мозгового пузыря (rhombencephalon). После стадии трех мозговых пузырей следует стадия пяти мозговых пузырей. Они дают начало дефинитивным отделам мозга. Передний мозговой пузырь делится поперечной перегородкой на два отдела. Первый из них (передний) образует передний отдел головного мозга (telencephalon), который у большинства позвоночных образует так называемые полушария большого мозга. Из задней части переднего мозгового пузыря развивается промежуточный мозг (diencephalon). Средний мозговой пузырь не делится и целиком преобразуется в средний мозг (mesencephalon). Задний мозговой пузырь также подразделяется на два отдела: в передней части он образует задний мозг, или мозжечок (metencephalon), а из заднего отдела формируется продолговатый мозг (medulla oblongata), который без резкой границы переходит в спинной мозг (рис. 146).

Таким образом, у всех классов позвоночных головной мозг состоит из пяти основных отделов: переднего, промежуточного, среднего, заднего и продолговатого, расположенных в одной и той же последовательности.

Степень развития отделов у различных классов не одинакова. В процессе образования пяти пузырей невроцель образует ряд расширений, которые носят названия желудочков мозга. Желудочки соответ-

В переднем отделе слияние ганглиев приводит к значительному укрупнению и усложнению строения головного ганглия (головного мозга).

У хордовых возникает принципиально новый тип нервной системы в виде нервной трубки. У позвоночных ее передний конец прогрессивно развивается и превращается в головной мозг.

Головной мозг позвоночных. Гомология нервной системы позвоночных нервной системы низших хордовых проявляется уже при закладке отделов головного мозга в эмбриональном периоде. У всех классов позвоночных закладка нервной системы последовательно проходит стадии нервной пластинки, желоба и нервной трубки с полостью —

ствуют отделам мозга и сообщаются между собой и со спинномозговым каналом.

В каждом отделе мозга различают крышу, или мантию (*pallium*), и дно, или основание. Крышу составляют части мозга, лежащие над желудочками, дно (основание) лежит под желудочками.

Вещество мозга неоднородно. Скопления нервных клеток имеют более темную окраску — серое вещество, скопление отростков нервных клеток более светлую — белое вещество. Слой серого вещества (нервных клеток) на поверхности крыши любого отдела мозга носит название коры (*cortex*).

Большую роль в эволюции нервной системы играет развитие органов чувств. Раздражения, поступающие от них, служат фактором, стимулирующим прогрессивные изменения нервной системы. Эта связь обусловлена филогенетически. Важнейшие органы чувств развиваются непосредственно из стенок нервной трубки. Концентрация органов чувств на переднем конце тела обусловила прогрессивное развитие в процессе эволюции именно головного отдела нервной трубки. Основное значение в развитии центральной нервной системы, в частности головного мозга, отводят группе дистантных рецепторов (органы зрения, слуха, обоняния). Полагают, что передний мозговой пузырь сформировался под влиянием обонятельного, средний — зрительного и задний — слухового рецепторов.

Рассмотрим строение головного мозга у представителей различных классов позвоночных.

Головной мозг рыб имеет примитивное строение, что выражается в незначительном объеме мозга и слабом развитии его переднего отдела.

Передний мозг по сравнению с другими отделами мал и не разделен на полушария. Желудочек мозга представляет собой одну общую полость. Крыша переднего мозга тонкая, у костистых рыб она не содержит нервной ткани и состоит только из эпителия. Основную массу переднего мозга составляет дно, где нервные клетки образуют два скопления, получивших название полосатых тел (*corpora striata*). От переднего мозга вперед отходят небольшие обонятельные доли. По существу передний мозг рыб связан только с органом обоняния и служит обонятельным центром.

За передним мозгом следует промежуточный, который прикрыт сверху передним и средним мозгом. От крыши промежуточного мозга отходит вырост — верхняя мозговая железа (эпифиз), от дна — воронка с прилежащим к ней гипофизом и зрительные нервы, образующие перекрест. Нижняя часть промежуточного мозга — гипоталамус — содержит нейросекреторные клетки и тесно связана с эндокринной системой.

Средний мозг представляет наиболее сильно развитый отдел мозга рыб. Он состоит из двух полушарий (зрительных долей), покрытых корой, и служит зрительным центром. Орган зрения у рыб играет ведущую роль при поисках пищи, поэтому величина среднего мозга достигает значительных размеров. Кроме того, средний мозг представляет собой ведущий интегрирующий отдел головного мозга,

поскольку именно сюда поступает информация от всех органов чувств, осуществляется ее анализ и вырабатываются ответные реакции. По принятой классификации такой тип мозга, где ведущими являются задние отделы, носит название ихтиопсидного.

Мозжечок, который у всех позвоночных осуществляет координацию (согласование) движений, у рыб развит особенно хорошо, поскольку движения их отличаются большой сложностью. Продолговатый мозг содержит центры дыхания и кровообращения.

Прогрессивные изменения у а м ф и б и й выражаются в увеличении общего объема головного мозга и дальнейшем развитии его переднего отдела, что связано с адаптацией к условиям наземной среды.

Передний мозг амфибий по сравнению с рыбами значительно увеличивается. Одновременно происходит разделение его на два полушария, в связи с чем общая полость желудочка также подразделяется на два боковых желудочка. Крыша переднего мозга состоит из нервной ткани. Поверхностное положение занимают нервные волокна (белое вещество), в глубине, выстилая полость желудочка, лежит слой нервных клеток. В основании переднего мозга лежат полосатые тела. Как и у рыб, передний мозг амфибий выполняет функции обонятельного центра. Промежуточный мозг хорошо виден сверху, так как меньше прикрыт средним мозгом. Крыша его образует придаток — эпифиз, а дно — часть гипофиза. Средний мозг еще сохраняет крупные размеры, но несколько уменьшен в объеме по сравнению с тем же отделом рыб. Как и у рыб, средний мозг может быть признан ведущим интегрирующим отделом центральной нервной системы, сохраняя при этом значение зрительного центра. Таким образом, амфибии имеют ихтиопсидный тип мозга. Мозжечок развит слабо и имеет вид небольшого поперечного валика у переднего края продолговатого мозга. Слабое развитие мозжечка соответствует простым движениям амфибий, не требующим сложной координации (лягушка передвигается путем однообразных движений — прыжков, большинство же амфибий ведет малоподвижный образ жизни).

Рептилии являются первыми истинно наземными позвоночными, поэтому условия их обитания по сравнению с водной средой характеризуются большим разнообразием и непостоянством действующих факторов. Резкие и быстрые колебания температуры, влажности, соотношения химических агентов, разнообразие звуковых и зрительных раздражителей вызывают у наземных форм прогрессивное развитие органов чувств и головного мозга.

Передний мозг становится наиболее крупным отделом по сравнению с остальными. Кпереди от него отходят хорошо развитые обонятельные доли. Увеличение переднего мозга происходит в основном за счет развития полосатых тел, т. е. дна. Крыша остается тонкой. На поверхности крыши впервые в процессе эволюции появляется кора, которая еще не покрывает всей поверхности полушарий, а образует только два островка — на медиальной и латеральной сторонах каждого полушария. Функциональное значение имеет только ее медиальный участок, представляющий собой высший обонятельный центр. В целом кора переднего мозга имеет примитивное строение и получила название

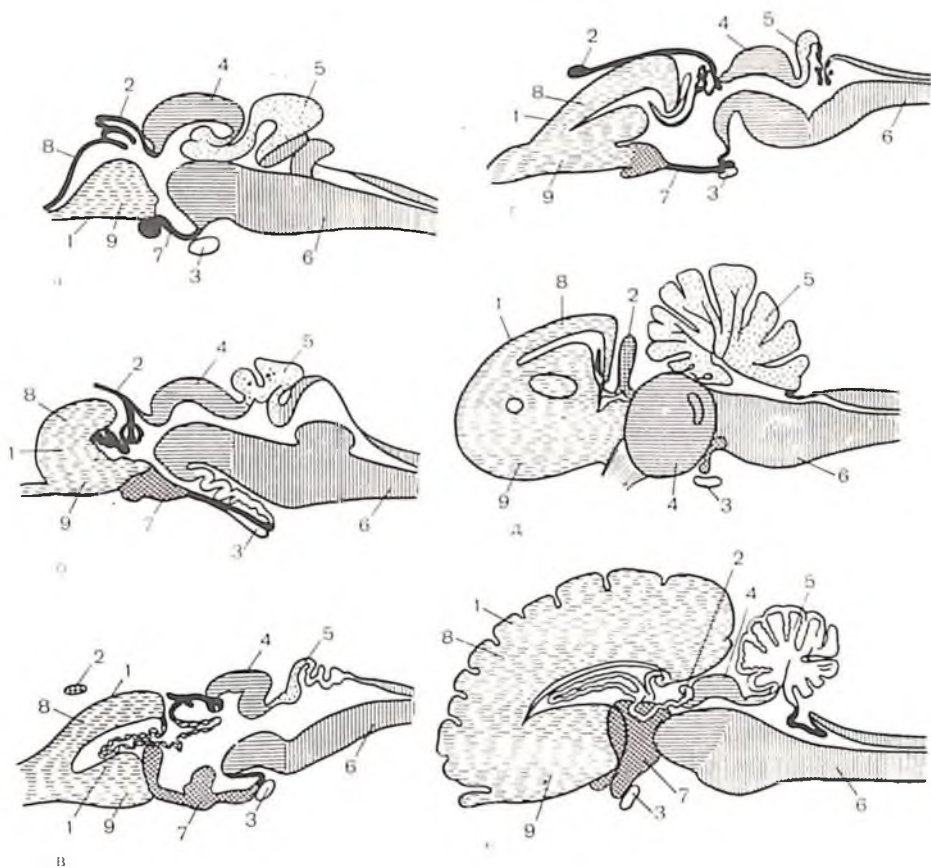


Рис. 148. Головной мозг позвоночных (продольный срез).

а — костистая рыба; б — электрический скат; в — лягушка; г — рептилия; д — птица; е — млекопитающее.
 1 — передний мозг; 2 — эпифиз; 3 — гипофиз; 4 — средний мозг; 5 — мозжечок; 6 — продолговатый мозг;
 7 — промежуточный мозг; 8 — мантия (крыша); 9 — полосатые тела.

древней, или archicortex. Полосатые тела переднего мозга сильно развиты и принимают на себя функцию интегрирующего центра нервной деятельности. Таким образом, передний мозг становится ведущим отделом центральной нервной системы. Подобный тип мозга получил название зауропсидного (стриарного).

Средний мозг теряет свое значение ведущего отдела, одновременно уменьшается его значение как зрительного центра, в связи с чем размеры его сокращаются (рис. 147, см. на цвет. вкл., 148). Мозжечок развит значительно лучше, чем у амфибий. Головной мозг млекопитающих, так же как и мозг птиц, отличается значительным, непропорциональным развитием полушарий переднего мозга. Но увеличение размеров у млекопитающих происходит не за счет дна, как у птиц, а за счет крыши, которая достигает мощного развития. На всей поверхности крыши появляется кора, которая развивается за счет клеток латерального островка древней коры рептилий. Последний,

разрастаясь по всей поверхности полушарий, оттесняет медиальный участок к перемычке между полушариями, где он сохраняется под названием гиппокампа и выполняет функцию высшего центра обоняния.

Возникшая кора, в отличие от древней коры рептилий, получила название новой коры, или неокортекс. По строению новая кора представляет собой сложную структуру, состоящую из многих слоев нервных клеток различного типа. У низших млекопитающих поверхность коры гладкая, у высших она образует многочисленные извилины, резко увеличивающие ее поверхность. Количество нервных клеток в коре человека исчисляется в миллиардах. Вместе с развитием коры развивается сложная система волокон, соединяющих правое и левое полушария (комиссура), а также ассоциативные волокна между различными отделами мозга. Кора приобретает значение интегрирующего отдела головного мозга, в ней находятся высшие чувствительные (зрения, слуха, осязания) и двигательные центры, а также центры, связанные с высшей нервной (психической) деятельностью.

Тип мозга, где высшие центры нервной деятельности расположены в крыше переднего мозга, получил название маммального. Это наиболее прогрессивная ступень эволюции нервной системы.

Промежуточный мозг прикрыт сверху передним и имеет характерные для всех нижеперечисленных классов придатки в виде эпифиза и гипофиза. Средний мозг резко уменьшен в размерах. Его крыша, в отличие от предыдущих классов, кроме продольной борозды, имеет еще и поперечную, поэтому вместо двух полушарий (зрительные доли) образуется четыре бугра (четверохолмие). Передние бугры связаны со зрительными рецепторами, а задние — со слуховыми. Мозжечок прогрессивно развивается, что выражается в резком увеличении размеров органа и его сложной внешней и внутренней структуре.

В продолговатом мозгу по бокам обособляются пучки нервных волокон, идущих к мозжечку, а на нижней поверхности — продольные валики, получившие название пирамид.

У человека происходит дальнейшее развитие коры, что привело к появлению новой высшей формы нервной деятельности — абстрактному мышлению. Таким образом, материальный субстрат сложной психической деятельности возник в результате постепенных преобразований в процессе эволюции нервных структур, обладавших первоначально лишь простой формой раздражимости. В последнее время выявлена качественная особенность мозга млекопитающих и человека — функциональная асимметрия. Оказалось, что левое и правое полушария неравнозначны по своим функциям. Правое отвечает за образное мышление, левое — за абстрактное. В левом полушарии находятся центры письменной и устной речи.

7.13.7. Органы чувств

Органы чувств можно разделить на две группы — контактные и дистантные. К контактными относятся органы вкуса и осязания, сигнализирующие о раздражителе при непосредственном контакте с

ним. Дистантные рецепторы, в отличие от контактных, получают сигнал от раздражителя, находящегося на расстоянии. Дистантным рецепторам принадлежит главная роль во взаимодействии организма со средой, поскольку они получают большее количество раздражений, более разнообразных по своей природе. Поэтому мы ограничимся рассмотрением филогенеза этой группы органов чувств.

Органы обоняния. По отношению к беспозвоночным правильнее говорить об органах химического чувства, а не органах обоняния, так как они воспринимают раздражения как от жидких, так и от газообразных веществ.

У кишечнополостных, большинства червей и моллюсков химически возбудимые клетки рассеяны по всему телу. У червей, кроме того, нередко встречаются обонятельные ямки или специализированные органы — антенны, пальпы и др. У членистоногих хеморецепторы представлены обонятельными сенсиллами.

У **рыб** органы обоняния имеют вид пары слепых мешков на спинной стороне головы, выстланных мерцательным эпителием. Наружные отверстия — ноздри — соединяют полость этих мешков с внешней средой.

У **амфибий** обонятельные каналы соединены не только с внешней средой, но и с ротоглоточной полостью (хоаны или внутренние ноздри). Начинается дифференцировка носовой полости на обонятельный и дыхательный отделы, появляется носослезный канал и железы.

У **рептилий** имеются обонятельные ходы с ноздрями и хоанами. Средний отдел хода уже довольно четко подразделяется на верхний — собственно обонятельный отдел и нижний — дыхательный. Появляется обонятельная раковина. С появлением вторичного неба хоаны отделяются вместе с верхней частью ротовой полости, образуя носоглоточный ход. Отверстия хоан благодаря развитию вторичного неба смещаются назад, ближе к глотке или гортани, что обеспечивает возможность свободного дыхания во время нахождения во рту пищи. Считают, что такое разделение дыхательных и пищевых путей явилось предпосылкой для процесса пережевывания пищи у млекопитающих. Выстилка носовой полости приобретает характер слизистой, увлажняется секретом слизистых бокаловидных клеток.

У **млекопитающих** прогрессивные преобразования выражаются в увеличении объема обонятельной полости и появлении системы обонятельных раковин, число которых колеблется от 5—8 до 2 (у человека 3). Развивается мясистый наружный нос, поддерживаемый носовыми костями и хрящами.

Органы зрения. Восприятие светового раздражения свойственно организмам различного уровня.

Низшие беспозвоночные не имеют истинного зрения, т. е. не могут воспринимать внешний вид объектов, но способны различать свет и темноту. Считают, что зрительной информации принадлежит главная роль в эволюции животного мира. Очевидно, этим можно объяснить появление уже у беспозвоночных, в частности низших кишечнополостных, а также аннелид и моллюсков, наряду с примитивными

органами светоощущения (глазные пятна, ямки) сложно устроенных глаз, содержащих роговицу, хрусталик, сетчатку.

Глазные пятна — группа чувствительных и пигментных клеток, расположенных на наружных покровах. Если чувствительные клетки образуют углубление, возникает глазная ямка. С превращением ямки в замкнутый глазной пузырек его передняя часть и прилежащий участок покровов приобретают прозрачность (роговица). Прозрачный участок пузырька может утолщаться, приобретать выпуклую форму, превращаясь в хрусталик. Внутренность глазного пузырька преобразуется в бесструктурное стекловидное тело. Дно и боковые стенки выстланы чувствительными и пигментными клетками (сетчатка). Считают, однако, что, несмотря на сложное строение органа, кишечнополостные обладают только светоощущением.

У низших хордовых (ланцетник) органом светоощущения являются особые глазки (Гессе), расположенные в нервной трубке. Они представляют собой светочувствительные клетки, сходные с таковыми ресничных червей.

Парные глаза позвоночных имеют большое сходство со сложно устроенными глазами беспозвоночных (сетчатка, хрусталик, стекловидное тело), но не гомологичны им. Органы зрения беспозвоночных образуются за счет впячивания наружного покрова, а глаза позвоночных — за счет выпячивания стенок нервной трубки. Кроме того, хрусталик позвоночных развивается за счет покровов, а не из передней стенки глазного пузырька. Закладка в эмбриогенезе органов зрения у всех позвоночных происходит однотипно.

У рыб роговица плоская, а хрусталик имеет шаровидную форму. Круговые мышцы зрачка и хрусталика отсутствуют. Аккомодация (изменение фокусного расстояния) происходит за счет перемещения хрусталика к передней камере или от нее с помощью отростка сосудистой оболочки, приращенного к задней стенке хрусталика. Веки отсутствуют.

У амфибий роговица становится выпуклой, а хрусталик приобретает форму двояковыпуклой линзы, что увеличивает дальность зрения. В воде роговица уплощается. Появляются веки (верхнее и нижнее) и мигательная перепонка (третье веко) в переднем углу глаза, предохраняющие глаз от высыхания и загрязнения. Появляется круговая мышца зрачка и хрусталика, но аккомодация чаще осуществляется, как у рыб.

У рептилий изменяется механизм аккомодации, она осуществляется за счет сокращения ресничной мышцы, окружающей хрусталик. Последняя располагается позади хрусталика, при ее сокращении он перемещается вперед, кривизна меняется мало.

У млекопитающих зрение играет относительно менее важную роль. Аккомодация происходит за счет изменения кривизны хрусталика, появляются слезные железы, ресницы.

Органы слуха. У большинства беспозвоночных и позвоночных восприятия звуковых раздражений и восприятия положения тела в пространстве совмещаются в одном органе.

У беспозвоночных органы этого типа обычно служат органами

равновесия. Они представляют собой ямки или пузырьки, выстланные чувствующими клетками, в полости которых находятся «слуховые» камешки, или статолиты. В зависимости от положения тела статолиты давят на соответствующий участок стенки, что позволяет животному ориентировать свое тело в пространстве.

У насекомых имеются и специальные органы, воспринимающие звуковые колебания в виде так называемых хордотональных органов.

У позвоночных орган слуха также является одновременно и органом равновесия, причем в процессе эволюции собственно орган слуха развивается позднее.

У круглоротых и рыб орган слуха представлен только внутренним ухом.

В процессе эмбриогенеза внутреннее ухо развивается за счет утолщения эктодермы в задней части головы. Сначала образуется парное впячивание, затем — замкнутый пузырек, который подразделяется на два отдела — верхний и нижний. Из верхнего формируются полукруглые каналы, лежащие во взаимно перпендикулярных плоскостях, и овальный мешок. Из нижнего отдела пузырька развивается круглый мешочек с небольшим выростом — будущая улитка.

Совокупность каналов и мешочков образует перепончатый лабиринт внутреннего уха, стенки которого состоят из эпителия. Внутри его находится жидкость — эндолимфа. В ней взвешено множество мелких кристаллов извести (отолиты). В некоторых местах лабиринта расположены скопления чувствительных, снабженных волосками клеток — слуховые пятна. При давлении отолитов на те или иные клетки раздражение передается в мозг и животное воспринимает свое положение в пространстве. Перепончатый лабиринт свободно взвешен в полости внутри слуховой капсулы (хрящевой или костной). Стенки полости повторяют контуры перепончатого лабиринта. Внутри полости также находится жидкость — перилимфа.

У круглоротых имеется только два или даже один полукружный канал. У рыб появляются три полукружных канала. Отдел гомологичный улитке, у большинства рыб имеет вид небольшого слепого выроста круглого мешочка, в котором обособляется слуховой сосочек от слухового пятна. К нему подходит отдельная обособившаяся ветвь слухового нерва. Рыбы воспринимают звук с частотой 30—12 кГц.

У амфибий в связи с переходом к наземному образу жизни, кроме внутреннего, появляется среднее ухо. Оно играет роль добавочного аппарата для улавливания звуковых волн в воздушной среде, где проводимость ниже, чем в водной, и передачи их внутреннему уху. Среднее ухо развивается из остатка первой жаберной щели, зарастающей снизу. Оставшаяся в верхней части полость располагается позади глаз, вплотную примыкает к слуховой капсуле и сохраняет связь с глоткой. С выходом амфибий на сушу она превращается в воздухоносную барабанную полость, которая граничит с внутренним ухом с одной стороны и наружными покровами — с другой. На одном из участков покров истончается и переходит в упругую барабанную перепонку. В полости расположена одна слуховая косточка (гюмандибулярный хрящ), опирающаяся одним концом в барабанную перепонку,

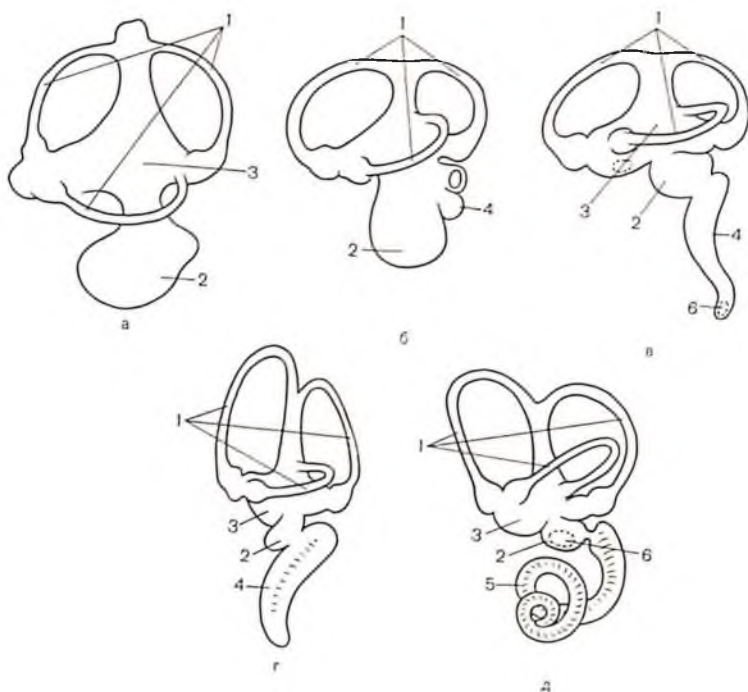


Рис. 149. Эволюция слухового аппарата у позвоночных. Левое внутреннее ухо.

а — костяная рыба; б — амфибии; в — рептилия; г — птица; д — млекопитающее; 1 — полукружные каналы; 2 — круглый мешочек; 3 — овальный мешочек; 4 — выступ круглого мешочка (зачаток улитки); 5 — канал улитки; 6 — слуховое пятно круглого мешочка.

а другим в слуховую капсулу, стенка которой в этом месте становится перепончатой — овальное окно. Колебания барабанной перепонки усиливают звуковые колебания и передают их на внутреннее ухо. Во внутреннем ухе у амфибий прогрессивно развивается зачаток улитки. Вырост удлиняется.

У рептилий во внутреннем ухе слепой вырост круглого мешочка еще больше увеличивается в длину и начинает изгибаться в канал улитки. Внутри канала начинают формироваться части воспринимающего аппарата.

Строение среднего уха в принципе не меняется. На границе с внутренним ухом в задней стенке появляется, кроме овального, второе перепончатое окно — круглое, что уменьшает несжимаемость перилимфы и совершенствует передачу звуковых колебаний. Барабанная перепонка расположена несколько ниже общего уровня кожных покровов, образуя зачаток наружного слухового прохода. У млекопитающих орган слуха состоит из трех отделов: внутреннего, среднего и наружного. Внутреннее ухо достигает наивысшего развития. Канал улитки сильно удлиняется и изгибается спирально. Основной слуховой сосочек преобразуется в спиральный орган. Таким образом, у наземных позвоночных прогрессивно развивается слуховой аппарат, в то время как строение органа равновесия остается на том же уровне.

В среднем ухе усложняется передаточный аппарат — появляются 3 косточки — молоточек, стремечко и наковальня. В результате звуковые колебания в процессе передачи усиливаются примерно в 16 раз (рис. 149).

Кроме того, у млекопитающих формируется наружное ухо: наружный слуховой проход и наружная слуховая раковина. Последняя, перемещаясь с помощью специальной мускулатуры, концентрирует звуковые волны и направляет их в слуховой проход.

7.13.8. Мочеполовая система

Органы выделения беспозвоночных. У кишечнополостных, тело которых состоит всего из 2 слоев, продукты диссимиляции удаляются во внешнюю среду диффузно.

У плоских червей появляется выделительная система в виде протонефридиев (см. 17.1). У круглых червей наряду с измененными протонефридиями существуют гигантские кожные клетки.

Кольчатые черви имеют сегментарную выделительную систему в виде метанефридиев. В каждом сегменте расположена пара метанефридиев. Каждый состоит из воронки, открывающейся в целом и отходящего от нее выделительного канальца и выделительной поры.

Органы выделения членистоногих представлены видоизмененными метанефридиями, особыми (мальпигиевыми) сосудами (см. главу 18) и жировым телом.

Органы выделения позвоночных. Органом выделения позвоночных служат почки. По своему внешнему виду почки (парный компактный орган) отличаются от нефридиев беспозвоночных и низших хордовых, но по строению во многом сходны с ними. Основной структурной единицей почек, так же как и нефридиев, является воронка, открывающаяся в полость тела, с отходящим от нее выделительным канальцем. Все выделительные канальцы впадают в один общий выводной проток — мочеточник, в то время как каждый каналец нефридия имеет самостоятельное отверстие. Первоначально воронки с канальцами закладываются метамерно, однако позднее в филогенезе метамерность утрачивается.

У низших позвоночных в эмбриогенезе последовательно закладываются органы выделительной системы сначала в головном отделе (предпочка), затем в туловищном (первичная почка). У высших позвоночных, кроме этих двух, образуется еще третья закладка в тазовом отделе (вторичная почка). Более ранние закладки после появления последующих редуцируются (субституция).

Подобная смена органов выделения в онтогенезе отражает этапы филогенеза и позволяет проследить пути эволюции выделительной системы.

П р е д п о ч к а или головная почка (pronephros) имеет наиболее примитивное строение. Она закладывается у всех позвоночных на ранних стадиях эмбрионального развития в головном конце тела и состоит всего из 6—12 нефронов, представляющих собой структурно-функциональные единицы органа выделения. Нефрон предпочки

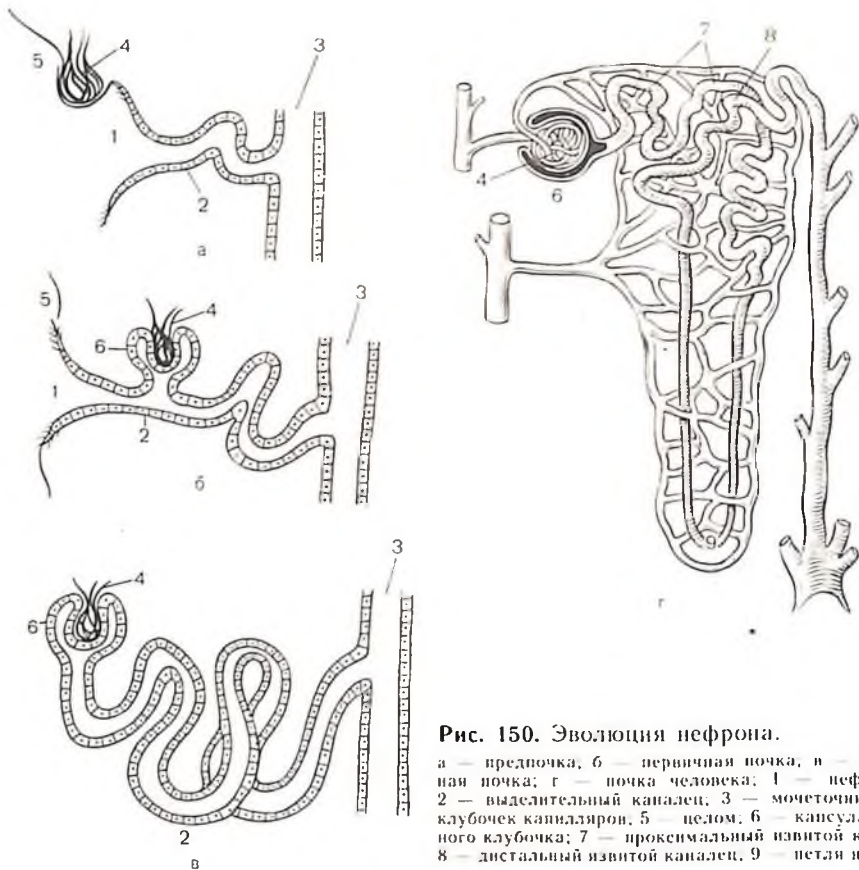


Рис. 150. Эволюция нефрона.

а — предпочка, б — первичная почка, в — вторичная почка; г — почка человека; 1 — нефростом; 2 — выделительный каналец; 3 — мочеточник; 4 — клубочек капилляров; 5 — целом; 6 — капсула почечного клубочка; 7 — проксимальный извитой каналец; 8 — дистальный извитой каналец; 9 — петли нефрона.

начинается воронкой (нефростом) с ресничками, открывающейся в целом, а короткий и прямой выделительный каналец, отходящий от воронки, открывается в общий для них всех мочеточник, который растет вдоль позвоночника и открывается в клоаку. Рядом с воронкой, за брюшиной, развивается несколько сосудистых клубочков. Продукты диссимиляции из клубочков поступают в целомическую жидкость, а затем, смешиваясь с ней, попадают в нефростомы, каналцы и мочеточник. Несовершенство предпочки заключается в отсутствии прямой связи между кровеносной и выделительной системами. Продукты распада постоянно присутствуют в целомической жидкости.

У современных позвоночных предпочка существует только в эмбриональном периоде. Во взрослом состоянии пронефрос функционирует лишь у некоторых круглоротых. У эмбриона человека каналцы пронефроса функционального значения не имеют.

Первичная, или туловищная, почка (mesonephros) — второй этап эволюции выделительной системы позвоночных. Она закладывается в туловищных сегментах тела. Строение нефрона усложняется — на спинной стенке выделительного каналца появляется слепой вырост в виде двустенной чаши (капсулы почечного клубочка).

В эту капсулу врастает сосудистый клубочек, образуя вместе с капсулой почечное тельце. Благодаря этому возникает прямая связь между кровеносной и выделительной системами. Теперь продукты диссимиляции из крови сразу поступают в почки, не попадая в целом. Удаление продуктов распада из организма происходит более полно и быстро. Воронки первичной почки утрачивают свое значение, и в течение жизни в некоторых нефронах происходит их редукция, связь с целомом частично утрачивается (рис. 150).

Прогрессивным изменением нефрона следует считать удлинение выделительного канальца, благодаря чему он становится извитым, а также дифференцировку его отделов. В итоге в канальцах первичной почки начинают осуществляться процессы обратного всасывания таких продуктов, как вода, глюкоза и др., т. е. происходит концентрация мочи.

Количество нефронов в первичной почке по сравнению с предпочкой увеличивается, так как на каждом первичном канальце позднее возникает один или несколько добавочных нефронов путем своеобразного почкования. Метамерность строения начинает утрачиваться, поверхность выделения значительно увеличивается. Первичная почка функционирует у низших позвоночных (рыбы, амфибии) в течение всей жизни, у высших (рептилии, птицы, млекопитающие) сохраняется только в эмбриональном состоянии.

Вторичная, или тазовая, почка (metanephros) закладывается у высших позвоночных в сегментах тела, лежащих впереди туловищной почки.

Отличительный признак нефронов — отсутствие воронки, благодаря чему связь с целомом полностью утрачивается. Нефрон начинается прямо с почечного тельца. Выделительный каналец дифференцируется на ряд отделов — проксимальный извитой каналец, дистальный извитой каналец, петля нефрона и т. д. Клубочковый аппарат упрощается, в частности количество капиллярных петель в клубочке уменьшается, фильтрационная способность отдельного клубочка снижается, зато усложняется строение канальцев, увеличивается их длина. Усиливается секреция клеток стенок канальцев, выделяющих продукты распада в просвет канальцев. Таким образом, в тазовой почке продукты диссимиляции поступают в нефрон двумя путями: путем фильтрации плазмы в полость капсулы клубочка и за счет выделения веществ в просвет канальцев. Одновременно в канальцах интенсивно происходят процессы обратного всасывания. Моча в полости капсулы клубочка содержит некоторое количество полезных для организма низкомолекулярных соединений: сахара, витамины, аминокислоты, хлориды и т. д. При прохождении мочи по отделам канальцев происходит реабсорбция этих веществ и большей части воды обратно в кровь.

У рептилий канальцы имеют проксимальный извитой отдел, промежуточный, дистальный извитой отдел, петля нефрона отсутствует.

У птиц и млекопитающих появляется петля нефрона — главное звено в механизме реабсорбции воды.

От каждого первоначального нефрона путем почкования образуется

несколько вторичных, в связи с чем количество нефронов возрастает во много раз, и общая выделительная поверхность резко увеличивается. Мочеточник тазовой почки образуется независимо от мочеточников предшествующих почек. Основное направление эволюции выделительной системы — увеличение выделительной поверхности, что обеспечивает более быстрое и полное удаление продуктов обмена, и дифференцировка выделительного канала, предупреждающего потерю организмом важных компонентов (вода, углеводы).

Связь выделительной и половой систем. Выделительная система позвоночных связана с органами половой системы. У некоторых позвоночных, например осетровых рыб, закладка половых желез происходит непосредственно за счет эпителия нефростомов первичной почки. У большинства позвоночных эта связь выражается в том, что некоторые части предпочки и первичной почки принимают на себя функцию выведения половых продуктов.

Половые железы позвоночных, как правило, закладываются в виде парных складок на вентральных краях мезонефросов. Зачаток гонад состоит из утолщенного эпителия с большим количеством соединительной ткани. Сначала мужские и женские половые железы имеют одинаковое строение, позднее происходит специализация их и возникает связь с различными для каждого пола частями выделительной системы, которые становятся половыми протоками.

У самок анамний после появления первичной почки предпочка освобождается от функции выведения мочи и редуцируется. Обычно остается лишь одна воронка, которая сильно увеличивается в размерах (иногда она образуется за счет соединения нескольких воронок) и вместе с мочеточником предпочки (парамезонефральный канал) преобразуется в яйцевод. Подобная смена функций объясняет отсутствие непосредственной связи между яичником и яйцеводом у позвоночных. При созревании яйцеклеток в яичнике происходит разрыв его стенок. Яйцеклетки выходят в полость тела, попадают в воронку, а затем в яйцевод.

Продукты диссимиляции у самок анамний выводятся через первичную почку и ее мочеточник, или мезонефральный (вольфов) проток.

У самцов анамний в эмбриональном периоде происходит полная редукция предпочки — исчезают не только выделительные каналы, но и мочеточник (рис. 151).

Одновременно возникает связь между семенником и первичной почкой. Из эпителия, выстилающего стенку полости тела, образуются тяжи, соединяющие выделительные каналы первичной почки и семенные каналы. Затем в этих тяжах образуется просвет, и они превращаются в семявыносящие каналы. Созревшие сперматозоиды по семявыносящим каналам попадают в почку и по мочеточнику выделяются наружу. Поскольку первичная почка функционирует как орган выделения, в мочеточник одновременно поступает моча и он служит как для выведения мочи, так и половых клеток (мочеполовой проток).

У высших позвоночных (амниот) с появлением вторичной почки не

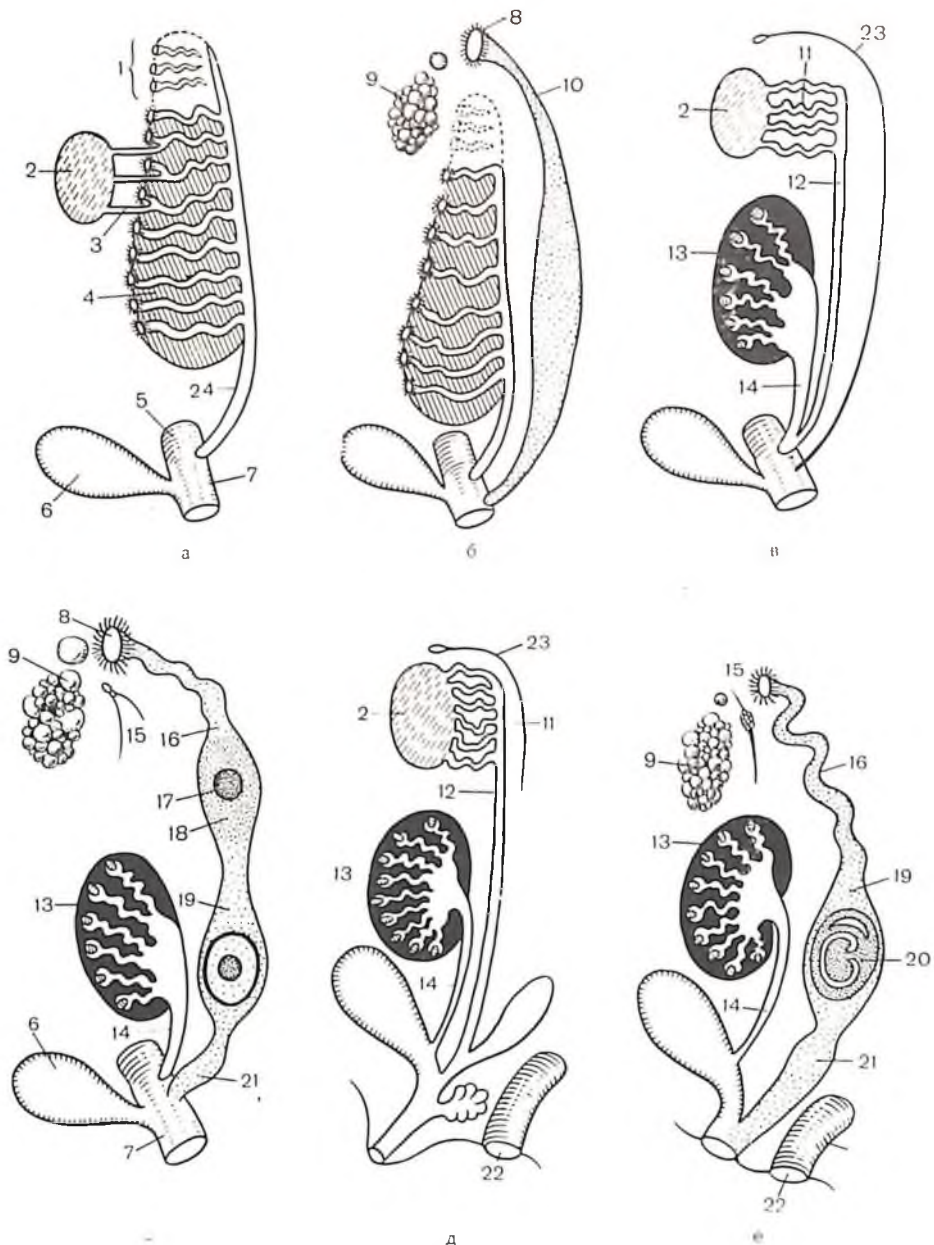


Рис. 151. Взаимоотношения органов мочеполовой системы у позвоночных.

Рыбы и амфибии: а — самец; б — самка; рептилии и птицы: в — самец и г — самка; млекопитающие: д — самец и е — самка. 1 — предпочка; 2 — семенник; 3 — семявыводящий проток; 4 — первичная почка; 5 — задняя кишка; 6 — мочевой пузырь; 7 — клоака; 8 — воронка яйцевода; 9 — яичник; 10 — яйцевод; 11 — придаток семенника (остаток передней части первичной почки); 12 — семяпровод (мезонефральный проток); 13 — вторичная почка (метанефрос); 14 — мочеточник метанефроса; 15 — рудимент мезонефроса; 16 — яйцевод; 17 — яйцеклетка; 18 — белок, выделяемый яйцеводом; 19 — матка; 20 — зародыш в матке; 21 — влагалище; 22 — анальное отверстие; 23 — рудимент парамезонефрального протока; 24 — мезонефральный проток (мочеполовой канал).

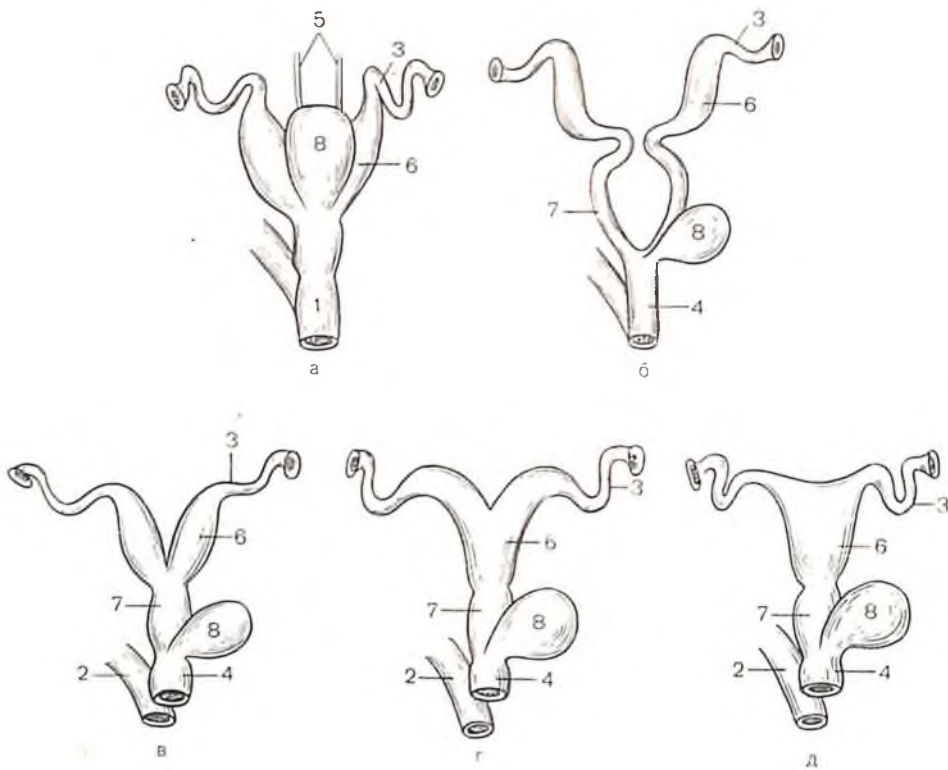


Рис. 152. Дифференцировка яйцеводов у млекопитающих.

а — клоачные; б — молодая двуутробка; в — плацентарное млекопитающее с двойной маткой; г — с двурогой маткой; д — с простой маткой; 1 — клоаки; 2 — прямая кишка; 3 — яйцевод; 4 — мочеполовой синус; 5 — мочеточники; 6 — матка; 7 — влагалище; 8 — мочевого пузыря.

только предпочка, но и первичная почка освобождается от функции выведения мочи.

У самок амниот, так же как и у анамний, из остатков предпочки и ее мочеточника развивается яйцевод. Первичная почка и ее мочеточник у взрослых самок редуцируются, лишь часть канальцев первичной почки сохраняется в виде незначительных рудиментов ерооргогон и рагаоргогон. Существует представление, что эти рудименты склонны к злокачественному перерождению.

Яйцеводы у амниот дифференцируются на отделы. У млекопитающих в связи с появлением функции живорождения дифференцировка яйцеводов становится наиболее сложной (рис. 152). Яйцеводы подразделяются на 3 отдела — маточные трубы, матку и влагалище. У высших млекопитающих — плацентарных — происходит срастание дистальных отделов яйцеводов на разных уровнях. У некоторых видов срастается только влагалищная часть, а матки остаются парными — двойная матка (грызуны); у некоторых матки слиты в дистальном отделе, образуя общую полость, в то время как их проксимальные отделы сохраняют самостоятельность — двурогая матка (хищники, парнокопытные). Наконец, матки могут быть полностью слиты в одну

на всем протяжении — простая матка (полуобезьяны, обезьяны, человек и некоторые летучие мыши).

У человека встречаются различные аномалии матки и влагалища, соответствующие филогенетическим этапам изменения этого органа в процессе эволюции. Как правило, аномалии связаны с ненормальным срастанием парамезонефральных протоков. Наиболее часто встречается двурогая матка, иногда двойная.

У самцов амниот пронефрос и ее мочеточник полностью редуцируются. У млекопитающих и человека за счет остатков дистального отрезка парамезонефрального канала формируется слепое выпячивание, являющееся гомологом матки и влагалища (*uterus masculinus*).

Канальцы передней части первичной почки у самцов сохраняются и преобразуются в придаток семенника — эпидидимис, а мочеточник первичной почки (мезонефральный канал) превращается в семяпровод.

7.13.9. Эндокринные железы

Железами внутренней секреции (эндокринными) называют органы, секретирующие биологически активные вещества, оказывающие регулирующее влияние на жизнедеятельность организма. В отличие от желез внешней секреции, эндокринные железы не имеют протоков и выделяют секреты, получившие название гормонов, непосредственно в кровь.

Наибольшего развития эндокринные железы достигают у позвоночных. Эндокринные железы развиваются в процессе филогенеза из разных источников и имеют различное местоположение.

Щитовидная железа развивается за счет эпителия жаберного отдела глотки. У рыб закладка щитовидной железы имеет вид продольного желобка на брюшной стороне глотки — между первой и второй жаберными щелями. Желобок выстлан мерцательным эпителием и содержит железистые клетки. В последующем этот участок обособляется от глотки и превращается в замкнутый пузырек. Стенки его утолщаются и в них появляются отдельные фолликулы — структуры, характерные для щитовидной железы. Клетки стенок фолликулов выделяют секрет, накапливающийся в их полостях. У последующих классов меняется положение железы, появляются доли и перешеек.

Тимус у рыб развивается в виде множественных закладок — плотных эпителиальных выступов спинной части всех жаберных мешков. Выросты отшнуровываются и на каждой стороне соединяются между собой, образуя полоску с узкой полостью внутри. От полости наружу растут многочисленные выпячивания, состоящие из лимфoidной ткани, которая делится на дольки врастающей соединительной тканью. У амфибий и рептилий количество зачатков, из которых формируется тимус, значительно уменьшается, иногда развиваются только закладки второй и третьей пары жаберных мешков. У млекопитающих в образовании тимуса принимают участие выросты трех пар мешков (в основном второй пары). Эти выросты лежат на брюшной стороне впереди сердца непосредственно над грудиной (рис. 153).

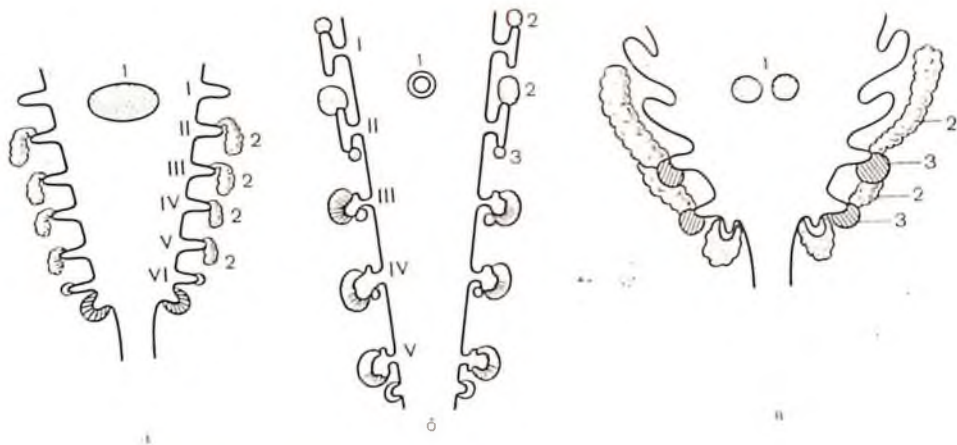


Рис. 153. Развитие эндокринных желез.

а, б — анамнии; в — амниоты; 1 — щитовидная железа, 2 — закладка слюнной железы, 3 — закладка парашитовидной железы; I—IV — жаберные мешки.

Тимусу присуща эндокринная функция. Вместе с тем он является важнейшим органом иммунной системы, филогенез которой рассматривается ниже (см. 7.13.10).

Г и п о ф и з, или нижний придаток мозга, образует с нейросекреторной зоной промежуточного мозга — гипоталамусом — единую гипоталамо-гипофизарную систему. Гипофиз состоит из трех долей: передней (аденогипофиз), средней (промежуточной) и задней (нейрогипофиз). Он соединен с нижней поверхностью промежуточного мозга выростом дна этого отдела мозга, или воронкой. Доли гипофиза в процессе фило- и онтогенеза развиваются из разных источников. В процессе эволюции гипофиз впервые появляется у круглоротых, но имеет весьма примитивное строение и состоит только из передней доли. У рыб гипофиз закладывается как широкое мешковидное выпячивание крыши ротовой полости. По мере роста его дистальный конец оказывается под дном промежуточного мозга, образующего вырост — воронку. Последняя имеет широкую полость и плоское тонкое дно. Воронка выпячивает дно кармана так, что образуется двустенная структура.

Из передней стенки гипофизарного кармана образуется передняя доля. В ней развивается множество ветвящихся трубочек, которые распадаются на клеточные тяжи и группы клеток, образуя железистую ткань. За счет задней стенки кармана образуется средняя доля. У рыб она развита очень сильно и имеет больший объем, чем у всех последующих классов позвоночных. Функции передней и средней доли сходны — обе вырабатывают гонадотропные гормоны.

Воронка состоит из мозговой ткани, имеет тонкое дно, но из него начинают образовываться пальцеобразные выросты, глубоко вдающиеся в ткань средней доли. Вместе с выростами в среднюю долю начинают проникать отростки нейросекреторных клеток гипоталамуса. Гипофиз

хрящевых рыб во взрослом состоянии сохраняет связь с ротовой полостью.

У амфибий появляется обособленная задняя доля гипофиза. Ее появление в процессе филогенеза связывают с переходом к наземному образу жизни, поскольку нейрогипофиз принимает участие в регуляции водного обмена. Задняя доля развивается из дистального отдела воронки промежуточного мозга. Дно и задний отдел последней утолщаются в основном за счет разрастания нейроглии. Благодаря сходству с тканью мозга задняя доля получила название нейрогипофиза. В толще задней доли проходят отростки, связывающие нейрогипофиз с определенными ядрами гипоталамуса. По объему задняя доля самая крупная из долей гипофиза. В ней происходит накопление антидиуретических гормонов.

Филогенетическая связь между развитием нейрогипофиза и переходом к наземному существованию находит подтверждение в том, что задняя доля у амфибий развивается только после окончания метаморфоза. Средняя доля гипофиза, начиная с амфибий, теряет способность вырабатывать гонадотропный гормон.

У амниот продолжается обособление и дифференцировка гипоталамо-гипофизарной системы в связи с возрастающей у наземных животных потребностью в сохранении воды организмов. Развитие задней доли сочетается у амниот с дифференцировкой ядер гипоталамуса, часть из которых сохраняет связь с аденогипофизом, а другая устанавливает контакт с нейрогипофизом. В результате формируются две системы — гипоталамо-аденогипофизарная и гипоталамо-нейрогипофизарная. У человека железистая зона аденогипофиза составляет 70—80% от общей массы железы, задняя — 18—23%, а средняя — всего 1—2%. У некоторых людей гипофиз сохраняет связь с ротовой полостью. В этом случае остается узкая полоска клеток длиной 5—6 мм и толщиной 0,5—1 мм в подслизистой оболочке крыши глотки и основания клиновидной кости. Клеточные элементы уплощенной формы сходны с тканью мозга и имеют тенденцию к злокачественному перерождению.

У высших позвоночных и человека надпочечники представляют парный компактный орган, расположенный на верхних полюсах почек. Железа состоит из двух слоев — коркового (наружного) и мозгового (внутреннего). Слои возникают в процессе филогенеза из разных зачатков. Корковое вещество образуется за счет утолщения эпителия брюшины, расположенного на участке между корнем брыжейки и мочеполовым бугорком, мозговое — за счет обособления комплексов клеток от зачатков симпатических ганглиев (рис. 154).

У низших хордовых зачатки коркового и мозгового слоев появляются как ничем не связанные между собой, самостоятельные образования в виде так называемых межпочечных и надпочечных тел.

У рыб закладки мозгового вещества (надпочечные тела) образуют ряд парных зачатков, расположенных метамерно, т. е. вдоль спинной поверхности первичных почек, в тесной связи с их сосудами. Межпочечные тела (корковое вещество) развиваются также в виде метамерно расположенных утолщений эпителия брюшины поблизости

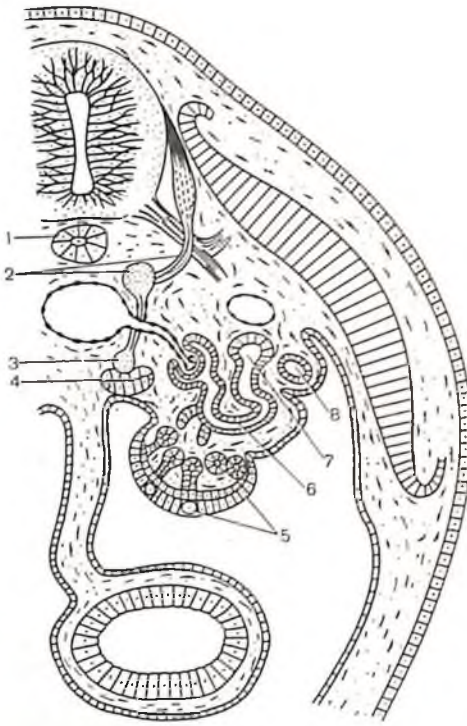


Рис. 154. Развитие надпочечника.

1 — хорда; 2 — ганглий симпатического ствола. 3 — зачаток мозгового вещества; 4 — зачаток коркового слоя; 5 — половой бугорок; 6 — канальцы первичной почки; 7 — парамезонефральные протоки; 8 — проток первичной почки.

В эволюции сформировалось три главных формы иммунологических реакций: 1) фагоцитоз¹ или неспецифическое уничтожение генетически чужеродного материала особыми клетками; 2) клеточный иммунитет, основанный на специфическом распознавании и уничтожении такого материала Т-лимфоцитами; 3) гуморальный иммунитет, осуществляемый путем образования потомками В-лимфоцитов (плазматическими клетками) иммуноглобулинов (антител) и связывания ими антигенов. Различают три главных этапа эволюции реакций клеточного и гуморального иммунитета. К в а з и м у н н о е р а с п о з н а в а н и е клеток организмов своего (аллогенные) или другого (ксеногенные) вида обнаружено у животных разного плана структурной организации — от кишечнополостных до млекопитающих. Его механизм не связан с синтезом антител и лишен и м м у н о л о г и ч е с к о й п а м я т и, благодаря которой при других реакциях

от половых валиков по обе стороны корня брыжейки. Затем зачатки межпочечных тел каждой стороны сливаются и образуют тяж, лежащий между почками. Иногда закладки обеих сторон соединяются и образуют непарный тяж.

У амфибий между надпочечными телами возникает пространственная связь, причем строгая парность не соблюдается.

У амниот все закладки надпочечников сливаются между собой, образуя парный околопочечный орган, имеющий сложное строение.

7.13.10. Иммунная система

Иммунная система служит для защиты от вирусов, микроорганизмов и других клеток, генетически чужеродных организму. Она представлена совокупностью лимфоидных органов и скоплений лимфоидных клеток. Среди таких клеток выделяют Т-лимфоциты (тимус-зависимые) и В-лимфоциты, развитие которых не зависит от вилочковой железы. Их взаимодействие при участии клеток-макрофагов обеспечивает весь спектр иммунологических реакций.

¹ Некоторые иммунологи не включают в понятие иммунитета фагоцитоз на том основании, что этот защитный механизм лишен специфичности.

иммунитета ответ организма на повторное проникновение чужеродного материала усиливается и ускоряется.

Примитивный клеточный иммунитет обнаруживается у целомических беспозвоночных (кольчатые черви, иглокожие). Он обеспечивается целомощитами — клетками вторичной полости тела, уничтожающими чужеродный материал. На этом этапе иммунные реакции приобретают свойство специфичности, появляется иммунологическая память.

На следующем этапе сложилась система интегрированного клеточного и гуморального иммунитета, для которой типичны специфические гуморальные и клеточные реакции на чужеродное, наличие специальных лимфоидных органов иммунитета, образование антител. Ни один из перечисленных показателей в достаточно развитом состоянии не встречается у беспозвоночных — этот этап эволюции иммунитета характеризует лишь позвоночных животных.

По мнению одних авторов иммунитет формировался в филогенезе как механизм защиты от микроорганизмов. Согласно другой точке зрения (концепция иммунологического надзора), развитие системы иммунитета стимулировалось необходимостью защиты организма от внутренней опасности в виде собственных соматических клеток, ставших генетически чужими вследствие мутаций. Нарушение процессов жизнедеятельности из-за соматических мутаций (мутационный риск) возрастает с увеличением количества клеток в организме. Так, тело человека образовано примерно 10^{15} клетками, причем не менее 10^{13} из них являются пролиферирующими. В таких условиях при существующей частоте мутирования генов в каждой смене делящихся клеток ежедневно должно накапливаться 10^6 соматических мутаций, т. е. мутационный риск достигает значительной величины. В ряду позвоночных животных наблюдается усиление иммунного ответа по мере усложнения структурно-функциональной организации.

Круглоротые способны отторгать аллотрансплантат и синтезировать антитела, но вопрос о наличии у них органа иммунитета — вилочковой железы — остается открытым. Развитый тимус обнаруживается лишь у акул и других низших рыб. Акулы — первые в ряду позвоночных, имеющие типичные плазматические клетки, вырабатывающие антитела.

Эволюционные предшественники лимфоидных органов млекопитающих и человека (тимус, селезенка, скопления лимфоидной ткани) обнаруживаются в полном объеме у бесхвостых амфибий. У низших позвоночных (рыбы, амфибии) в отличие от птиц и млекопитающих вилочковая железа активно выделяет антитела.

Особенность системы иммунитета птиц заключается в наличии особого лимфоидного органа — фабрициевой сумки. В эмбриогенезе этому органу принадлежит ведущая роль в развитии клеточной линии В-лимфоцитов, т. е. способности организма к образованию антител.

Млекопитающие отличаются сложностью и разнообразием строения и расположения в организме лимфоидных органов. Предположительно гомологом фабрициевой сумки у млекопитающих служит

червеобразный отросток слепой кишки. Согласно данным сравнительно-морфологических исследований, лимфоидные структуры хордовых эволюционировали из элементов выделительной системы.

Глава 8

АНТРОПОГЕНЕЗ

8.1. СОЦИАЛЬНАЯ СУЩНОСТЬ И БИОЛОГИЧЕСКОЕ НАСЛЕДСТВО ЧЕЛОВЕКА

Соответственно морфофизиологической организации люди образуют единственный вид рода *Номо*, относящийся к надсемейству Высших узконосых подотряда Человекоподобных отряда Приматов (табл. 26). Последний принадлежит к подклассу Плацентарных класса Млекопитающих типа Хордовых. Вместе с тем в органическом мире планеты люди занимают уникальное место, что обусловлено приобретением ими в процессе антропогенеза социальной сущности, которая «... в своей действительности есть совокупность общественных отношений»¹. Это означает, что именно общество и производство, а не биологические механизмы обеспечивают выживание, всеветное и даже космическое распространение, процветание людей. Из социальной сущности людей вытекают также закономерности и главные направления исторического развития человечества. Социальность не противопоставляет людей остальной природе: «... мы отнюдь не властвуем над природой, так как... кто-либо, находящийся вне природы, — ... а мы, наоборот, нашей плотью, кровью и мозгом принадлежим ей и находимся внутри ее...»². Человек включен в систему органического мира, которая складывалась на протяжении большей части истории планеты независимо от социального фактора и породила этот фактор в ходе своего развития. Человек и человечество составляют своеобразный, но обязательный и неотъемлемый компонент биосферы: «Человек должен понять, ... что он не есть случайное, независимое от окружающего (биосферы или ноосферы) свободно действующее природное явление. Он составляет неизбежное проявление большого природного процесса, закономерно длящегося в течение по крайней мере двух миллиардов лет»³. Благодаря животному происхождению жизнедеятельность человеческого организма основывается на фундаментальных биологических механизмах, которые составляют биологическое наследство людей.

Особенности развития жизни в одной из ее ветвей привели к соединению в человеке социального и биологического. Такое соединение отражает объективный результат биологической предыстории и настоящую историю вида Человек разумный. Характер взаимодействия социального и биологического в человеке нельзя представлять как их простое сочетание в некоторой пропорции или прямое подчинение

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. Изд. 2-е, т. 3, с. 3.

² Маркс К., Энгельс Ф. Соч. Изд. 2-е, т. 20, с. 496.

³ Вернадский В. И. Размышления натуралиста. М.: Наука, 1977, с. 19.

Таблица 26. Комплекс признаков, определяющих положение человека в системе отряда Приматов

| Отряд Приматы | Подотряд Человекоподобные | Надсемейство Высшие узконосые | Вид Человек разумный |
|---|--|--|---|
| <p>Конечности хватательного типа — I палец противопоставлен остальным; на пальцах имеются ногти; сосков млечных желез одна пара; ключицы развиты хорошо; кисть способна к пронации и супинации (локтевая кость свободно вращается вокруг лучевой); зубная система специализированная с присутствием всех типов зубов; молочные зубы в процессе онтогенеза сменяются постоянными; глазница отделена от височной ямы и глаза направлены вперед; сезонность половой жизни отсутствует; обычно рождается один детеныш</p> | <p>Ногти плоские, значительное развитие головного мозга, особенно больших полушарий; заметная редукция обонятельного мозга; присутствуют 2 нижних и 2 верхних вертикально расположенных резца; коренные зубы несут 3 и более бугров на жевательной поверхности; хрящевые кольца трахеи не замкнутые; матка протая; плацента гемохориальная, отпадающая</p> | <p>Присутствие дуг, петель и замкнутых фигур в пальцевых узорах кисти; редукция хвостового отдела позвоночника; укрепление таза посредством уменьшения числа грудно-поясничных позвонков до 16—18 и увеличения числа крестцовых (4—5); грудная клетка бочкообразная; позвоночный столб с изгибами; грудина образована единой костью, короткая и широкая, V-образная бороздка между 5 бугорками на жевательной поверхности коренных зубов («узор дриопитека»), последний (третий) коренной самый малый по размерам; присутствует червеобразный отросток слепой кишки (аппендикс); большое число извилин на полушариях головного мозга; полное покрытие мозжечка полушариями головного мозга, заметное развитие лобных долей полушарий головного мозга; присутствие четырех основных групп крови (A, B, O, AB); мочевая кислота не превращается в аллантоин, а выделяется с мочой; сравнительно крупные общие размеры тела; присутствие хорошо развитой подвижной верхней губы; развитие мимической мускулатуры; значительное поредение волосяного покрова</p> | <p>Объем мозга выше 900 см³ при очень сложном строении, прямохождение и связанные с ним признаки строения скелета (см. 7.13.2); резкие изгибы позвоночника как рессоры; развитие седатических и икроножных мышц; подожжение черепа; относительно длинный и очень толстый I палец на руках; некоторые изменения в топографии и строении гортани (связанные со способностью произносить членораздельные звуки); резкое сокращение лицевого отдела черепа и увеличение мозгового; малый размер клыков; отсутствие гребней на черепе; развитие подбородочного выступа; специфическое распределение волос на теле; сильное развитие эротических зон на теле (губы, грудь, ягодицы); на верхних предкоренных зубах часто два корня</p> |

одного другому. Особенность человеческого биологического заключается в том, что оно проявляется в условиях действия законов высшей, социальной формы движения материи. В философии это называется действием в снятом виде.

Биологические процессы с необходимостью происходят в организме человека, и им принадлежит фундаментальная роль в определении важнейших сторон жизнеобеспечения и развития. Однако в популяциях людей эти процессы не приводят к результатам, обычным для остального мира живых существ. В качестве примера рассмотрим процесс эволюции, которому в конечном итоге подчинены механизмы, функционирующие на всех основных уровнях организации жизни — молекулярно-генетическом, клеточном, онтогенетическом и др. Генофонды популяций людей вплоть до настоящего времени испытывают давление мутаций, комбинативной изменчивости, избирательного скрещивания, дрейфа генов, изоляции, некоторых форм естественного отбора. Об этом шла речь в предыдущих разделах. Вместе с тем благодаря действию социальных факторов естественный отбор утратил функцию видообразования. Это делает невозможным достижение закономерного биологического результата — появление новых видов рода *Номо*. Одно из необычных последствий действия элементарных эволюционных факторов в таких условиях заключается в выраженном наследственном разнообразии людей, которое в таких масштабах среди животных не наблюдается.

Приобретение социальной сущности и сохранение биологических механизмов жизнеобеспечения изменило процесс индивидуального развития людей. В онтогенезе человека используется информация двух видов. Первый вид представляет собой биологически целесообразную информацию, которая отбиралась и сохранялась в процессе эволюции предковых форм и зафиксирована в ДНК клеток в виде генетической программы. Благодаря ей в индивидуальном развитии складывается уникальный комплекс структурных и функциональных признаков, отличающих человека от других животных. Возникновение этого комплекса служит необходимой предпосылкой становления человека как социального существа. Второй вид информации представлен суммой знаний, которые создаются, сохраняются и используются поколениями людей в ходе развития общества и производственной деятельности. Это программа социального наследования, освоение которой человеком происходит в процессе его воспитания и обучения.

8.2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ АНТРОПОГЕНЕЗА

В процессе антропогенеза на Земле возникла высшая форма существования материи — социальная. Отражением социальной сущности людей служит выдающаяся роль в жизни человечества общественных отношений и труда. Труд, по замечанию Ф. Энгельса, — «... первое, основное условие всей человеческой жизни, и притом в такой степени, что мы в известном смысле должны сказать: труд создал самого человека»¹. Предпосылки к возникновению социальной формы

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. Изд. 2-е, т. 20, с. 486.

Т а б л и ц а 27. Основные стадии антропогенеза (общая характеристика)

| Время появления признака (годы до н. э.) | Признаки, характерные для людей | Стадии антропогенеза | Представители среди ископаемых форм | Объем мозга, см ³ | Распространение по планете |
|---|--|-------------------------|---|------------------------------|--|
| Более 10 млн. лет | Прямохождение | Отделение ветви гоминид | Рамзитек | Менее 350 | Индия, Африка |
| 4,5—1,75 млн. лет | Использование различных предметов | Прегоминидная | Австралонитек | Около 500 | Африка, Азия (?) |
| 2 млн. лет Ранние формы — 2,6 млн. лет; расцвет — 600—400 тыс. лет | Изготовление орудий Поддержание огня Речь (примитивная, состоящая из отдельных выкриков). Простые формы коллективной деятельности | Архантропы | Человек умелый Человек прямоходящий (питекантропы) | 750 850—1100 | Африка Африка, Западная и Центральная Европа, Восточная Азия, Индонезия |
| Ранние формы — 1,5 млн. лет; расцвет — 250—40 тыс. лет | Добывание огня Сложные формы коллективной деятельности (загонная охота) Забота о ближних Речь (продвинутая форма типа лалий (лепета). | Палеоантропы | Неандерталец | До 1500 | Европа, Африка, Азия |
| Менее 40 тыс. лет | Настоящая речь Мышление Искусство | Неоантропы | Кроманьонец | Около 1400 | Европа, Азия, Африка, Австралия, Америка |
| Менее 10 тыс. лет | Развитие сельского хозяйства, промышленного производства, техники, науки | | | Около 1400 | Всесветное |

движения материи складывались в ходе биологической эволюции в связи с определенными условиями обитания. Многие существенные моменты процесса становления человека остаются предметом дискуссий. Общая схема антропогенеза представляется следующим образом (табл. 27).

Предком гоминид был наземный примат, ведущий наземный образ жизни и перемещавшийся по земле и ветвям деревьев на четырех конечностях. При хождении он опирался на фаланги согнутых пальцев, что позволило переносить в передних лапах различные предметы. Начальный этап гоминизации заключается в освоении прямохождения, чему способствовали использование внешних предметов для добывания пищи, всеядность, необходимость расширить кругозор на основе зрительной ориентировки. Прямохождение и простейшая орудийная деятельность с помощью случайных предметов были освоены, по-видимому, на п р е г о м и н и д н о й с т а д и и а н т р о п о г е н е з а. Согласно археологическим данным, изготовление простейших каменных орудий стало возможным по достижении определенного уровня развития головного мозга. Австралопитеки и Человек умелый (*Homo habilis*) сосуществовали на протяжении многих сотен тысячелетий, однако только последний был способен изготавливать орудия.

Проводя аналогию с процессом онтогенеза современного человека, антропологи предполагают, что освоение речи не могло произойти прежде, чем объем мозга достигнет 750—800 см³. Укорочение челюсти и расширение альвеолярного отростка у пекинского питекантропа допускает относительно большую подвижность языка, облегчает опускание его корня в гортань. Объем мозга около 1000 см³ в сочетании с указанными морфологическими особенностями дает возможность датировать появление примитивной речи стадией а р х а н т р о п о в.

Речь и мышление развиваются единым комплексом, поэтому единицы речевой деятельности (слово) и мышления (понятие) неразрывно связаны. На с т а д и и п а л е о а н т р о п о в возникают сложные формы коллективной деятельности, совершенствуются орудия. К этой стадии, по-видимому, гоминиды приобретают способность воспроизводить форму орудия в уме, добывать огонь. Объем мозга палеоантропов сравним с объемом мозга современного человека, однако их речь примитивна, интеллектуальные функции ограничены.

Примерно 200—50 тысяч лет назад палеоантропы утратили положение преобладающей группы гоминид и процесс антропогенеза вступил в стадию н е о а н т р о п о в. Такие качества последних, как социабельность, развитая речь, интеллект, коллективная трудовая деятельность, привели в процессе дальнейшего развития к возникновению человеческого общества. Важнейшими этапами развития этого общества являются неолитическая и научно-техническая революции. В результате первой из них человек благодаря окультуриванию растений и одомашниванию животных вышел из полной зависимости от сил природы, в результате второй получил мощнейшие источники энергии и технические возможности активного изменения природы в глобальном масштабе.

В последние годы быстрыми темпами шло накопление археологиче-

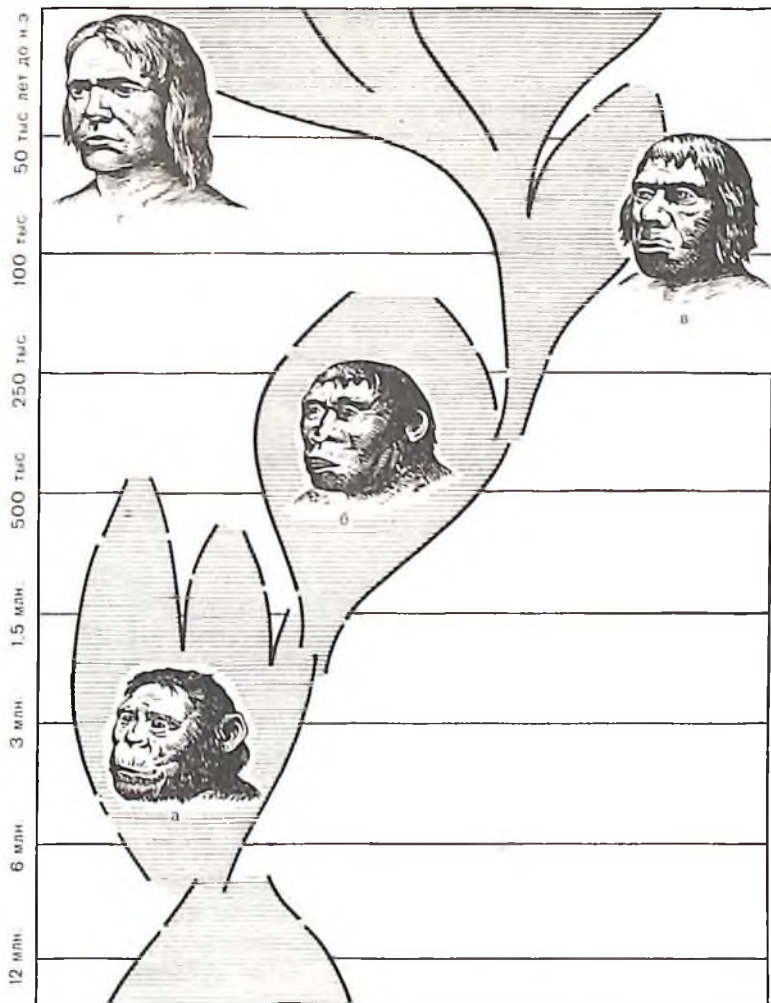


Рис. 155. Схема эволюции гоминид.

а — австралопитековые; б — архантропы; в — палеоантропы; г — современные люди.

ского материала, который свидетельствовал о разнообразии вариантов основных предковых форм гоминид, различающихся по морфологическим показателям. Так, известны массивный и грацильный типы австралопитеков. Полиморфна группа питекантропов. Среди палеоантропов выделяют более грацильных, так называемых ранних, и физически более мощных поздних неандертальцев.

Есть основания предполагать, что в отдельные периоды на планете сосуществовали австралопитеки, Человек умелый, архантропы. Можно заключить, что на протяжении большей части антропогенеза развитие гоминид шло в каждой линии по нескольким направлениям (рис. 155). В пределах каждого направления возникали разновидности, которые изменялись под влиянием разных факторов естественного отбора.

В результате отдельные формы вымирали, другие ассимилировались. В целом отбор доминировал в пользу образа жизни, основанного на применении орудий, о чем свидетельствуют некоторые морфологические признаки современного человека, стабилизировавшиеся на уровне неоантропов. Так, пропорции кисти руки, сильно развитый и мускулистый большой палец, особенности анатомии головного мозга формировались, по-видимому, под действием отбора, направленного на умение применять орудия, способность к ручному труду, социабельность. Морфофизиологические характеристики человека не изменились со времени стадии неоантропов. Предполагают, что на этом рубеже благодаря включению мощных факторов социального развития естественный отбор утратил доминирующую роль и биологическая эволюция уступила место социальной.

8.3. ВИДОВОЕ ЕДИНСТВО ЧЕЛОВЕКА. ПОНЯТИЕ О РАСАХ

Современное человечество принадлежит к одному виду *Homo sapiens*. Это доказывается рождением плодovитого и полноценного потомства в скрещиваниях между представителями резко различающихся по некоторым признакам этногеографических групп населения. Видовое единство людей основывается на воспроизведении трех главных признаков рода *Homo* — выпрямленного положения тела, хватательного типа верхних конечностей, развитой речевой функции и мышления. Названным признакам принадлежит ведущая роль в обеспечении выживания и развития всех гоминид. Значительным консерватизмом обладают особенности строения опорно-двигательного аппарата и головного мозга, от которых зависит прямохождение, орудийная деятельность, социабельность. Представители разных этногеографических групп характеризуются одинаковым интеллектуальным потенциалом. Вместе с тем Человек разумный — это резко политипический вид, что проявляется в наличии трех «больших» рас людей и некоторого числа более мелких групп, различающихся главным образом комплексом внешних признаков.

Выделяют европеоидную (евразийскую), австрало-негроидную (экваториальную) и монголоидную (азиатско-американскую) «большие» расы (рис. 156, 157).

Европеоиды имеют светлую или смуглую кожу, прямые или волнистые волосы, развитый волосистой покров на лице, узкий выступающий нос, тонкие губы. Монголоиды отличаются светлой или смуглой кожей, прямыми, нередко жесткими волосами, уплощенным лицом с выступающими скулами, косым разрезом глаз, выраженным «третьим веком» (эпикантом), средними показателями ширины носа и губ. У австрало-негроидов кожные покровы темные, волосы курчавые шерстистые или волнистые, губы толстые, нос широкий, маловыступающий, с поперечным расположением ноздрей. Представители различных рас отличаются по некоторым физиологическим и биохимическим признакам. Так, основной обмен у негров и у большей части других народов экваториальной зоны ниже, чем у европейцев. У последних

обитали расы на протяжении многих тысячелетий. К таковым относятся пигментация кожных покровов и шерстистые волосы негроидов (повышенный уровень солнечной радиации), крупные размеры носовой полости европеоидов (действие охлажденного в зимний период воздуха), эпикант, узкая глазная щель, своеобразное отложение жировой ткани на лице монголоидов (предохранение глаза от ветра, пыли, отраженного от снега солнечного света и от переохлаждения тканей лица). Можно предположить, что формирование расовых комплексов признаков происходило под действием естественного отбора. Вместе с тем следует избегать упрощенного понимания адаптивной природы таких комплексов в целом. Некоторые признаки, входящие в расовый комплекс, могли появиться в силу коррелятивной изменчивости. Так, главную роль в развитии уплощенности лица монголоидов играли, по-видимому, первичные изменения жевательного аппарата и общей конструкции лицевого скелета. В выделении внутри «больших» рас различных морфологических типов и групп могли играть роль метисация, длительное размножение в популяции с высокой степенью генетического родства, а в отношении народностей, размещавшихся по окраинам Ойкумены, — дрейф генов.

Раздел II

ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА

Глава 9

ВВЕДЕНИЕ В УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ

9.1. СОВРЕМЕННЫЕ КОНЦЕПЦИИ БИОСФЕРЫ

Термин «биосфера» введен австралийским геологом Э. Зюссом в 1875 г. для обозначения особой оболочки Земли, образованной совокупностью живых организмов, что соответствует биологической концепции биосферы. В указанном смысле названный термин используется рядом исследователей и в настоящее время.

Представление о широком влиянии жизни на природные процессы было сформулировано В. В. Докучаевым, который показал зависимость процесса почвообразования не только от климата, но и от совокупного влияния растительных и животных организмов.

В. И. Вернадский развил это направление и разработал учение о биосфере как глобальной системе нашей планеты, в которой основной ход геохимических и энергетических превращений определяется живым веществом. Он распространил понятие биосферы не только на сами организмы, но и на среду их обитания, чем придал концепции биосферы биогеохимический смысл. Большинство явлений, меняющих в масштабе геологического времени облик Земли, рассматривались ранее как чисто физические, химические или физико-химические (размыв, растворение, осаждение, выветривание пород и т. д.). В. И. Вернадский создал учение о геологической роли живых организмов и показал, что деятельность последних представляет собой важнейший фактор преобразования минеральных оболочек планеты.

С именем В. И. Вернадского связано также формирование социальнo-экономической концепции биосферы, отражающей ее превращение на определенном этапе эволюции в ноосферу (см. главу 10) вследствие деятельности человека, которая приобретает роль самостоятельной геологической силы. Учитывая системный принцип организации биосферы, а также то, что в основе ее функционирования лежат круговороты веществ и энергии, современной наукой сформулированы биохимическая, термодинамическая, биогеоэнетическая, кибернетическая концепции биосферы.

Биосферой называется оболочка Земли, которая населена и активно преобразуется живыми существами. Согласно В. И. Вернадскому, биосфера — это такая оболочка, в которой существует или существовала в прошлом жизнь и которая подвергалась или подвергается воздействию живых организмов. Она включает: 1) живое вещество, образованное совокупностью организмов; 2) биогенное вещество, которое создается и перерабатывается в процессе жизнедеятельности организмов (газы атмосферы, каменный уголь, нефть,



В. И. Вернадский (1863—1945)

организмы расселены в тропосфере и в нижних слоях стратосферы. Лимитирующим фактором расселения в этой среде является нарастающая с высотой интенсивность ультрафиолетовой радиации. Практически все живое, проникающее выше озонового слоя атмосферы, погибает. В гидросферу биосфера проникает на всю глубину мирового океана, что подтверждается обнаружением живых организмов, и органических отложений до глубины 10—11 км. В литосфере область распространения жизни во многом определяется уровнем проникновения воды в жидком состоянии — живые организмы обнаружены до глубины примерно 7,5 км.

Атмосфера. Эта оболочка состоит в основном из азота и кислорода. В меньших концентрациях она содержит углекислый газ и озон. Состояние атмосферы оказывает большое влияние на физические, химические и, особенно, биологические процессы на земной поверхности и в водной среде. Наибольшее значение для биологических процессов имеют: кислород атмосферы, используемый для дыхания организмов и минерализации омертвевшего органического вещества, углекислый газ, расходуемый при фотосинтезе, а также озон, экранирующий земную поверхность от жесткого ультрафиолетового излучения. Вне атмосферы существование живых организмов невозможно. Это видно на примере лишенной жизни Луны, у которой нет атмосферы. Исторически развитие атмосферы связано с геохимическими процессами, а также жизнедеятельностью организмов. Так, азот, углекислый газ, пары воды образовались в процессе эволюции планеты благодаря в значительной мере вулканической активности, а кислород — в результате фотосинтеза.

Гидросфера. Вода является важной составной частью всех компонентов биосферы и одним из необходимых факторов существова-

сланцы, известняки и др.); 3) косное вещество, которое образуется без участия живых организмов (продукты тектонической деятельности, метеориты); 4) биокосное вещество, представляющее собой совместный результат жизнедеятельности организмов и абиогенных процессов (почвы).

9.2. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ БИОСФЕРЫ

Биосфера представляет собой многоуровневую систему, включающую подсистемы различной степени сложности. Границы биосферы определяются областью распространения организмов в атмосфере, гидросфере и литосфере (рис. 158). Верхняя граница биосферы проходит примерно на высоте 20 км. Таким образом, живые

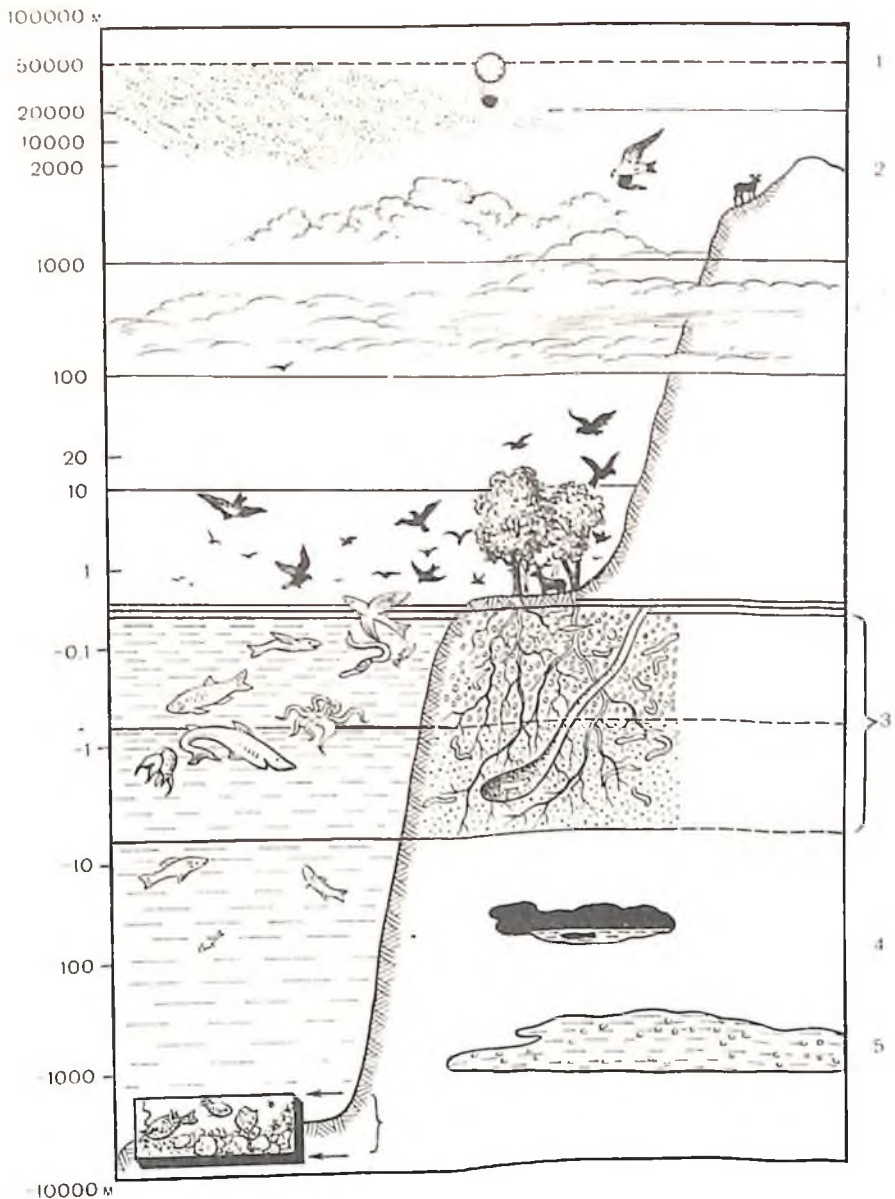


Рис. 158. Область распространения организмов в биосфере.

1 — уровень озонового слоя, задерживающего жесткое ультрафиолетовое излучение; 2 — граница снегов; 3 — почва; 4 — животные, обитающие в пещерах; 5 — бактерии в нефтяных скважинах.

ния живых организмов. Основная ее часть (95%) заключена в мировом океане, который занимает примерно 70% поверхности земного шара. Общая масса океанических вод составляет свыше 1300 млн. км³. Около 24 млн. км³ воды содержится в ледниках, причем 90% этого объема приходится на ледяной покров Антарктиды. Столько же воды содержится под землей. Поверхностные воды озер составляют

приблизительно 0,18 млн. км³ (из них половина соленые), а рек — 0,002 млн. км³. Количество воды в телах живых организмов достигает примерно 0,001 млн. км³. Из газов, растворенных в воде, наибольшее значение имеют кислород и углекислый газ. Количество кислорода в океанических водах изменяется в широких пределах в зависимости от температуры и присутствия живых организмов. Концентрация углекислого газа также варьирует, а общее количество его в океане в 60 раз превышает его количество в атмосфере. Гидросфера формировалась в связи с развитием литосферы, выделившей за геологическую историю Земли значительный объем водяного пара и так называемых ювенильных (подземных магматических) вод.

Литосфера. Основная масса организмов, обитающих в пределах литосферы, сосредоточена в почвенном слое, глубина которого обычно не превышает нескольких метров. Почвы, будучи, по терминологии В. И. Вернадского, биокосным веществом, представлены минеральными веществами, образующимися при разрушении горных пород, и органическими веществами — продуктами жизнедеятельности организмов.

Живые организмы (живое вещество). В настоящее время описано около 300 тыс. видов растений и более 1,5 млн. видов животных. Из этого количества 93% представлено сухопутными, а 7% водными видами животных. Суммарная биомасса организмов сухопутных видов образована на 99,2% зелеными растениями ($2,4 \times 10^{12}$ т) и на 0,8% — животными и микроорганизмами ($0,2 \times 10^{11}$ т). В океане, напротив, на долю растений приходится 6,3% ($0,2 \times 10^9$ т), а на долю животных и микроорганизмов 93,7% ($0,3 \times 10^{10}$ т) совокупной биомассы. Несмотря на то что океан покрывает немногим более 70% поверхности планеты, в нем содержится лишь 0,13% биомассы всех живых существ, обитающих на Земле. Расчеты показывают, что растения составляют около 21% всех учтенных видов. Однако на их долю приходится более 99% биомассы, тогда как вклад в биомассу планеты животных, которыми представлено 79% видов, составляет менее 1%. Среди животных 96% видов приходится на долю беспозвоночных и только 4% на долю позвоночных, среди которых млекопитающие составляют примерно 10%. Приведенные соотношения иллюстрируют фундаментальную закономерность организации биосферы: в количественном отношении преобладают формы, достигшие в процессе эволюции относительно низких степеней морфофизиологического прогресса.

Живое вещество по массе составляет 0,01—0,02% от косного вещества биосферы, однако играет ведущую роль в биогеохимических процессах благодаря совершающемуся в живых организмах обмену веществ. Так как субстраты и энергию, используемые в обмене веществ, организмы черпают из окружающей среды, они преобразуют ее уже тем, что живут. Ежегодная продукция живого вещества в биосфере равняется 232,5 млрд. т сухого органического вещества. За это же время в масштабе планеты в процессе фотосинтеза синтезируется 46 млрд. т органического углерода. Для этого требуется, чтобы 170×10^9 т углекислого газа прореагировало с 68×10^9 т воды. Таким образом, в результате фотосинтеза ежегодно образуется 115×10^9 т сухого органи-

ческого вещества и 123×10^9 т кислорода. В процесс фотосинтеза вовлекается также в течение года 6×10^9 т азота, 2×10^9 т фосфора и другие элементы, например калий, кальций, магний, сера, железо. Приведенные цифры показывают, что живое вещество является наиболее активным компонентом биосферы. Оно производит гигантскую геохимическую работу, способствуя преобразованию других оболочек Земли в геологическом масштабе времени.

Биотический круговорот. Главная функция биосферы заключается в обеспечении круговоротов химических элементов. Глобальный биотический круговорот осуществляется при участии всех населяющих планету организмов. Он заключается в циркуляции веществ между почвой, атмосферой, гидросферой и живыми организмами. Благодаря биотическому круговороту возможно длительное существование и развитие жизни при ограниченном запасе доступных химических элементов. Используя неорганические вещества, зеленые растения за счет энергии Солнца создают органическое вещество, которое другими живыми существами (гетеротрофами-потребителями и деструкторами) разрушается, с тем чтобы продукты этого разрушения могли быть использованы растениями для новых органических синтезов.

Важная роль в глобальном круговороте веществ принадлежит циркуляции воды между океаном, атмосферой и верхними слоями литосферы. Вода испаряется и воздушными течениями переносится на многие километры. Выпадая на поверхность суши в виде осадков, она способствует разрушению горных пород, делая их доступными для растений и микроорганизмов, размывает верхний почвенный слой и уходит вместе с растворенными в ней химическими соединениями и взвешенными органическими частицами в океаны и моря. Подсчитано, что с поверхности Земли за 1 мин испаряется около 1 млрд. т воды (на образование 1 г водяного пара затрачивается 2,248 кДж). Энергия, затрачиваемая на испарение воды, возвращается в атмосферу (рис. 159). Циркуляция воды между мировым океаном и сушей представляет собой важнейшее звено в поддержании жизни на Земле и основное условие взаимодействия растений и животных с неживой природой. Благодаря этому процессу происходит постепенное разрушение литосферы, перенос ее компонентов в глубины морей и океанов.

На создание органического вещества расходуется всего 0,1—0,2% солнечной энергии, достигающей поверхности планеты. Энергия биотического круговорота мала по сравнению с энергией, расходуемой в абиотических геохимических процессах. Благодаря ей осуществляется значительный объем работы по перемещению химических элементов.

В качестве примеров биотического круговорота рассмотрим круговороты углерода и азота в биосфере (рис. 160). К р у г о в о р о т у г л е р о д а начинается с фиксации атмосферной двуокиси углерода в процессе фотосинтеза. Часть образовавшихся при фотосинтезе углеводов используется самими растениями для получения энергии, а часть потребляется животными. Углекислый газ выделяется в процессе дыхания растений и животных. Мертвые растения и животные разлагаются, углерод их тканей окисляется и возвращается в атмосферу. Аналогичный процесс происходит и в океане.

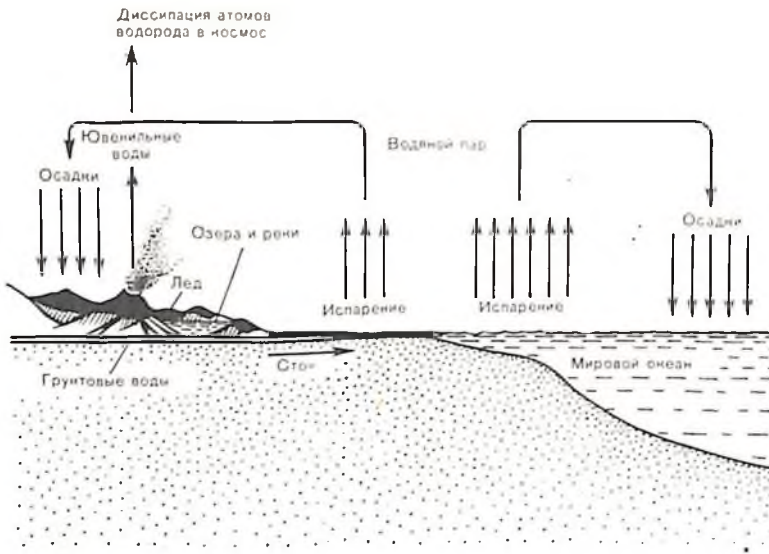


Рис. 159. Круговорот воды в биосфере.

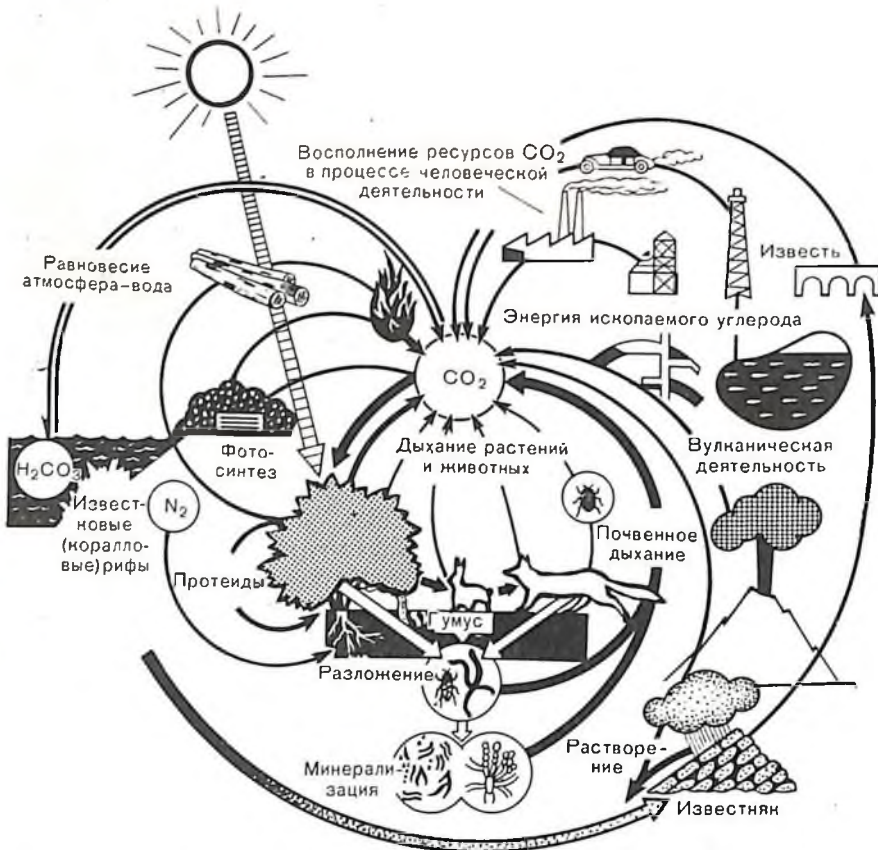


Рис. 160. Круговорот углерода в биосфере.

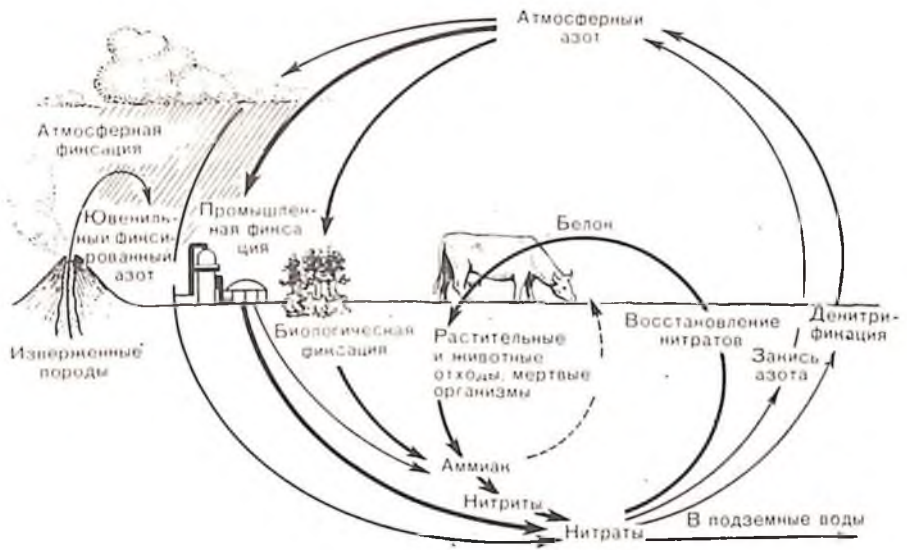


Рис. 161. Круговорот азота в биосфере.

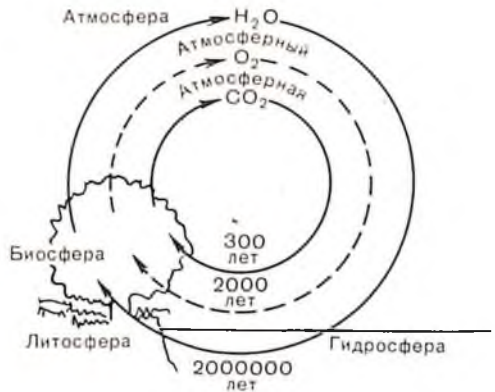


Рис. 162. Темпы циркуляции веществ в биосфере.

Круговорот азота также охватывает все области биосферы (рис. 161). Хотя его запасы в атмосфере практически неисчерпаемы, высшие растения могут использовать азот только после соединения его с водородом или кислородом. Исключительно важную роль в этом процессе играют азотфиксирующие бактерии. При распаде белков этих микроорганизмов азот снова возвращается в атмосферу.

Показателем масштабов биотического круговорота служат темпы оборота углекислого газа, кислорода и воды. Из рис. 162 видно, что весь кислород атмосферы проходит через организмы примерно за 2 тыс. лет, углекислый газ — за 300 лет, а вода полностью разлагается и восстанавливается в биотическом круговороте за 2000 лет.

Благодаря биотическому круговороту биосфере присущи определенные геохимические функции: газовая — биогенная миграция газов в результате фотосинтеза и азотфиксации; концентрационная — аккумуляция живыми организмами химических элементов, рассеянных во внешней среде; окислительно-восстановительная — превращение ве-

ществ, содержащих атомы с переменной валентностью (например, железо, марганец); биохимическая — процессы, протекающие в живых организмах.

Стабильность биосферы. Биосфера представляет собой сложную экологическую систему, работающую в стационарном режиме. Стабильность биосферы обусловлена тем, что результаты активности трех групп организмов, выполняющих разные функции в биотическом круговороте — продуценты (автотрофы), потребители (гетеротрофы) и деструкторы (минерализующие органические остатки) — взаимобалансируются. Гомеостатическое состояние биосферы не исключает способности ее к эволюции.

9.3. ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Эволюция биосферы на протяжении большей части ее истории осуществлялась под влиянием двух главных факторов: естественных геологических и климатических изменений на планете и изменений видового состава и количества живых существ в процессе биологической эволюции. На современном этапе в третичном периоде к ним присоединился третий фактор — развивающееся человеческое общество.

Этапы возникновения жизни, пути и механизмы эволюционного процесса рассмотрены выше (см. главу 7). Жизнь зародилась на Земле свыше 3 млрд. лет назад. Первыми живыми существами были анаэробы, которые получали энергию путем брожения. Так как брожение представляет собой относительно малопродуктивный способ энергообеспечения, примитивная жизнь не могла эволюционировать далее одноклеточной формы организации. Питание таких примитивных организмов зависело от опускавшихся на дно водоемов органических веществ, синтезируемых в поверхностных слоях воды абиогенным способом.

Недостаток органических веществ создал давление отбора, приведшее к возникновению фотосинтеза. Прогрессивное увеличение кислорода в воде за счет жизнедеятельности фотосинтезирующих организмов и его диффузия в атмосферу вызвали изменения в химическом составе оболочек Земли, и прежде всего атмосферы, что, в свою очередь, сделало возможным быстрое распространение жизни по планете и развитие более сложно организованных живых форм. По мере увеличения содержания кислорода в атмосфере формируется достаточно мощный слой озона, который защищает поверхность Земли от проникновения жесткого ультрафиолетового излучения. В таких условиях жизнь смогла продвинуться к поверхности моря. Развитие механизма аэробного дыхания сделало возможным появление многоклеточных организмов. Примечательно, что первые такие организмы появились после того, как концентрация кислорода в атмосфере планеты достигла примерно 3%, что произошло около 600 млн. лет назад (начало кембрия).

Благодаря способности фотосинтезирующих морских организмов продуцировать такое количество кислорода, которое превышало

потребности в нем обитателей планеты того времени, стало возможным на основе возникновения в процессе эволюции организмов более высокого уровня структурно-физиологической организации широкое расселение и проникновение жизни в различные среды обитания, причем за сравнительно короткое время. В течение палеозойской эры жизнь не только заполнила все моря, но и вышла на сушу. Развитие зеленых растений обеспечило образование больших количеств кислорода и органических веществ, что создавало благоприятные условия для последующей прогрессивной эволюции.

В середине палеозоя темпы потребления кислорода живыми организмами и расход его в абиотических процессах и темпы его образования сравнялись. Содержание кислорода в атмосфере, начиная с этого периода истории Земли, стабилизировалось на уровне примерно 20%.

С появлением человеческого общества в развитии биосферы намечается переход от биогенеза, обусловливаемого факторами биологической эволюции, к ноогенезу — развитию под влиянием разумной созидательной деятельности человечества.

Глава 10

УЧЕНИЕ О НООСФЕРЕ

10.1. БИОГЕНЕЗ И НООГЕНЕЗ

Эволюция органического мира прошла несколько этапов. Первый из них — возникновение первичной биосферы с биотическим круговоротом, второй — усложнение структуры биотического компонента биосферы в результате появления многоклеточных организмов. Эти два этапа, осуществлявшиеся в связи с чисто биологическими закономерностями жизнедеятельности и развития, могут быть объединены в период биогенеза. Третий этап связан с возникновением человеческого общества. Разумная по своим намерениям деятельность людей в масштабе биосферы способствует превращению последней в ноосферу. На рассматриваемом этапе эволюция происходит под определяющим воздействием человеческого сознания в процессе производственной (трудовой) деятельности людей, что свойственно периоду ноогенеза.

Понятие ноосферы было введено в науку французским философом Э. Леруа (1927). Ноосферой Э. Леруа называл оболочку Земли, включающую человеческое общество с его индустрией, языком и прочими атрибутами разумной деятельности.

Высказав правильную идею о сознательной человеческой деятельности как факторе, преобразующем биосферу, Э. Леруа и некоторые его последователи дали ей идеалистическую трактовку. Ноосфера, по их мнению, представляет собой «...мыслящий пласт», который, зародившись в конце третичного периода, разворачивается с тех пор над миром растений и животных вне биосферы и над ней.

В противоположность приведенной трактовке В. И. Вернадский

развивал материалистическое представление о ноосфере, понимая под ноосферой не нечто внешнее по отношению к биосфере, а новый этап в ее развитии, заключающийся в разумном регулировании отношений человека и природы.

В непосредственной связи с революционными социальными преобразованиями, со сменой капиталистических отношений социалистическими возникает реальная возможность научно обоснованного природопользования.

Науку управления взаимоотношениями между человеческим обществом и природой можно назвать ноогеникой. Основная цель ноогеники — планирование настоящего во имя лучшего будущего, а ее главная задача — исправление нарушений в отношениях человека и природы, вызванных прогрессом техники.

Помимо охранных функций, ноогеника должна способствовать увеличению многообразия форм жизни путем создания новых видов растений, животных и микроорганизмов. Эти новые виды призваны не только служить источником пищи, кислорода, сырья для промышленности, но и помогать человеку, осуществляя буферные функции, бороться с вредными побочными результатами технического прогресса, способствовать еще более активному освоению неживой природы, сопровождать человека в космических полетах.

Таким образом, ноогеника не ставит целью достижение какого-то постоянного равновесия между человеком и природой, которое в принципе неосуществимо. Ее задача — сознательное управление эволюцией биосферы, включающей человеческое общество в качестве ведущего компонента.

Для рационализации отношений человека и биосферы особенно много делается в СССР. Только за последние годы Верховным Советом СССР приняты такие важные законы, как «Основы земельного законодательства Союза ССР и союзных республик», «Основы законодательства Союза ССР и союзных республик о здравоохранении», «Основы водного законодательства Союза ССР и союзных республик». В союзных республиках приняты специальные законы об охране природы. Энергичные меры предпринимаются для предотвращения загрязнения Каспийского моря, Байкала, бассейнов Волги и Урала. На IV сессии Верховного Совета СССР восьмого созыва (1972) было принято историческое Постановление «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов». В этом Постановлении подчеркивается, что достижения научно-технической революции и мощная база нашей индустрии позволяют в условиях социалистического хозяйствования разумно пользоваться всеми природными богатствами, успешно решать исторически важную задачу — нейтрализовать вредные для природы и человека побочные явления хозяйственной деятельности.

В дополнение к этим документам в 1978 г. было принято Постановление ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О дополнительных мерах по усилению охраны природы и улучшению использования природных ресурсов».

10.2. ПУТИ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА НА ПРИРОДУ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ КРИЗИС

Качественно новый этап в развитии биосферы наступил с возникновением человеческого общества. Сначала интенсивность воздействия людей на среду обитания не отличалась от воздействия других организмов. Получая из окружающей среды средства к существованию в таком количестве, которое полностью восстанавливалось за счет естественных процессов биотического круговорота, люди возвращали в биосферу то, что использовалось другими организмами для их жизнедеятельности. Универсальная способность микроорганизмов разрушать органическое вещество, а растений превращать минеральные вещества в органические обеспечивала включение продуктов хозяйственной деятельности людей в биотический круговорот.

В настоящее время человек извлекает из биосферы сырье в значительном и все возрастающем количестве, а современные промышленность и сельское хозяйство производят или применяют вещества, не используемые другими видами организмов, а нередко к тому же и ядовитые. В результате этого биотический круговорот становится незамкнутым. Вода, атмосфера, почвы загрязняются отходами производства, вырубается леса, истребляются дикие животные, разрушаются природные биогеоценозы.

Возможность нежелательных последствий неконтролируемой человеческой деятельности осознавалась естествоиспытателями уже в конце XVIII (Ж. Л. Л. Бюффон) — первой половине XIX (Ж. Б. Ламарк) века. В настоящее время человечество стоит перед перспективой экологического кризиса, т. е. такого состояния среды обитания, которое вследствие произошедших в ней изменений оказывается непригодной для жизни людей. Ожидаемый кризис по своему происхождению является антропогенным, так как к нему ведут изменения в природе Земли, развивающиеся в связи с воздействием на нее человечества.

По своим последствиям воздействия человеческого общества на среду обитания могут быть положительными и отрицательными. Именно последние привлекают к себе особое внимание. Основные пути воздействия людей на природу заключаются в расходовании естественных богатств в виде минерального сырья, почв, водных ресурсов, загрязнения среды, истреблении видов и разрушении биогеоценозов.

Естественные богатства планеты делятся на невозполняемые и восполняемые. К первым, например, относятся полезные ископаемые, запасы которых ограничены.

Тенденцию в изменениях восполняемых природных ресурсов можно проследить на примере леса. В настоящее время лесом покрыта примерно треть суши (без Антарктиды), тогда как в доисторические времена им было занято не менее 70% суши. Особенно пострадал лес в районах древних цивилизаций. Оголение горных склонов Ливана началось 5000 лет назад, когда по приказу царя Соломона 80 000 египетских дровосеков вырубали для строительства дворца и храмов

роши ливанских кедров на значительной территории. Густые леса Далмации начали интенсивно уничтожать при создании римского флота, а затем при строительстве Венеции. На большей части территории Китая и Индии леса были почти полностью вырублены уже в прошлом тысячелетии.

Уничтожение лесов прежде всего резко нарушает водный режим планеты. Мелеют реки, их дно покрывается илом, что приводит, в свою очередь, к уничтожению нерестилищ и сокращению численности рыб. Уменьшаются запасы грунтовых вод, создается недостаток влаги в почве. Талая вода и дождевые потоки смывают, а ветры, не сдерживаемые лесной преградой, выветривают верхний почвенный слой. В результате возникает эрозия почвы. Древесина, ветви, кора, подстилка аккумулируют минеральные элементы питания растений. Уничтожение лесов ведет к вымыванию этих элементов из почв и, следовательно, падению ее плодородия. С вырубкой лесов гибнут населяющие их птицы, звери, насекомые-энтомофаги. В результате беспрепятственно размножаются вредители сельскохозяйственных культур. Лес очищает воздух от ядовитых загрязнений, в частности, он задерживает радиоактивные осадки и препятствует их дальнейшему распространению, т. е. вырубка лесов устраняет важный компонент самоочищения воздуха. Наконец, уничтожение лесов на склонах гор является существенной причиной образований оврагов и селевых потоков.

Благодаря нерациональному землепользованию человечество потеряло вследствие эрозии почв обширные территории, ставшие практически не пригодными для земледелия. Так, за период, равный примерно 150 годам, в США эрозия привела к резкому снижению плодородия почв на территории, равной 120 млн. га.

Промышленные отходы, пестициды, применяемые для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур, радиоактивные вещества, образуемые при испытании оружия массового уничтожения, загрязняют природную среду. Так, только автомобили в Париже за год выбрасывают в атмосферу около 50 млн. м³ угарного газа, кроме того, каждый автомобиль ежегодно выделяет около 1 кг свинца. Обнаружено, что в организме людей, проживающих вблизи крупных магистралей, содержание свинца повышено. Из-за бесконтрольного использования количество известного инсектицида ДДТ, находящегося в распыленном состоянии на обширных территориях планеты и оказывающего неблагоприятное действие на живые организмы, достигло 1 млн. т. Троекратная обработка инсектицидом, сходным с ДДТ, района живописного озера Клири в США привела к почти полному уничтожению популяции гагар, достигавшей 1000 пар. В 1961 г. в организме жителя США обнаружилось примерно 925 мг хлорорганических соединений.

Считая с 1600 г. человеком было истреблено более 160 видов и подвидов птиц и не менее 100 видов млекопитающих. В настоящее время около 600 видов позвоночных животных находятся на грани полного истребления. К ним относятся киты, австралийские сумчатые (кенгуру), крокодилы, бегемоты, носороги, ряд крупных хищников.

Отдельные виды животных исчезают не только в результате их непосредственного истребления человеком. Между естественными и искусственными биоценозами все время идет борьба за территорию. Но человеческий труд оказывается фактором настолько мощным, что искусственные биоценозы, сами по себе малоустойчивые, тем не менее теснят биоценозы естественные.

Деятельность человека изменяет структуру земной поверхности, отчуждая под сельскохозяйственные угодья, строительство населенных пунктов, коммуникаций, водохранилищ территорию, занимаемую природными биогеоценозами. К настоящему времени указанным образом преобразовано около 20% суши.

К числу отрицательных влияний относится нерегулируемый промысел рыбы, млекопитающих, беспозвоночных, водорослей, изменение химического состава вод, воздуха, почвы в результате сброса отходов промышленности, транспорта и сельскохозяйственного производства.

Положительное влияние выражается в выведении новых пород домашних животных и сортов сельскохозяйственных растений, создании культурных биогеоценозов, а также в выведении штаммов полезных микроорганизмов как основы микробиологической промышленности, развитие прудового рыбного хозяйства, интродукции полезных видов в новых условиях обитания.

Прогнозы будущего человечества с учетом экологических проблем, стоящих перед ним, представляют непосредственный интерес для всего населения Планеты. По мнению экспертов, экологическая ситуация, складывающаяся на Земле, действительно таит в себе опасность серьезных и, возможно, необратимых нарушений биосферы в том случае, если деятельность человечества не приобретет планомерный, согласующийся с законами существования и развития биосферы характер. Вместе с тем расчеты показывают, что человеческое общество не использует значительные резервы биосферы.

Одной из наиболее острых проблем современности является проблема быстрого роста населения Земли. Ежегодный прирост населения в абсолютном исчислении достигает 60—70 млн. человек или примерно 2%, что составит к 2000 году численность в пределах от 4,9 до 6,9 млрд. человек. Площадь поверхности суши на планете равна $1,5 \times 10^{14}$ м², что достаточно для размещения 15—20 млрд. человек со средней плотностью 300—400 человек на 1 км², имеющей место в настоящее время в Бельгии, Нидерландах, Японии.

Растущее население Земли должно быть обеспечено пищей. Известно, что производство продовольствия на душу населения растет медленнее, чем производство энергии, одежды, различных материалов. Многие миллионы людей в слаборазвитых странах испытывают острую нехватку продовольствия. Вместе с тем из всей территории суши, пригодной для земледелия, в среднем по земному шару под сельскохозяйственные угодья занято лишь 41%. При этом на используемой территории, по мнению разных экспертов, получают от 3—4 до 30% от возможного при современном уровне развития агротехники количества продуктов. Причины этого отчасти заключаются в недоста-

точной энерговооруженности сельского хозяйства. Так, в Японии, получая урожай в 5 раз больший, чем в Индии (с 1 га сельскохозяйственных угодий), затрачивают на 1 га в 20 раз больше электроэнергии и в 20—30 раз больше удобрений и пестицидов.

Уже сейчас 30% металлоизделий изготавливается из вторичного сырья. При существующей технологии из месторождений нефти извлекается лишь 30—50% запасов. Выход полезных ископаемых, таким образом, может быть увеличен путем разработки прогрессивных способов добычи. Около 95% энергии получают в настоящее время за счет сжигания ископаемого топлива, 3—4% за счет энергии речного стока и только 1—2% за счет атомного горючего. Использование атомной энергии в мирных целях решает проблему энергетического кризиса.

Раздел III

БИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

Глава II

ЭЛЕМЕНТЫ ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ

1.1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ЭКОЛОГИИ

Живые существа, населяющие территории с разнообразными условиями обитания, испытывают на себе влияние последних и сами оказывают действие на окружающую среду. Закономерности взаимоотношений организмов и среды их обитания, законы развития и существования биогеоценозов, представляющих собой комплексы взаимодействующих живых и неживых компонентов в определенных участках биосферы, изучаются специальной биологической наукой — экологией.

Экологические закономерности проявляются на уровне особи, популяции особей, биоценоза (сообщества), биогеоценоза. Биоценозом (сообществом организмов) называется пространственно ограниченная ассоциация взаимодействующих растений и животных, в которой доминируют определенные виды или физический фактор. Предметом экологии, таким образом, являются физиология и поведение отдельных организмов в естественных условиях обитания (аутоэкология), рождаемость, смертность, миграции, внутривидовые отношения (динамика популяций), межвидовые отношения, потоки энергии и круговороты веществ (синэкология).

К основным методам экологии относятся полевые наблюдения, эксперименты в природных условиях, моделирование процессов и ситуаций, встречающихся в популяциях и биоценозах, с помощью вычислительной техники.

Среда — это вся совокупность элементов, которые действуют на особь в месте ее обитания. Элемент среды, способный оказывать прямое влияние на живой организм хотя бы на одной из стадий индивидуального развития, называется экологическим фактором. В соответствии с распространенной и удобной классификацией экологические факторы делят на биотические и абиотические, хотя указанное деление до некоторой степени условно. Абиотический фактор температура может, например, регулироваться изменением состояния популяции организмов. Так, при снижении температуры воздуха ниже 13°C интенсифицируется двигательная активность пчел, что повышает температуру в улье до 25—30°C. Учитывая социальную сущность человека, проявляющуюся в его активном отношении к природе, целесообразно выделение также антропогенных экологических факторов. По

мере роста народонаселения и технической вооруженности человечества удельный вес антропогенных экологических факторов неуклонно возрастает.

Согласно другой классификации различают первичные и вторичные периодические и непериодические экологические факторы. С действием первичных факторов жизнь столкнулась на ранних стадиях эволюции. К ним относятся температура, изменение положения Земли по отношению к Солнцу. Благодаря им в эволюции возникла суточная, сезонная, годовичная периодичность многих биологических процессов. Вторичные периодические факторы являются производными первичных факторов. Например, уровень влажности зависит от температуры, поэтому в холодных областях планеты атмосфера содержит меньше водяных паров. Непериодические факторы действуют на организм или популяцию эпизодически, внезапно. К ним относят стихийные силы природы — извержение вулкана, ураган, удар молнии, наводнение, а также хищник, настигающий жертву, и охотник, поражающий цель. Благодаря многообразию экологических факторов наблюдается закономерное расселение видов по планете. Колебания интенсивности их действия проявляются в исчезновении некоторых видов с определенных территорий, изменении плотности популяций, показателей рождаемости, смертности. Под влиянием экологических факторов в эволюции сложились такие адаптивные модификации, как зимняя или летняя спячка, диапауза.

Любая особь, популяция, сообщество испытывают одновременное воздействие многих факторов, но лишь некоторые из них являются жизненно важными. Такие факторы называются лимитирующими, и их отсутствие или наличие концентрации ниже и выше критических уровней делает невозможным освоение среды организмами определенного вида. На рис. 163 представлены типы растительности в зависимости от структуры почвы и особенностей климата, выполняющих функцию лимитирующих факторов. Благодаря наличию лимитирующих экологических факторов для каждого биологического вида существуют оптимум и пределы выносливости. Так, устрицы наилучшим образом развиваются в воде с содержанием солей 1,5—1,8%. При снижении концентрации солей до 1,0% более 90% личинок погибает в течение двух недель, а при концентрации 0,25% все поголовье их гибнет за одну неделю. Повышение концентрации соли по сравнению с оптимальной величиной также оказывает неблагоприятное действие на устриц. В общем виде зависимость выживаемости организмов определенного вида от интенсивности лимитирующего экологического фактора представлена графически на рис. 164. Взаимодействие нескольких экологических факторов усложняет картину. Так, некоторые виды тропических орхидей в природе при относительно высокой температуре воздуха растут только в тени. При искусственном понижении температуры окружающего воздуха они прекрасно развиваются в условиях прямой инсоляции.

Способность вида осваивать разные среды обитания выражается величиной экологической валентности. Виды с малой

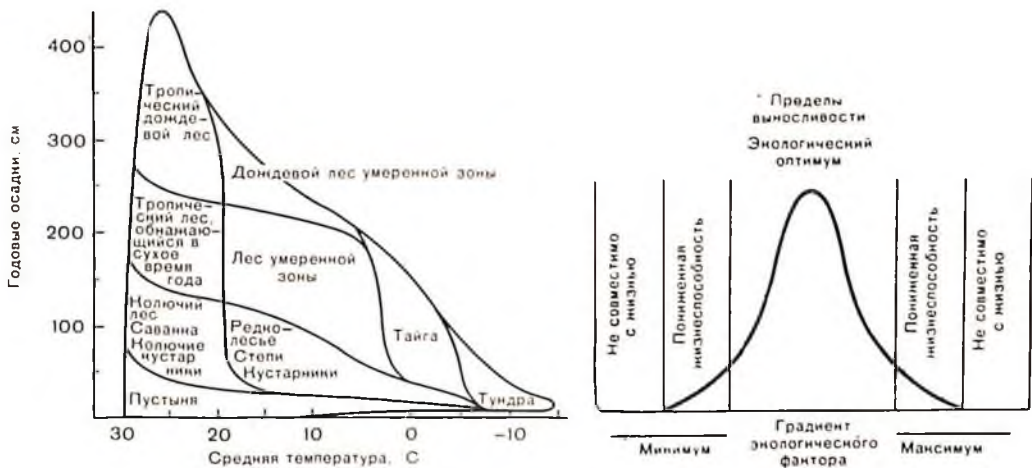


Рис. 163. Типы растительности в зависимости от климата.

Рис. 164. Выживаемость вида в зависимости от интенсивности действия экологического фактора.

экологической валентностью называются стено-топными и, с большой — эвритопными. Эвритропные виды могут быть представлены несколькими экотипами — разновидностями, приспособленными к выживанию в средах, различающихся по некоторым факторам. Так, сложноцветное растение тысячелистник (*Achillea millefolium*) образует равнинные и горные экотипы. При выращивании горного экотипа в равнинных условиях растения сохраняют присущие им особенности на протяжении ряда поколений.

11.2. КОНЦЕПЦИЯ БИОГЕОЦЕНОЗА

Всю полноту взаимодействий и взаимозависимости живых существ и элементов неживой природы в области распространения жизни отражает концепция биogeоценоза (В. Н. Сукачев).

К понятию биogeоценоза близко по смыслу понятие экосистемы, которое введено в науку английским ботаником А. Тенсли в 1935 г. В отличие от биogeоценозов, границы которых задаются рамками растительных сообществ (фитоценозов), экосистемы не имеют определенного объема и могут охватывать пространства разной протяженности — от капли воды или аквариума до океана или всей поверхности планеты.

Биogeоценоз — это динамическое и устойчивое сообщество растений, животных и микроорганизмов, находящееся в постоянном взаимодействии и непосредственном контакте с компонентами атмосферы, гидросферы и литосферы. Биogeоценоз состоит из биотической (биоценоз) и абиотической (экотоп) части, которые связаны непрерывным обменом веществом и представляет собой энергетически и

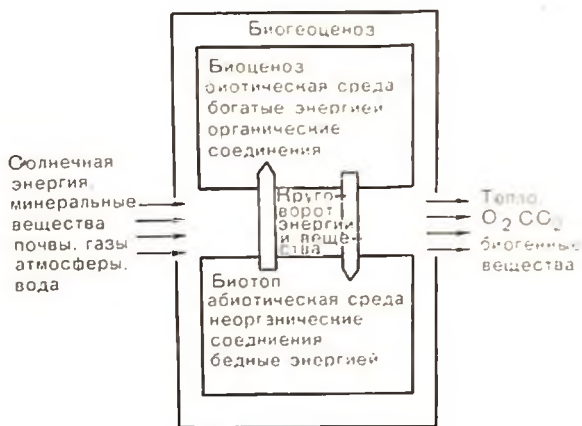


Рис. 165. Схема круговорота энергии и вещества в биогеоценозе (экосистеме).

2) автотрофные организмы — продуценты биотических органических веществ; 3) гетеротрофные организмы — потребители (консументы) готовых органических веществ первого (растительные животные) и следующих (плотоядные животные) порядков; 4) детритоядные организмы — разрушители (деструкторы), разлагающие органическое вещество.

Особая роль в экономике биогеоценоза принадлежит цепям или сетям питания (рис. 166). Они составляют трофическую структуру, по которой происходит перенос энергии и круговороты веществ. Пищевая цепь состоит из ряда трофических уровней, последовательность которых соответствует направлению потока энергии. Первичным источником энергии служит солнечное излучение, энергия которого составляет $4,6 \times 10^{26}$ Дж/с ($1,1 \times 10^{26}$ кал/с). $1/2\ 000\ 000$ часть этого количества энергии достигает поверхности Земли, при этом $1,0\text{—}2,0\%$ ассимилируется растениями, $30\text{—}70\%$ поглощенной энергии используется ими для обеспечения собственной жизнедеятельности и синтеза органических веществ.

Эффективность, с которой растения ассимилируют солнечную энергию, оценивается величиной первичной продуктивности. В разных биогеоценозах эта величина различна.

Энергия, накопленная в растительной биомассе, составляет чистую первичную продукцию биогеоценоза. Фитобиомасса используется в качестве источника энергии и материала для создания биомассы потребителей первого порядка — растительноядных животных и далее по пищевой цепи. Количество энергии, расходуемой на поддержание собственной жизнедеятельности, в цепи трофических уровней растет, а продуктивность падает. Обычно продуктивность последующего трофического уровня составляет не более $5\text{—}20\%$ предыдущего. Это находит отражение в соотношении на планете биомасс растительного и животного про-

вещественно открытую систему (рис. 165). В него поступают энергия солнца, минеральные вещества почвы и газы атмосферы, вода. Из него выделяются тепло, кислород, углекислый газ, биогенные вещества, переносимые водой, перегной. Основными функциями биогеоценоза являются поток энергии и круговороты веществ.

Биогеоценоз содержит следующие обязательные компоненты: 1) абиотические неорганические и органические вещества среды;

исхождения. Так, суммарная биомасса организмов, обитающих на суше, составляет примерно 3×10^{12} т. Лишь 1—3% этого количества приходится на зообиомассу. Масса живого вещества, приходящегося на людей, составляет около 0,0002% от суммарной массы живого вещества планеты. Объем энергии, необходимой для обеспечения жизнедеятельности организма, растет с повышением уровня морфофункциональной организации. Соответственно количество биомассы, создаваемой на более высоких трофических уровнях, снижается. Так, в разных биогеоценозах 95—99,5% зообиомассы приходится на беспозвоночных животных. Прогрессивное снижение ассимилированной энергии в ряду трофических уровней находит отражение в структуре экологических пирамид (рис. 167). Продукция живого вещества растительноядными животными составляет в данном случае 12,5%, а человеком — 0,6% продукции растений. Снижение количества доступной энергии на каждом последующем трофическом уровне сопровождается уменьшением биомассы и численности особей. Таким образом, пирамиды биомассы и численности организмов для данного биогеоценоза повторяют в общих чертах конфигурацию пирамиды продуктивности.

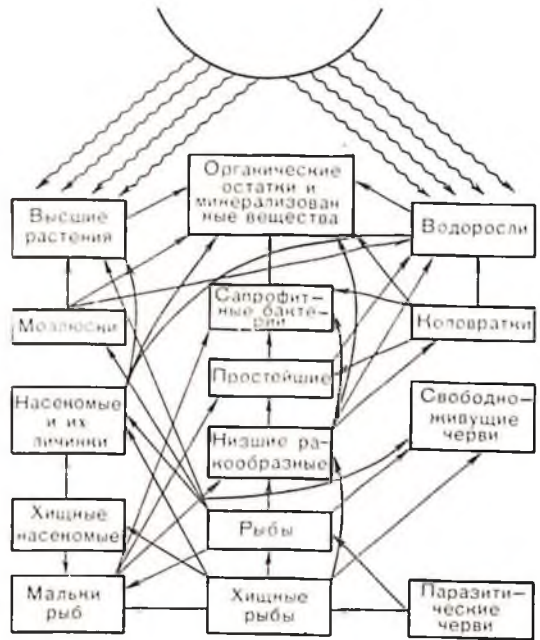


Рис. 166. Схема простейшей пищевой цепи. Стрелки направлены к источнику пищи.

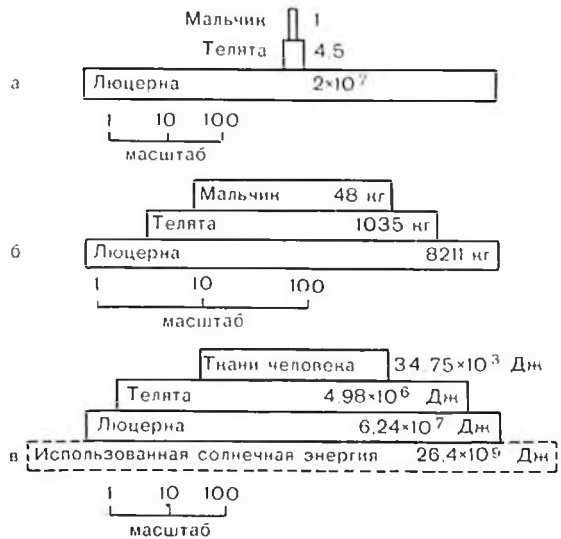


Рис. 167. Экологические пирамиды. а — числа; б — биомасса; в — энергия. Расчеты выполнены, исходя из допущения, что мальчик потребляет в пищу только телятину, а телята — люцерну.

Размеры биогеоценозов, выделяемых экологами, различны. Совокупности определенных биогеоценозов образуют главные природные экосистемы, имеющие глобальное значение в обмене энергии и вещества на планете, к которым относятся: 1) тропические леса; 2) леса умеренной климатической зоны; 3) пастбищные земли (stepь, саванна, тундра, травянистые ландшафты); 4) пустыни и полупустыни; 5) озера, болота, реки, дельты; 6) горы; 7) острова; 8) океан.

Понятие биогеоценоза применимо к хозяйственным угольям, создаваемым человеком, — пашням, лесопосадкам, паркам, прудам, водохранилищам. Их называют агробиогеоценозами или культурурбиогеоценозами. Благодаря целенаправленному вмешательству человека, создающему благоприятные условия для произрастания культурных растений путем вспашки, рыхления почвы, прополки сорняков, внесения ядохимикатов, удобрений, агробиогеоценозы существенно отличаются от природных биогеоценозов по видовому составу, показателям вещественно-энергетического обмена, устойчивости к внешним воздействиям.

11.3. ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЦЕНОЗА (СООБЩЕСТВА)

Главной частью биогеоценоза, от состояния которой зависят его существование и изменения во времени, служит биоценоз. Биоценозы отличаются по видовому составу, и важнейшей их характеристикой является постоянное прямое или опосредованное взаимодействие популяций организмов друг с другом. Влияние любой популяции распространяется до экологически отдаленных элементов биоценоза через взаимодействие с конкурентами, хищниками, жертвами. Так, насекомоядные птицы не оказывают прямого действия на растения, но, снижая численность насекомых, питающихся листьями или опыляющих растения, они тем самым воздействуют на воспроизведение фитобiomассы. Последнее существенно для состояния популяций и продуктивности растительноядных животных, хищников, паразитов. Экологические влияния отдельной популяции распространяются в биоценозе во всех направлениях, но по мере прохождения последовательных звеньев в цепи взаимодействия интенсивность влияния ослабевает.

Показателями структуры и функционирования биоценозов служат их видовой состав, число трофических уровней, первичная продуктивность, интенсивность потока энергии и круговоротов веществ. Структура биоценозов складывается в процессе эволюции, причем каждый вид организмов эволюционирует таким образом, чтобы занять в биоценозе определенное место. Совместное историческое развитие многих видов на одной территории способствует их специализации к использованию лишь части наличных пищевых ресурсов и ограниченному местообитанию. В результате достигается состояние взаимоприспособленности видов друг к другу или коадаптации, которая служит обязательным условием стабильности биоценоза.

В качестве примера рассмотрим ситуацию, возникшую в искус-

ственном озере Гатун, которое образовалось в начале текущего столетия в зоне Панамского канала. В течение нескольких десятилетий биоценоз озера отличался стабильностью благодаря коадаптации организмов основной пищевой цепи: фитопланктон — зоопланктон — планктоноядные рыбы. Последние, поедая зоопланктон, снижали его численность, что способствовало поддержанию количества фитопланктона на достаточно высоком уровне. В 1967 г. случайно в озеро была интродуцирована хищная, прожорливая рыба туканаре. Она быстро сократила численность планктоноядных рыб, что привело к размножению зоопланктона и сокращению количества фитопланктона. Одновременно снизилась численность обитающих на озере крачек и зимородков, питающихся рыбой, и повысилась численность комаров, личинки которых прежде поедались рыбой. Таким образом, появление нового вида вызвало серьезные нарушения в экономике биоценоза озера и дестабилизировало его структуру. В дальнейшем по мере развития коадаптации при измененном видовом составе стабильность биоценоза может восстановиться. Состояние коадаптации достигается даже между видами-антагонистами: хищником и жертвой, хозяином и паразитом. В биоценозах обнаруживаются все возможные виды взаимодействия тех организмов, которые их образуют. К ним относятся мутуализм, внутри- и межвидовая конкуренция, хищничество, паразитизм.

11.4. ИЗМЕНЕНИЕ БИОЦЕНОЗОВ ВО ВРЕМЕНИ

Любая территория, пригодная к жизни по набору абиотических факторов, заселяется. Этот процесс называется сукцессией. В соответствии с трофической структурой биоценоза первостепенная роль в освоении новых местообитаний принадлежит растительным организмам. Развитие растительности в местообитаниях, в которых прежде растений не было, обозначают как первичную сукцессию, а в местах с существовавшим, но разрушенным растительным покровом — как вторичную сукцессию.

В процессе сукцессии изменяются видовой состав биоценоза и характеристики местообитания. Сукцессия завершается климаксом — образованием сообщества, видовой состав которого в дальнейшем изменяется незначительно. Скорость сукцессии по мере приближения к состоянию климакса снижается. Процесс прекращается, когда добавление или исключение видов не приводит к изменению среды развивающегося биогеоценоза, т. е. по достижении климакса между элементами биоценоза и физической средой устанавливается равновесие.

Из наблюдений за заселением песчаных дюн или вновь образованных потоков лавы в результате первичной сукцессии, а также вырубок или заброшенных пашен в результате вторичной сукцессии следует, что для достижения состояния климакса требуется соответственно 1000 или 200 лет. В качестве примера приводим схему первичной и вторичной сукцессий после пожаров в районе озера Верхнее, штат Мичиган (рис. 168). Климаксные сообщества, возникающие в результате сукцес-

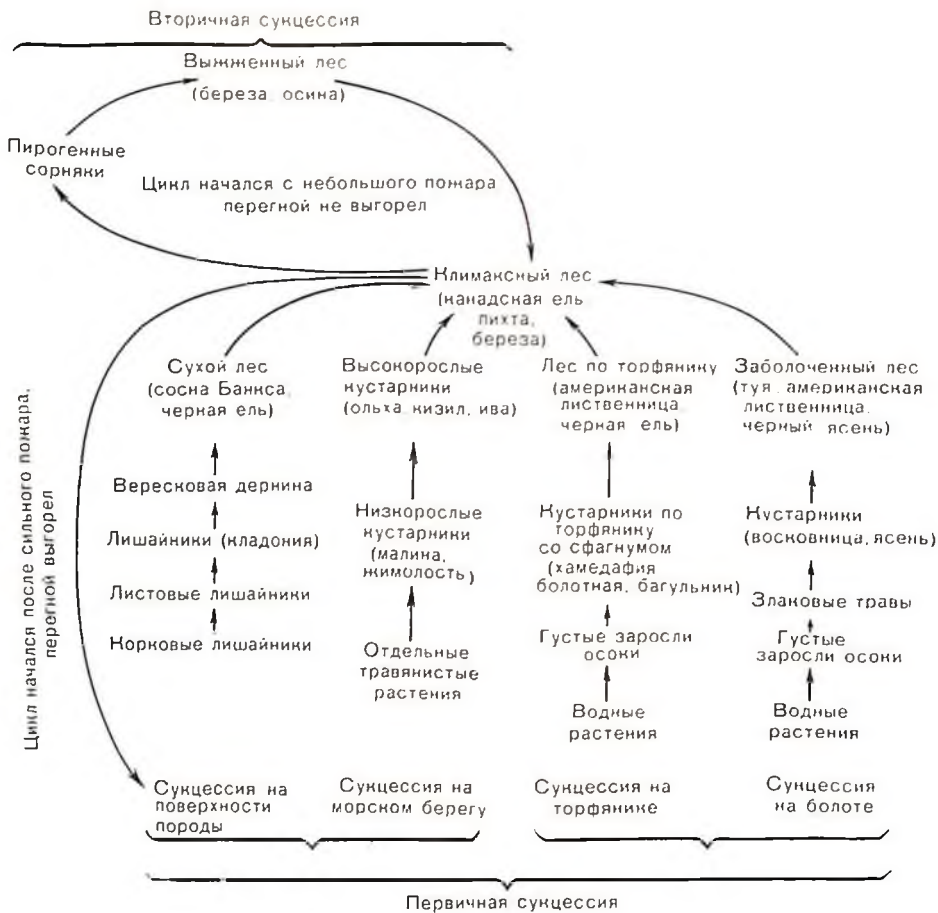


Рис. 168. Первичная и вторичная сукцессия после пожаров разной силы в районе озера Верхнее.

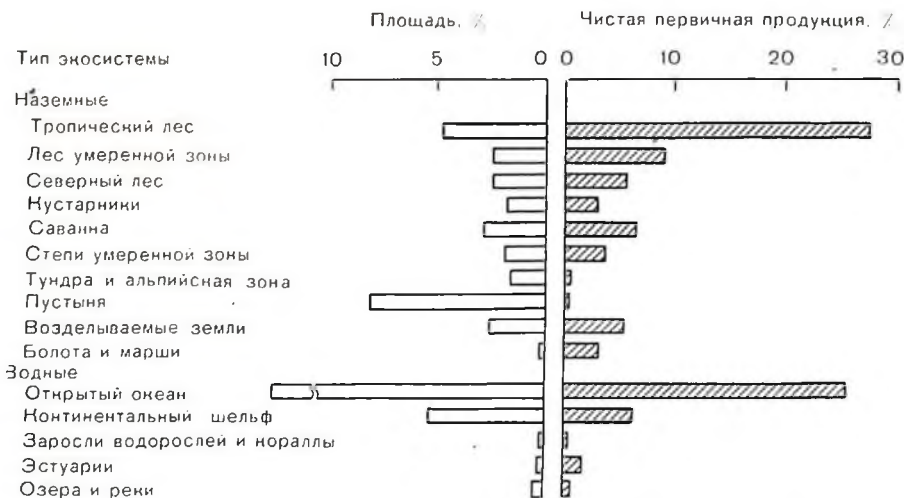


Рис. 169. Площадь поверхности и годовая продукция главных биогеоценозов (экосистем). Площадь и первичная продукция даны в процентах от соответствующих величин для всего земного шара.

син разных местообитаний, различаются по производимой биомассе: тропический лес, леса умеренной зоны, болота. Максимальный объем биомассы ограничивается климатом соответствующего района.

Сукцессия проявляется также в саморазвитии биогеоценозов и постепенной смене видового состава растений, животных и микроорганизмов, изменении показателей продуктивности, численности организмов. Примером такой сукцессии служит зарастание водоемов.

Последовательное отмирание и придонное отложение мелких планктонных организмов, донных водорослей, водоплавающих растений, сопровождаемые сменой преобладающих видов животных и микроорганизмов обуславливает смену водных биогеоценозов на биогеоценозы болотного типа.

Климатические сообщества характеризуются состоянием устойчивого равновесия, что проявляется в их способности возвращаться в исходное состояние после кратковременных внешних воздействий, изменяющих условия существования, а также противостоять этим воздействиям. Так, в одном из климатических биогеоценозов при временном понижении осадков на 50% по сравнению с их обычным количеством продукция фитобиомассы снижалась на 25%, а численность популяций растительноядных — всего на 10%. Устойчивость таких сообществ зависит как от гомеостатических реакций организмов и популяций, так и от условий физической среды. В приведенном примере она могла быть обусловлена запасом влаги в почве и реакцией растений на засуху. Устойчивость сообщества растет с повышением видового разнообразия и увеличением биомассы.

Главные природные климатические сообщества, в частности сухопутные (рис. 169), отличаются значительной биомассой, но малой первичной продуктивностью. В наиболее продуктивных из них в реакциях фотосинтеза используется всего 1—2% солнечной энергии. В связи с этим они не дают достаточно продукции, чтобы прокормить растущее человечество.

Обратные соотношения — относительно малая биомасса и высокая первичная продуктивность — свойственны агробиогеоценозам, которые в силу этого экономически выгодны. Однако без постоянного ухода и защиты со стороны человека они обречены на быструю смену природными биогеоценозами.

11.5. ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ НА ИЗМЕНЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИТУАЦИИ

Для большинства видов экологический оптимум биологической активности ограничен жесткими рамками. Сохранение должного уровня биологической активности, несмотря на колебания интенсивности экологических факторов, обеспечивается гомеостатическими механизмами на уровне особи или популяции. У видов-конформистов в ответ на смену экологической ситуации происходят изменения определенных структурных и физиологических параметров. Виды-регуляторы противостоят колебаниям среды,

поддерживая постоянство своей собственной среды. Типичными конформистскими являются пойкилотермные, а регуляторами — гомойотермные животные, хотя, строго говоря, в природе нет абсолютных конформистов и регуляторов.

Примером реакции конформистского типа на изменение условий окружающей среды, наблюдаемой у человека, служит увеличение частоты дыхания и сердечных сокращений при восхождении на высокую гору. Пребывание в горах в течение нескольких дней включает другой, долгосрочный, гомеостатический механизм — увеличение количества эритроцитов. Это увеличивает концентрацию кислорода в крови и позволяет человеку вернуться к обычному уровню активности. В высокогорных популяциях структурно-функциональные приспособления к сниженному парциальному давлению кислорода, например увеличенное содержание гемоглобина и эритроцитов, обнаруживаются не только у взрослых, но и у детей, что указывает на стойкое воспроизведение гомеостатических механизмов в ряду поколений. Сопоставление популяций кечуа и аймара из высокогорных районов Перу с их равнинными сородичами, переселившимися в горы относительно недавно, показало, что содержание гемоглобина у мигрантов ниже.

Биологические механизмы упомянутых гомеостатических реакций различны. Предполагают, что характер реакции организма или популяции в значительной мере зависит от скорости нарастания и продолжительности действия изменения среды. При внезапных отклонениях в среде организм использует быстрые, но кратковременные физиологические или поведенческие реакции, основанные на принципе обратной связи. Сохранение ситуации в течение длительного времени приводит к преходящим изменениям определенных физиологических процессов в пределах нормы реакции организма. Действие необычных условий на популяцию в течение многих поколений приводит к соответствующим изменениям ее генофонда. В таком случае приспособительный комплекс признаков складывается в процессе индивидуального развития и характеризует определенный экотип организмов данного вида. Последнее находит отражение в экологических правилах К. Бергмана (1847) и Д. Аллена (1906). Согласно правилу Бергмана размер тела животных теплокровного политипического вида с понижением температуры среды увеличивается. В соответствии с правилом Аллена в условиях жаркого климата у теплокровных животных наблюдается тенденция к увеличению размеров выступающих частей тела по сравнению с особями того же вида, проживающими в районах с холодным климатом.

Приспособления, компенсирующие периодические и аperiodические колебания условий среды, многообразны. Кроме поведенческих, физиологических, морфогенетических реакций, отмеченных выше, к ним относятся особенности морфологии организмов, способствующие экономии или рассеиванию энергии, диапауза, спячка, определенный ритм суточной активности, сезонные миграции, запасание пищи.

ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ ЧЕЛОВЕКА

В настоящее время термином «экология человека» обозначают комплекс полностью еще не очерченных вопросов, касающихся взаимодействия человека с окружающей средой. Главной особенностью экологии человека как самостоятельной области науки служит ее междисциплинарный характер, так как в ней сходятся социологические, философские, географические, естественнонаучные, медико-биологические проблемы. Экология человека изучает закономерности возникновения, существования и развития антропоэкологических систем, которые представляют собой сообщество людей, находящееся в динамической взаимосвязи со средой и удовлетворяющее благодаря этому свои потребности.

Размеры таких систем различны в зависимости от численности и характера организации человеческих популяций. Это могут быть изоляты, демы, нации, наднациональные ассоциации, различающиеся по способу производства, укладу жизни, наконец, человечество в целом. Большое значение в определении размера антропоэкологической системы имеют природные условия. Наиболее многочисленные современные популяции, объединяющие более 80% человечества, обитают на 44% суши в области тропических лесов и саванн, а также в зоне умеренного пояса с кустарниковой растительностью или смешанными лесами. Напротив, на засушливых землях и в зоне пустынь, на которые приходится 18% суши, размещено 4% населения.

Главной отличительной чертой антропоэкологических систем по сравнению с природными экосистемами служит наличие в их составе человеческих сообществ, которым в развитии всей системы принадлежит доминирующая роль. Сообщества людей различаются по способу производства материальных ценностей и структуре социально-экономических отношений, от которых зависят способ организации труда, объем и способ распределения производимой продукции между членами сообщества. Активностью сообществ людей на занимаемой территории определяется уровень воздействия их на окружающую среду. Развивающиеся сообщества (например, в период индустриализации) характеризуются наряду с ростом численности населения, увеличением потребностей его в продуктах питания, сырье, водных ресурсах, размещении отходов. Это повышает нагрузку на природную среду, интенсифицирует использование биотических и абиотических факторов.

В процессе существования антропоэкологических систем взаимодействие людей и природной среды осуществляется по двум главным направлениям. Во-первых, происходят изменения биологических и социальных показателей отдельных индивидуумов и сообщества в целом, направленные на удовлетворение требований, предъявляемых человеку средой. Во-вторых, осуществляется перестройка самой среды для удовлетворения требований человека. На протяжении истории человечества соотношение названных изменений менялось в сторону преобладающей роли второго направления. Естественная среда, в которой зарождалось человечество, в результате перехода к культурно-

му земледелию и скотоводству уступила место частично о ч е л о в е ч е н н о й с р е д е сельских жителей. С возникновением городов современного типа произошел переход к существованию сообществ людей в полнотью о ч е л о в е ч е н н о й с р е д е, границы распространения которой неуклонно расширяются.

Общим результатом биологических и социальных процессов в антропоэкологических системах служит индивидуальная и групповая приспособленность человеческих сообществ к жизни в средах обитания, различающихся по природным условиям, формам хозяйствования и культуры. Особенность такой приспособленности в отличие от приспособленности к среде популяций любых других живых организмов состоит в том, что человек адаптируется к условиям жизни не только физиологически, но прежде всего экономически, технически, эмоционально. Различные стороны и направления индивидуальной и групповой адаптации человека, вся совокупность условий жизни и экологических связей людей являются предметом изучения экологии человека. Именно это делает ее междисциплинарной наукой. В курсе биологии допустимо ограничиться рассмотрением отдельных вопросов, имеющих непосредственное отношение к задачам охраны здоровья людей. Среди них важное значение принадлежит биологической изменчивости популяций людей в связи с биогеографическими особенностями среды, а также медико-биологической характеристике антропогенных экологических систем. Экологические вопросы паразитологии включены в соответствующий раздел учебника и излагаются ниже.

12.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ЛЮДЕЙ

Человек в среде обитания, с одной стороны, является объектом действия экологических факторов, с другой — сам оказывает воздействие на среду. И как объект приложения экологических факторов, и как самостоятельный экологический фактор он характеризуется важными особенностями.

Отличительная черта человека как экологического фактора заключается в осознанности, целенаправленности и массивности действия на природу. Ф. Энгельс писал: «животное только *пользуется* внешней природой и производит в ней изменения просто в силу своего присутствия; человек же вносимыми им изменениями заставляет ее служить своим целям, *господствует* над ней»¹. Любой биологический вид имеет ограниченные энергетические ресурсы, что лимитирует его воздействия на среду. Зеленые растения используют энергию Солнца. Все другие существа — часть энергии органических веществ, образуемых организмами предшествующего трофического уровня. Человечество в процессе трудовой и интеллектуальной деятельности расширяет круг доступных источников энергии вплоть до использования ядерных и термоядерных реакций. Это позволило людям преодолеть естественные ограничения роста их численности. Прирост народонаселения, энерго-

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. Изд. 2-е, т. 20, с. 495.

оеспеченности, технической вооруженности людей создает предпосылки для заселения любых экологических ниш. Человечество представляет собой единственный на Земле вид с всесветным распространением, что превращает человека в экологический фактор с глобальным распространением влияния. Благодаря воздействию на все главные компоненты биосферы влияние человечества достигает самых отдаленных экологических зон планеты. Печальным примером этому служит, в частности, обнаружение ДДТ в печени пингвинов и тюленей, отловленных в Антарктиде, где никогда ни один из инсектицидов не применялся. Еще одна особенность человека как экологического фактора заключается в активном, творческом характере его деятельности. Энергия, которой манипулируют люди, обращается ими на изменение среды обитания. Экологический оптимум существования человека на основе его биологических механизмов ограничен, и возможность широкого расселения достигается не путем изменения людьми их собственной биологии, а путем создания очеловеченной среды.

Созданием вокруг себя искусственной среды обуславливается также и специфика человека как объекта действия экологических факторов. Это действие всегда опосредовано результатами производственной деятельности людей: «Труд есть прежде всего процесс, совершающийся между человеком и природой, в котором человек своей собственной деятельностью опосредует, регулирует и контролирует обмен веществ между собой и природой»¹. Естественные экосистемы вытесняются антропогенными экосистемами, абсолютно доминирующим экологическим фактором которых является человек.

Обобщенное представление о среде обитания людей дает рис. 170. Она включает биоприродный и социально-культурный компоненты или естественную и искусственную среды. В естественной и искусственной средах человек представлен как социальное существо.

Факторы естественной и искусственной среды оказывают на человека постоянное действие. Результаты действия природных факторов, различающихся в разных районах обитаемой части Планеты, на протяжении истории человечества проявляются в настоящее время в

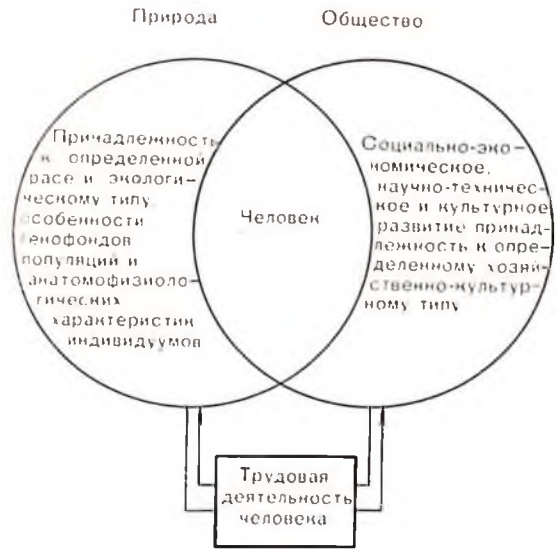


Рис. 170. Среда жизни человека.

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. Изд. 2-е, т. 23, с. 188.

экологической дифференциации населения земного шара, подразделении его на адаптивные типы. Результатом действия социальных факторов служит образование и закономерная смена в историческом развитии хозяйственно-культурных типов сообществ людей, которые представляют собой комплекс хозяйства и культуры, характеризующий народы, различающиеся по происхождению, но обитающие в сходных природно-ресурсных условиях и находящиеся на одинаковом социально-экономическом уровне.

В настоящее время на планете сосуществуют различные по времени возникновения, производительности труда, благосостоянию и демографическим показателям населения хозяйственно-культурные типы сообществ людей. В ограниченном числе сохраняется «присваивающий» тип с преобладанием экономической роли охоты, рыболовства, собирательства (пигмеи-охотники на территории Заира, племена азта, кубу, обитающие в лесах Юго-Восточной Азии, отдельные группы индейцев в бассейне реки Амазонки). Достаточно широко представлены хозяйственно-культурные типы, экономическую основу которых составляют ручное (мотыжное) или плужное (пашенное) земледелие и скотоводство. В связи с научно-технической революцией в промышленно развитых странах сложились хозяйственно-культурные типы с высокоразвитым товарным земледелием и животноводством.

Формирование хозяйственно-культурных типов зависит от естественной среды обитания людей. Эта зависимость была наиболее сильна на ранних стадиях развития человеческого общества. Однако уже тогда и особенно в более поздние периоды развития человечества зависимость формирования хозяйственно-культурных типов от природных условий опосредовалась уровнем социально-экономического развития народа. На всех этапах истории общество активно приспосабливает природу к собственным нуждам. Инструментом такого приспособления, связующим звеном между естественной и очеловеченной средой служит трудовая деятельность людей, в процессе которой человек создает хозяйственную и культурную среду, от которой зависят образ жизни, показатели здоровья, структура заболеваемости.

Среда обитания человека представляет собой сложное переплетение взаимодействующих естественных и антропогенных экологических факторов, набор которых различается в разных природно-географических и экономических регионах планеты. В таких условиях необходим единый интегральный критерий качества среды с точки зрения ее пригодности для обитания человека. Согласно Уставу Всемирной Организации Здравоохранения, принятому в 1968 г., этим критерием служит состояние здоровья населения. В исследованиях по экологии человека термин «здоровье» используется в широком смысле как показатель полного физического и душевного благополучия.

Главная линия развития экологии человека в настоящее время нацелена на решение проблем управления средой, выработку путей рационального природопользования, оптимизации условий жизни людей в различных антропоэкологических системах.

12.2. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА

Искусственная среда способствует нивелировке прямого воздействия природных экологических факторов на человека. Степень этой нивелировки, будучи в настоящее время в экономически развитых странах значительной, различалась в разные периоды развития человечества. Эра технической революции по времени занимает в летописи человеческого общества менее 1%. Эра научно-технического прогресса началась в текущем столетии. Таким образом, на протяжении большей части истории вида Человек разумный климатический, алиментарный, геохимический, биологический, в частности, микробный и паразитарный, факторы естественной среды продолжали оказывать серьезное воздействие на популяции людей, не совпадающее по направлению в разных частях Ойкумены. Последствия этого давления сохраняются в современном человечестве в виде наличия адаптивных типов людей.

А д а п т и в н ы й т и п представляет собой норму биологической реакции на преобладающие условия обитания и проявляется в развитии комплекса морфофункциональных, биохимических, иммунологических признаков, обуславливающих лучшую биологическую приспособленность человека к определенной физической среде. Комплекс признаков, свойственный конкретному адаптивному типу, не зависит от расовой и этнической принадлежности популяции. Так, приспособления к жизни в условиях хронической гипоксии обнаруживаются у аборигенов Арктики и жителей высокогорья. В комплексы признаков адаптивных типов из разных географических зон входят общие и специфические элементы. К первым относят, например, показатели костно-мышечной массы тела, количество иммунных белков сыворотки крови человека. Такие элементы повышают общую сопротивляемость организма к неблагоприятным условиям среды. Специфические элементы отличаются разнообразием и тесно связаны с преобладающими условиями в данном месте обитания — гипоксией, жарким и холодным климатом. Именно их сочетание служит основанием к выделению адаптивных типов: арктического, тропического, зоны умеренного климата, высокогорного, пустынь и полупустынь и др.

Особенности природной среды Арктики и Антарктики заключаются в постоянно низких температурах воздуха, отсутствии лесов, скудной растительности тундр и лесотундр. Животный мир довольно богат и представлен рыбой, морскими млекопитающими, арктическими видами животных — лис, медведей, зайцев, поэтому пища богата белками и жирами, но бедна углеводами. Кроме того, существует очевидная зависимость количества добываемой пищи от сезона. Летом в ежедневный рацион жителей входят ягоды, молодые побеги карликовых деревьев. Организм человека в достаточном количестве получает железо, витамины А, В, С, D. Воздух и почва в Антарктиде и Заполярье содержит мало микроорганизмов.

Из перечисленных факторов наибольшее влияние на формирование комплекса признаков арктического адаптивного

т и п а оказали, по-видимому, холодный климат и преимущественно животная пища. Арктическому комплексу признаков свойственны относительно сильное развитие костно-мышечного компонента тела, большие размеры грудной клетки, высокий уровень гемоглобина, относительно большое пространство, занимаемое костным мозгом, повышенное содержание минеральных веществ в костях, высокое содержание в крови белков, холестерина, повышенная способность окислять жиры. Среди аборигенов Арктики почти не встречаются лица с астеническим телосложением. В целом арктический тип характеризуется усиленным энергетическим обменом, который отличается стабильностью показателей в условиях переохлаждения. Имеют свои особенности и механизмы терморегуляции. Так, при одинаковой степени охлаждения у канадских индейцев резко падает температура кожи, но уровень обмена веществ меняется незначительно, а у пришлого белого населения наблюдается меньшая степень снижения кожной температуры, но появляется сильная дрожь, т. е. интенсифицируется обмен.

В тропиках и субтропиках располагается чуть ли не большая часть Ойкумены. Этот регион отличается в целом экстремальным количеством тепла и влаги, большей или меньшей сглаженностью сезонных колебаний условий обитания. Вместе с тем благодаря особенностям рельефа наблюдается значительная контрастность распределения тепла и влаги — массивы влажных лесов нередко соседствуют с засушливыми плато, обширными равнинами и редколесьем. В экваториальной и субэкваториальной областях сосредоточены огромные количества растительной биомассы. Влажные тропические леса относительно бедны животными, тогда как в субтропиках животный мир разнообразен и включает крупных стадных животных, издавна используемых человеком как объект охоты. К преобладающим экологическим факторам, под влиянием которых формировался комплекс признаков тропического адаптивного типа, относятся жаркий и влажный климат, рацион с относительно низким содержанием животного белка. Свое влияние оказало также большое разнообразие экологических условий от района к району.

В субтропической и тропической областях наблюдается исключительно широкая вариабельность групп населения в расовом, этническом и экономическом отношениях. Это проявляется в поразительном размахе изменчивости, например по соматическим признакам. Так, именно здесь проживают самые низкорослые и самые высокорослые племена. Пределы этой изменчивости таковы, что в них укладываются все известные ныне человеческие популяции. Тем не менее преобладающие экологические факторы, особенно климатический, способствовали образованию определенного комплекса морфофизиологических признаков обитателей тропиков и субтропиков Африки. К характерным признакам негроидов относятся удлиненная форма тела, сниженная мышечная масса. У них наблюдается относительное уменьшение массы тела при увеличении длины конечностей, уменьшение окружности грудной клетки, более интенсивное потоотделение за счет повышенного количества потовых желез на 1 см² кожи, низкие показатели основного

обмена и синтеза жиров, понижена в крови концентрация холестерина. Антропологическое изучение современных обитателей зоны умеренного климата под углом зрения формирования биологических механизмов адаптации к природным условиям затруднено, так как большая часть населения проживает в промышленно развитых странах с большой долей городского населения. Результаты наблюдения позволяют, однако, говорить о том, что и в этом случае в процессе исторического развития человеческих популяций сформировался комплекс признаков, соответствующий особому адаптивному типу умеренного пояса. По соматическим показателям, уровню основного обмена население умеренного пояса занимает промежуточное положение между коренными жителями арктического и тропического регионов. Это соответствует условиям биогеографической среды в зоне умеренного климата. Для нее характерны неравномерное распределение районов, отличающихся по количеству тепла и влаги, типу растительности (от сухих степей и полупустынь до тайги), богатству животного мира. Вместе с тем температура и влажность воздуха здесь не достигают экстремальных величин, хорошо выражен сезонный ритм биоклиматических условий.

Условия высокогорья для человека во многих отношениях экстремальны. Их характеризует низкое атмосферное давление, сниженное парциальное давление кислорода, холод, относительное однообразие пищи. Основным экологическим фактором формирования горного адаптивного типа являлось, по-видимому, гипоксия. У жителей высокогорья независимо от климатической зоны, расовой и этнической принадлежности наблюдается повышенный уровень основного обмена, относительное удлинение длинных трубчатых костей скелета, расширение грудной клетки, повышение кислородной емкости крови за счет увеличения количества эритроцитов, содержания гемоглобина и относительной легкости его перехода в оксигемоглобин.

В процессе исторического развития, осваивая новые местообитания, различающиеся преобладающими условиями географической среды, человечество подвергалось экологической дифференциации. Адаптивные типы формировались независимо от расы в связи с конкретными экологическими задачами на основе резерва приспособительных механизмов вида, соответствующих его генофонду. Выделение этих типов не носило черт экологической специализации, о чем свидетельствует возможность проживания людей одного адаптивного типа на территории, которой в большей степени отвечает комплекс признаков другого адаптивного типа. Скорее процесс заключался в образовании популяций, генофонды которых соответствовали местным условиям лучше, чем генофонд вида в целом. В пользу такого объяснения говорят результаты метисации, например, между русскими и бурятами.

Предполагается, что в период заселения русскими Забайкалья процесс метисации с местным населением был интенсивным. Русские из Европейской части СССР характеризуются по сравнению с бурятами несколько иными пропорциями тела, а также сниженным процентом лиц, ощущающих вкус фенилтиокарбамида. В настоящее время вследствие метисации произошло сближение потомков русских

старожилов Сибири, мигрировавших в XVII в., с бурятами по пропорциям тела, повышение числа русских и уменьшение числа бурятов, ощущающих вкус фенилтиокарбамида, среди жителей Баргузинской котловины в Сибири.

Особенности определенного адаптивного типа формируются в эмбриогенезе. Так, различия в пропорциях тела между негроидами и европеоидами вполне заметны к концу внутриутробного периода развития.

Наличие различных адаптивных типов свидетельствует о значительной экологической изменчивости человека, которая послужила, по видимому, одной из предпосылок всесветного расселения людей. На современном этапе эта изменчивость отражает преобладающие направления действия отбора на генофонды человеческих популяций в разных местообитаниях на заре развития человечества.

12.3. АНТРОПОГЕННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ. ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ГОРОДОВ

Отличительная черта антропогенных экосистем состоит в том, что доминирующий экологический фактор в них представлен сообществом людей и продуктами его производственной и общественной деятельности. Благодаря целенаправленной преобразующей активности человека в отношении природы антропогенным экосистемам свойственно преобладание искусственной среды над естественной. Последняя входит в среду обитания людей в очеловеченном виде, приспособленной к нуждам людей, включенной в круг их трудовых, культурных, бытовых интересов. Преобразующая деятельность людей в современных условиях строится, как правило, на основе предварительного планирования, однако предполагаемый ход развития антропогенных экосистем нередко искажается благодаря действию стихийных, неучтенных человеком заранее сил. В результате возникают состояния «экологических стрессов», которые могут в перспективе привести к экологическому кризису.

Важнейшие современные антропогенные экосистемы — города, сельские поселения, транспортные коммуникации — характеризуются определенным сочетанием биоприродных и хозяйственно-культурных условий. Медико-санитарная оценка антропогенных экосистем приводится в курсе гигиены. Рассмотрим в качестве примера такой системы города, в которых наиболее заметны положительные и отрицательные стороны процесса превращения естественных экосистем в антропогенные. Города в истории человечества представляют особую среду обитания с неповторимым, качественно новым сочетанием производственных и социально-бытовых условий. Они возникли всего около 7000 лет назад. К 1950 г. в них проживало 28%, а к 1970 г. 40% населения планеты. В 2000 г., согласно расчетам разных исследователей, ожидается дальнейшее возрастание доли городского населения от 56—62 до 70—90%. В настоящее время более трети горожан проживают в городах с числом жителей не менее 1 млн. В странах с высокой плот-

ностью населения происходит слияние соседних городов, что приводит к образованию мегаполисов — обширных территорий с высоким уровнем урбанизации.

Урбанизация в целом явление прогрессивное. В связи с концентрацией производства, научных и культурных учреждений, учебных заведений она создает благоприятные условия для производственной деятельности и организации быта людей — легче решаются вопросы трудоустройства, образования, снабжения продовольствием, медицинского обслуживания, быта.

Вместе с тем в городах наиболее выражены изменения природной среды. Так, климатические факторы действуют в черте города с иной интенсивностью, чем на территории, его окружающей. Обилие промышленных и бытовых отходов приводит к необычному распределению в почве, водах, растительности городов многих микроэлементов, т. е. к геохимическим аномалиям. Города отличаются высокой плотностью населения, что создает благоприятную обстановку для распространения инфекционных заболеваний.

Благодаря загрязнению воздуха аэрозолями, препятствующему ночному излучению тепла, накоплению тепла каменными зданиями, тепловым выделениям промышленных предприятий и транспорта, средняя годовая, месячная, суточная температура в городах на несколько градусов выше, чем на окружающей территории. В Сан-Франциско, например, температура воздуха на окраинах на 6—7°C ниже, чем в центре. Это типично и для других крупных городов. Нередко в таких городах в летнее время образуются «острова жары», что оказывает резкое отрицательное воздействие на здоровье людей. Так, в июне 1966 г. в США прошла волна высоких температур и в центральных районах многих крупных городов благодаря возникновению «островов жары» при среднесуточной температуре воздуха 35°C фактическая смертность превысила ожидаемую на 27%, при температуре 37,8°C — на 75%, при 40,6°C — на 200%, при 43,3°C — на 546%.

Задымленность воздуха снижает в городах интенсивность ультрафиолетовой радиации зимой на 30%, а летом — на 5%. Длительность солнечного освещения сокращается на 5—15%. Развивается «световой голод», который вызывает авитоминоз D, способствует повышенной утомляемости людей, ухудшению их самочувствия и настроения, снижению сопротивляемости к инфекционным и простудным заболеваниям. При сокращенном световом дне ослабевают антимикробные свойства среды. Так, по сравнению с больными из сельской местности у горожан, больных хроническими формами воспаления легких, в мокроте чаще обнаруживаются стафилококки и стрептококки. К техногенным факторам, достигающим в городах значительных величин, кроме загрязнения среды, относятся шум и вибрация.

Среди социальных факторов наибольшее влияние на здоровье людей имеет высокая плотность (контактность) населения в условиях города. С одной стороны, этот фактор имеет положительное значение для организации производства, а с другой — нередко приводит к перенапряжению нервной системы. Города отличаются в целом все более возрастающим темпом жизни, но наряду с этим образ жизни горожан

становится все менее подвижным. Падение физической активности вызывает детренированность сердечно-сосудистой системы.

Для питания современного городского населения типично повышение калорийности пищи, увеличение в рационе жиров и углеводов, уменьшение потребления растительной пищи и молока. Одновременно сокращается доля продуктов, нерафинированных или не имеющих химических добавок.

Таким образом, город как особая антропогенная экосистема имеет и положительные, и отрицательные стороны. Урбанизированная среда характеризуется повышением уровня жизни, снижением общей заболеваемости, что проявляется в росте такого показателя, как средняя продолжительность жизни. В конце XIX века мужчины в России жили в сельской местности дольше, чем в городе, на 3,4 года, в Пруссии — на 3,9 года, в Великобритании — на 8,8 лет, в США — на 10 лет. В 1926—1927 гг. средняя продолжительность жизни в городах СССР была выше, чем в селах, почти на 1 год. На рубеже 50—60-х годов этот показатель для города и села сравнялся. Вместе с тем на фоне снижения общей заболеваемости в городах повышается частота заболеваний, ранее не имевших широкого распространения. Уровень заболеваемости болезнями органов кровообращения, дыхания, нервной системы среди городского населения выше в 1½—2 раза. Города отличаются более низкими показателями рождаемости. В 1973 г. при сопоставимых показателях смертности прирост составил в городах 5,9, а в сельской местности 8,9 человек на 1000 населения.

12.4. АДАПТАЦИИ ЧЕЛОВЕКА К СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Биологические адаптации рассмотрены выше (см. 7.4.8). Благодаря биосоциальной природе адаптации людей к условиям обитания имеют отчасти биологическую, но главным образом социальную природу. В настоящее время преобладающее значение для освоения человеком новых сред обитания и создания лучших условий жизни в уже освоенных средах имеют социально-гигиенические мероприятия, результатом которых служит совершенствование средств и систем жизнеобеспечения, достижение состояния комфорта в местообитаниях людей. Адаптации создаются по отношению к факторам как природной, так и искусственной среды, поэтому они носят не только экологический (в узком смысле этого термина), но и социально-экономический характер. Так как каждый человек представляет собой индивидуальность, экологические и социально-экономические адаптации дополняются психологическими адаптациями. Индивидуальные и групповые адаптации человека в отличие от биологических адаптаций растений и животных обеспечивают наряду с выживанием и воспроизведением потомства выполнение им социальных функций, важнейшей из которых является общественно полезный высокопроизводительный труд.

Социально-гигиенические мероприятия, направленные на оптимизацию условий жизни и производственной деятельности, включают устройство жилищ и других помещений, конструкцию одежды, организацию питания и водоснабжения, рациональный режим труда и

отдыха, сознательную направленную тренировку организма и многое другое. При этом исходят из принципа «разумного максимума» удобств, при котором поддерживается высокая работоспособность и сохраняется здоровье населения, но в то же время не допускаются изнеживание организма и чрезмерные экономические затраты.

Хотя в основе адаптации человека лежат социально-экономические механизмы, важная роль принадлежит также состоянию естественных приспособительных и защитных механизмов, составляющих биологическое наследство людей. Достаточно демонстративно эта роль выявляется при переходе в местообитания с экстремальными условиями, которые создаются благодаря наличию на заселяемой территории экологического фактора или комбинации факторов, оказывающих на здоровье человека выраженное неблагоприятное действие. Они могут складываться не только в естественных (Арктика, высокогорье), но и в антропогенных (крупные города) местообитаниях. Так, выходцев из зоны умеренного климата, прибывающих на работу в Арктику или Антарктиду, встречают суровый климат, необычные для средних широт атмосферные явления, резко пониженное количество микроорганизмов в почвах и воздухе, жизнь в относительно малочисленных, скученных коллективах. Как правило, такие люди по прибытии в Заполярье длительное время испытывают болезненные состояния и ощущения, усиливающиеся, например, при смене полярных дня и ночи. Они проявляются в повышении артериального давления и учащении пульса, которые сменяются затем понижением давления, иногда до уровня 70/30 мм рт. ст., и урежением пульса. Эти явления, обозначаемые некоторыми исследователями как «метеоневроз», сопровождаются падением работоспособности. Описанная ситуация находит отражение в рекомендациях гигиенистов, ограничивающих продолжительность работы для вновь прибывших в Заполярье. Так, при температуре до -30°C и скорости ветра 4—8 м/с основной состав полярной станции может работать на открытом воздухе полный рабочий день, тогда как вновь прибывшие — не более 1 ч. У полярников количество лейкоцитов в крови обычно снижено до уровня 3000—3500 в 1 мм^3 . В период смены состава зимовщиков при контакте с вновь прибывшими, как правило, наблюдается почти поголовная заболеваемость простудными и кишечными заболеваниями. Выявляются признаки утомления и даже истощения нервной системы — ухудшается оперативная память, снижается надежность работы человека, увеличивается продолжительность скрытого периода двигательных реакций.

По прошествии времени у части людей функциональные показатели возвращаются к нормальному уровню. У других они остаются измененными по сравнению с исходными значениями, наблюдавшимися до приезда в Арктику, однако восстанавливается работоспособность и самочувствие. В таких случаях говорят об **а к к л и м а т и з а ц и и** людей к новым условиям обитания. Для растений и животных, перенесенных в необычную среду обитания, критерием акклиматизации служит их выживание, для людей — восстановление высокого уровня трудоспособности. Изменение физиологических механизмов при акклиматизации нередко имеет сложный характер. Так, у адаптированных к

жизни в холодном климате людей при охлаждении наблюдается изменение кровоснабжения кожных покровов. При этом степень изменения различается в разных частях тела. У акклиматизированных в Заполярье людей, например, на холоде тепловой поток с рук возрастает на 40%, тогда как с груди — на 19%. Таким образом, благодаря поддержанию достаточно высокой температуры сохраняется работоспособность рук.

Длительное существование групп людей на территориях, различающихся преобладающими климатическими, алиментарными и другими факторами, привело к образованию воспроизводящихся в ряду поколений комплексов признаков. Эти комплексы соответствуют экологическим типам людей и обуславливают более высокий уровень приспособленности к проживанию в определенной биогеографической среде за счет биологических механизмов. Такое положение свидетельствует об относительности понятия экстремальности природных условий в тех или иных регионах планеты. Вместе с тем перед человечеством стоит задача глубокого освоения и более плотного заселения малокомфортных территорий — пустынь и полупустынь, высокогорных, полярных, тропических районов, дна океанов и морей, на долю которых приходится 71% поверхности планеты, космоса. Признаки экстремальности приобретают и некоторые антропогенные факторы среды обитания людей. Решение этих задач стоит в связи с социально-экономическим прогрессом человечества.

Раздел IV

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПАРАЗИТИЗМА

Глава 13

ПАРАЗИТИЗМ КАК ФОРМА БИОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ

Качественная особенность живых организмов состоит в непрерывной связи с окружающей средой — живой и неживой природой. Биотические связи (между живыми организмами) характеризуются большой сложностью и разнообразием, но в основе их лежат прежде всего пространственные и пищевые отношения. Такие типы связей объединяют между собой различные компоненты биогеоценозов и антропобиогеоценозов.

13.1. ФОРМЫ БИОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ В ПРИРОДЕ

Различают следующие формы взаимоотношений между особями различных видов: симбиоз, квартирантство, комменсализм, хищничество и паразитизм.

С и м б и о з (от греч. *syn* — вместе, *bios* — жизнь) — обоюдопользное сожительство, при котором оба партнера приносят пользу друг другу. Так, в кишечнике человека живут кишечные бактерии эшерихии, которые питаются его содержимым и в свою очередь способствуют выработке витаминов группы В, а также обладают способностью подавлять активность возбудителей кишечных заболеваний, например брюшного тифа и бактериальной дизентерии.

Следует иметь в виду, что иногда употребляют термин «симбиоз» в широком смысле слова, объединяя этим понятием все формы отношений между организмами. В этом случае взаимовыгодное сожительство или собственно симбиоз обозначают термином «мутуализм».

К в а р т и р а н т с т в о — пространственная форма связи, поскольку оба партнера в этом случае могут быть индифферентны друг к другу или извлекает пользу только один партнер, который использует организм или убежище другого в качестве места обитания. Так, норы грызунов используются другими животными (пауки, москиты, блохи и др.); молодь некоторых морских рыб держится около шупалец медуз и в случае опасности прячется под их зонтом.

К о м м е н с а л и з м (от фран. *commensal* — сотрапезник) — выражается не только в пространственных, но и в пищевых связях. Один из партнеров использует для питания или излишки, или отходы пищи другого, не причиняя ему вреда. В качестве примера можно привести ротовую амёбу, обитающую в ротовой полости человека.

Хищничество — однократное использование добычи хищником, так как используемый организм погибает.

Паразитизм (от греч. parasitos — тунеядец) — представляет собой форму взаимоотношений между организмами различных видов, при которой один организм (паразит) использует другого (хозяина) как **источник** питания и место обитания, причиняя ему вред, но, как правило, не уничтожая его.

Паразитический образ жизни обычно служит специфическим признаком вида, он свойствен всем особям без исключения и закреплен филогенетически.

Формы проявления паразитизма чрезвычайно многообразны. Паразиты могут обитать в различных тканях и органах хозяина, питаться его тканями или переваренной пищей, проводить на теле или в теле хозяина всю свою жизнь или только часть ее, а также быть постоянными паразитами или временными. Даже такое свойство паразитов, как вредоносность, проявляется не всегда, а зависит от вида и состояния паразита и хозяина и окружающей среды. Так, например, мелкая вегетативная форма дизентерийной амебы при определенных условиях не обладает вредоносным действием, а под влиянием провоцирующих факторов приобретает патогенные свойства.

Наиболее близки к паразитизму хищничество и комменсализм, и в ряде случаев бывает трудно провести границу между этими формами биотических связей.

Паразитизм широко распространен в природе. По данным В. А. Догеля, существует 60—65 тыс. видов животных, ведущих паразитический образ жизни, что составляет 6—7% от общего числа всех видов на Земле. Количество паразитических форм в разных типах животного мира неодинаково. Наибольшее количество паразитов установлено в типе простейших, плоских и круглых червей, а также членистоногих.

13.2. ОБЩАЯ И МЕДИЦИНСКАЯ ПАРАЗИТОЛОГИЯ. ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ

Паразитология (от греч. parasitos — тунеядец, logos — учение) — комплексная биологическая наука, изучающая явление паразитизма, биологию и экологию паразитов, а также вызываемые ими заболевания и меры борьбы с паразитами.

Медицинская паразитология изучает паразитов человека, разрабатывает научные основы борьбы с ними, а также методы диагностики, лечения и предупреждения заболеваний, вызываемых или распространяемых паразитами.

Медицинская паразитология подразделяется на 3 раздела: медицинскую протозологию, изучающую паразитов человека из типа простейших; медицинскую гельминтологию, изучающую гельминтов, паразитирующих у человека, из типа плоских и круглых червей; медицинскую арахноэнтомологию, изучающую представителей типа членистоногих (клещей и насекомых), являющихся

переносчиками, природными резервуарами и возбудителями заболевания человека.

Основные задачи медицинской паразитологии следующие:

— изучение особенностей строения паразитов на всех стадиях развития, что необходимо для точного определения вида. Правильное определение видовой принадлежности паразита имеет для врача первостепенное значение, так как помогает установить правильный диагноз, что в свою очередь определяет методы лечения. Так, ленточные черви (свиной и бычий цепень), паразитирующие в кишечнике человека, сходны по строению и циклу развития, но присутствие свиного цепня может вызвать тяжелейшие осложнения, иногда заканчивающиеся смертью больного, в то время, как заболевание, вызываемое бычьим цепнем таких осложнений никогда не дает. Правильное определение вида паразита позволяет своевременно принять соответствующие меры, предотвращающие тяжелые последствия;

— изучение систематики объектов паразитологии, их принадлежность к той или иной систематической группе для последующего определения вида;

— изучение особенностей циклов развития (экологии) паразитов и переносчиков позволяет установить пути циркуляции паразитов в природе и способы попадания в организм человека, а также определить наиболее «слабое» звено цикла для последующего воздействия на него в целях профилактики заболеваний и уничтожения паразита;

— изучение взаимоотношений в системе паразит — хозяин;

— разработка научных основ диагностики и лечения паразитарных заболеваний на основании знания вредоносного действия паразитов, а также методов профилактики и борьбы с паразитами и переносчиками;

— решение перечисленных задач определяет основную задачу медицинской паразитологии — создание системы, обеспечивающей профилактику и ликвидацию паразитарных заболеваний.

Медицинская паразитология неразрывно связана как с дисциплинами клинического, так и санитарно-гигиенического профиля, особенно эпидемиологией.

Паразиты, как уже отмечалось, могут поражать любой орган человека, поэтому врачу любой специальности в той или иной мере приходится иметь дело с паразитарными заболеваниями (рис. 171).

К врачам-терапевтам обращаются больные с поражением кишечника и желчных путей (жгутиконосец лямблия), печени (трематоды, эхинококк и альвеококк), легких (легочный сосальщик), а также страдающие висцеральным лейшманиозом, малярией, кишечными гельминтозами и их последствиями в виде интоксикации, злокачественным малокровием (анкилостоматоз, дифиллоботриоз и др.).

Врачи-хирурги осуществляют оперативное лечение целого ряда паразитарных заболеваний: эхинококкоза и альвеококкоза печени и легких, кишечной непроходимости, вызванной аскаридами, закупорки желчного протока аскаридами или сосальщиками, дракункулеза и т. д.

Наиболее часто с паразитарными заболеваниями приходится иметь дело педиатрам, поскольку дети в связи с недостаточно сформированной иммунологической системой чаще страдают этими заболеваниями-

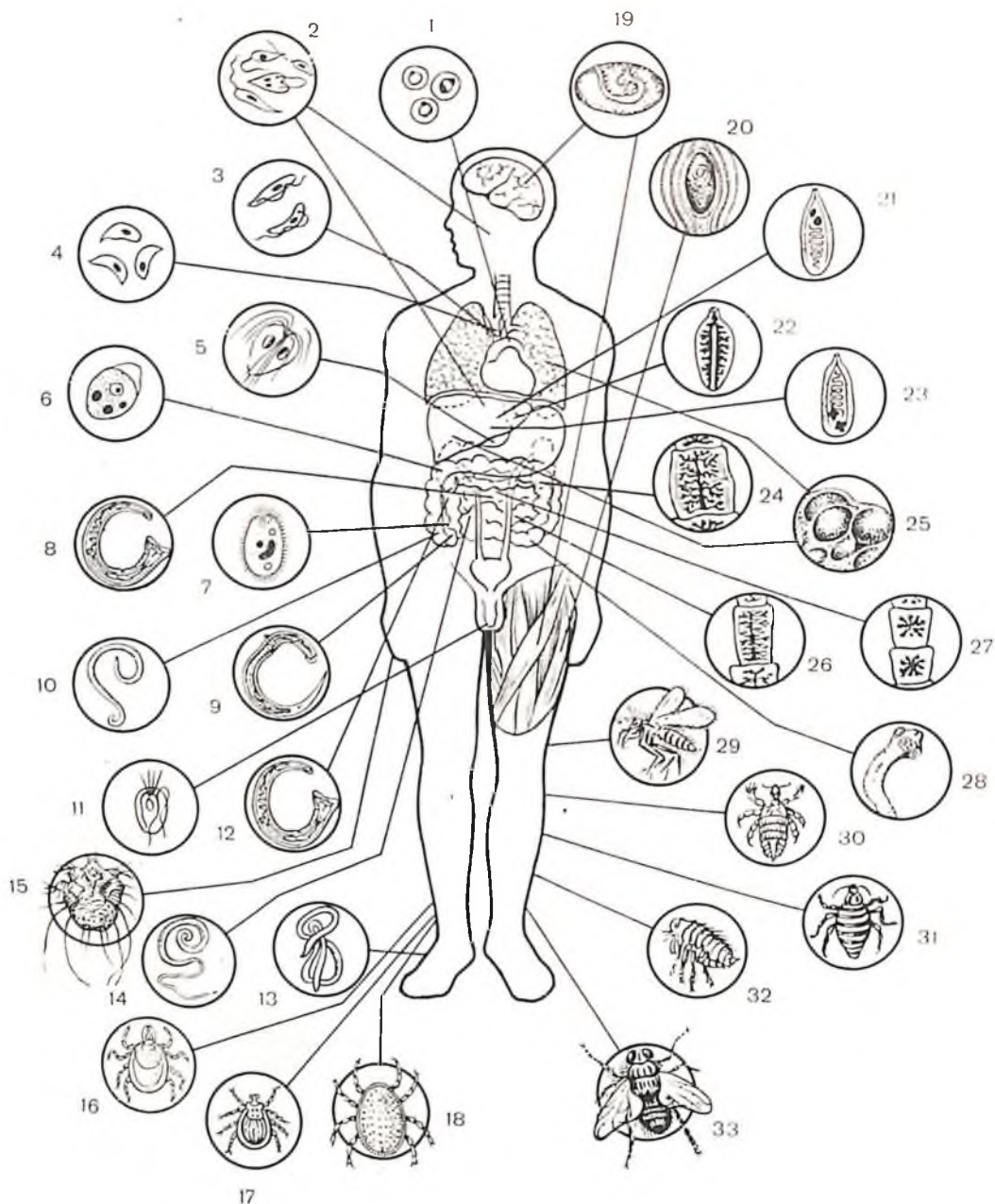


Рис. 171. Локализация паразитов человека.

1 — малярийный плазмодий и комар анофелес; 2 — лейшмани; 3 — трипаносома; 4 — токсоплазма; 5 — лямблия; 6 — дизентерийная амеба; 7 — балантидий; 8 — некатор; 9 — острица; 10 — аскарида; 11 — трихомонада; 12 — кривоголовка; 13 — риншта; 14 — власоглав; 15 — чесоточный зудень; 16 — иксодовый клещ; 17 — клещ дерматентор; 18 — поселковый клещ; 19 — финна вооруженного цепня; 20 — трихиня; 21 — ланцетовидный сосальщик; 22 — печеночный сосальщик; 23 — кошачий сосальщик; 24 — вооруженный цепень; 25 — эхинококк (финна); 26 — невооруженный цепень; 27 — лентец широкий; 28 — карликовый цепень; 29 — комар; 30 — вошь; 31 — клоп постельный; 32 — блоха; 33 — муха жигалка.

ми. Присутствие паразитов в ряде случаев вызывает тяжелые нарушения. Так, паразитирование анкилостомид служит причиной не только физического, но и умственного недоразвития детей.

Нейрохирурги оперативным путем удаляют финны свиного цепня или эхинококка, поражающие мозг.

Недооценка лечащим врачом сопутствующих паразитарных болезней снижает эффективность лечения и может затягивать его на длительные сроки (см. 13.4.5.). Так, при операциях на кишечнике послеоперационные осложнения в определенном проценте случаев вызваны нарушениями целостности кишечного шва аскаридами, поскольку в результате хирургического вмешательства нарушается химизм кишечника, что вызывает активные перемещения паразитов.

Следовательно, каждый врач обязан помнить о возможности паразитарных заболеваний, сопутствующих основному заболеванию человека.

Многие паразитарные заболевания распространены повсеместно (аскаридоз), зараженность в очагах может составлять 70—90% (описторхоз), в связи с чем некоторые инвазионные заболевания становятся серьезным социальным фактором. К сожалению, стойкий иммунитет ко многим паразитарным заболеваниям отсутствует и возможны многократные повторные заражения.

Знание морфологии и цикла развития паразита составляет основу, необходимую для изучения будущими врачами на последующих курсах симптомов заболевания, вызванного паразитом, установления клинического диагноза и способов лечения данной патологии.

Врачам санитарно-гигиенического профиля материал медицинской паразитологии необходим для обоснования и осуществления профилактических мероприятий.

Очерк по истории паразитологии. В самостоятельную дисциплину паразитология оформилась во второй половине XIX века. В этот период была экспериментально установлена роль комаров в переносе возбудителей малярии, обнаружены возбудители балантидиаза, лейшманиозов, лямблиоза, амебиаза (у человека), пироплазмоза и кокцидиоза (у млекопитающих и птиц). К тому времени были расшифрованы жизненные циклы некоторых патогенных гельминтов.

Весомый вклад в развитие паразитологии внесли русские ученые. А. Д. Федченко впервые описал жизненный цикл ришты (*Dracunculus medinensis*); И. А. Порчинский опубликовал подробные данные о слепнях, комарах, оводах, мухах, Н. А. Холодковский — о вшах. Изучению комаров были посвящены работы В. В. Фавра, Н. М. Кулагина, Г. А. Кожевникова.

При советской власти паразитология вступила в новый этап своего развития. Мероприятия по профилактике и борьбе с паразитарными заболеваниями стали проводиться на строго научной основе.

Руководитель школы советских гельминтологов Герой Социалистического Труда лауреат Ленинской и Государственной премий академик К. И. Скрябин (1879—1972) организовал первый в мире институт гельминтологии, которому еще при жизни выдающегося ученого было присвоено его имя (Всесоюзный институт гельминтологии им. акад.



К. И. Скрябин (1878—1972)



Е. Н. Павловский (1884—1965)

К. И. Скрябина), а также Лабораторию гельминтологии АН СССР, являющуюся основным теоретическим центром общей гельминтологии. Значительное место в исследованиях школы К. И. Скрябина занимали практические мероприятия по борьбе с гельминтозами. Им и его многочисленными учениками были разработаны методы диагностики гельминтозов, изучены их клиника и терапия. По предложению К. И. Скрябина, комплекс мероприятий, направленных на лечение больного тем или другим гельминтозом, а также очищение внешней среды от инвазивного материала получил название дегельминтизации. К. И. Скрябиным было сформулировано учение о девастации — комплексе мероприятий, направленных на полное уничтожение некоторых видов гельминтов, а также создание условий, при которых эти виды не смогли бы возникнуть вновь. Девастация подразумевает уничтожение гельминта как зоологического вида.

Большое значение для развития паразитологии имеют труды акад. Е. Н. Павловского (1884—1965), под руководством которого успешно разрабатывалось арахноэнтомологическое направление. Им была обоснована теория об организме хозяина как среде обитания паразита и теория паразитоценозов. Последняя успешно разрабатывается и углубляется в настоящее время акад. А. П. Маркевичем. Итогом изучения переносчиков, их хозяев и путей циркуляции возбудителей в природе стало учение Е. Н. Павловского о природной очаговости трансмиссивных болезней.

Экологическая паразитология, изучающая зависимость фауны паразитов от биологического цикла и специфики физиологии их хозяев, а также от факторов окружающей среды в нашей стране развивалась под руководством лауреата Ленинской премии члена-корреспондента АН СССР проф. В. А. Догеля (1882—1955).

За сравнительно короткий срок обширная территория нашей страны стала одной из наиболее полно изученных в паразитологическом отношении. Достижения в области паразитологии нашли широкое применение в медицинской практике.

13.3. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ПАРАЗИТОЛОГИИ

13.3.1. Экологические основы классификации паразитизма

Формы паразитизма в природе чрезвычайно разнообразны. Паразиты подразделяются на истинных и ложных, временных и постоянных.

Истинные паразиты связаны с хозяином на значительном протяжении (большем или меньшем) жизни. Паразитический образ жизни в данном случае обусловлен филогенетически и служит специфическим признаком вида.

Ложный паразитизм состоит в том, что отдельные особи свободно живущего вида случайно попадают в организм особи другого вида, где сохраняют некоторое время жизнеспособность и вызывают нарушения нормальной жизнедеятельности хозяина. Примером может служить попадание личинок комнатной мухи или падальных мух в кишечник человека.

Не всегда удается четко разграничить истинный и ложный паразитизм. Например, у таких паразитов, как комары и москиты, кровью питаются только самки и только в определенные периоды своей жизни, в то время как самцы ведут свободный образ жизни.

Временные паразиты (в основном кровососущие членистоногие) только часть своей жизни находятся в непосредственном контакте с хозяином, как правило, в процессе питания. Длительность сроков питания и степень связи с хозяином варьирует.

Постоянные паразиты подразделяются на относительно постоянных и безусловно постоянных. Первые проводят на хозяине только одну из фаз своего жизненного цикла (личиночную или имагинальную), а в течение остальной части цикла ведут свободный образ жизни.

Безусловно постоянные паразиты проводят всю жизнь на теле хозяина или внутри его и не могут существовать во внешней среде. Постоянные паразиты могут быть связаны только с одним хозяином (вши) или переходить от хозяина одного вида к хозяину другого вида. В последнем случае передача паразита происходит непосредственно от одного хозяина к другому без выхода во внешнюю среду. Так, малярийный плазмодий передается от человека к комару при сосании последним крови больного. Личинки трихинеллы, живущие в мышцах, передаются непосредственно от свиньи к человеку.

Резкую границу между постоянным и временным паразитом также трудно провести.

В зависимости от локализации паразитов в организме хозяина различают паразитов наружных и внутренних.

Эктопаразиты (наружные) обитают на внешних покровах

хозяина (кожа, волосы). К ним относятся кровососущие насекомые и клещи.

Э н д о п а р а з и т ы (внутренние) паразитируют во внутренних органах, тканях, клетках, целомической полости хозяина и практически могут поражать любой орган. Известны паразиты кишечника (ленточные и круглые черви, простейшие), паразиты печени (сосальщики), паразиты легких (легочный сосальщик), мочеполовой системы (шистозомы, простейшие) и т. д. В большинстве случаев локализация тех или иных видов паразитов строго определена.

В то же время многие паразиты могут паразитировать в разных органах хозяина. Например, возбудитель висцерального лейшманиоза живет в печени, селезенке, костном мозгу и лимфатических узлах. Личинки свиного цепня могут развиваться в мышцах, глазах, мозгу.

Один и тот же паразит может на разных стадиях развития поражать различные органы. Так, малярийный плазмодий сначала развивается в печени, а затем в эритроцитах человека.

13.3.2. Понятие о хозяине

Хозяева паразитов подразделяются на промежуточных, окончательных, резервуарных.

Хозяином паразита называют живой организм, используемый паразитом как источник питания и место обитания. Ряд паразитических форм в разные периоды жизненного цикла переходят от хозяина одного вида к другому. Это явление получило название смены хозяина. Например, личиночные формы бычьего цепня развиваются в организме крупного рогатого скота, а половозрелые формы только у человека. В соответствии с этим различают промежуточных и основных или окончательных хозяев.

О к о н ч а т е л ь н ы м (основным или дефинитивным) хозяином называют организм, в котором паразит находится в половозрелой форме или размножается половым путем.

П р о м е ж у т о ч н ы м хозяином называют организм, в котором паразит находится в личиночной стадии или размножается бесполом путем. Выделяют также категорию **р е з е р в у а р н ы х** хозяев. В них паразит сохраняет жизнеспособность, происходит его накопление, что повышает выживаемость вида, но дальнейшее развитие его не происходит.

13.3.3. Происхождение паразитизма

«Явление паразитизма имеет многообразное происхождение. Даже один и тот же вид паразитизма, например, эктопаразитизм, у разных животных мог возникнуть разными путями» (В. А. Догель).

Наиболее изучен переход свободноживущих форм к эктопаразитизму. Большинство эктопаразитов перешло к паразитизму от хищничества путем постепенного удлинения сроков питания и контакта с хозяином. В процессе эволюции можно проследить увеличение продолжительности сроков питания. Самки москита питаются меньше

минуты, личинка иксодовых клещей — 5—8 дней, а половозрелые формы — от 5 до 14 дней, блохи проводят на хозяине большую часть своей жизни, вши — всю жизнь.

Второй путь перехода к паразитизму можно проследить на примере птичьих клещей-пухоедов. В этом случае паразитизм возникает на основе комменсализма. Вероятно, предки клещей-пухоедов были комменсалами птиц, обитавшими в гнезде, где они питались органическими остатками, скапливающимися на дне гнезда. Постепенно клещи стали переходить с подстилки на хозяев гнезда и питаться ороговевшими придатками кожи и в конечном счете превратились в эктопаразитов.

Объяснить превращение свободноживущих форм в эндопаразитов значительно труднее.

В отдельных случаях эндопаразитизм происходит из эктопаразитизма. Например, пухоед пеликана с перьев перешел в подклювный мешок, где стал питаться кровью. Филогенетическая связь с эктопаразитизмом прослеживается в том, что яйца пухоеды откладывают на перья.

В ряде случаев возможно происхождение эндопаразитизма, например, кишечного паразитизма, из комменсализма. Кишечная среда выгодна для обитания многих форм, поскольку она богата пищевыми веществами. Среди комменсалов есть группа так называемых пищеразхитителей. Они используют не отходы пищи, а известную долю рациона хозяина, потребляя пищу, подготовленную им для усвоения, и, таким образом, причиняют ему косвенный ущерб. С увеличением количества потребляемой пищи, например за счет увеличения поверхности тела у ленточных, комменсальная форма начинает приносить прямой вред и переходит в паразитическую.

Однако основная масса случаев внутреннего паразитизма, особенно кишечного, согласно В. А. Догелю, представляет собой первичное явление, возникшее благодаря случайному заносу в пищеварительную систему яиц или покоящихся стадий различных свободно живущих организмов.

13.3.4. Взаимоотношения в системе паразит — хозяин на уровне особей

Паразит и хозяин составляют взаимосвязанные элементы единой биологической системы «паразит—хозяин», обитающие в конкретных условиях среды.

Для конкретизации их взаимодействия рассмотрим отдельно действия паразита на хозяина, хозяина на паразита и воздействие среды на обоих партнеров.

Паразит обычно оказывает вредоносное действие на хозяина, вызывая заболевание. Такое свойство паразита обозначают как **патогенность** (от греч. pathos — страдание, genesis — развитие). В противоположность этому формы, не обладающие способностью вызывать заболевание, называются **непатогенными**.

Действие паразита на хозяина. Воздействие паразита на хозяина разнообразно. Механическое воздействие проявляется в виде поврежде-

ний тканей, наносимых органами прикрепления (крючья, присасывательные щели, присоски) или частями ротового аппарата паразита.

Ряд крупных кишечных паразитов (широкий лентец, аскарида и др.) могут вызвать закупорку просвета и даже разрыв кишечника. Желчные протоки печени нередко закупориваются печеночными сосальщиками.

Наряду с половозрелыми особями механические повреждения могут причинять личиночные формы, проникая через неповрежденную кожу (личинки кровяных сосальщиков).

Яйца кровяных сосальщиков, имеющие своеобразный шип, проходя через стенки сосудов и слизистую оболочку мочевого пузыря или стенку кишечника, сильно их травмируют. Скопление яиц паразитов в печени, занесенных током крови, вызывает цирроз печени.

Токсическое действие оказывают продукты жизнедеятельности паразита. Например, выход продуктов диссимилиации малярийных плазмодиев из эритроцитов в плазму вызывает лихорадочные приступы у больного. С помощью многочисленных экспериментов доказано, что полостная жидкость и экстракты тканей аскариды и других червей обладают высокой токсичностью. При введении в вену собаки полостной жидкости человеческой или лошадиной аскариды, наблюдается снижение кровяного давления, одышка, торможение свертывания крови, что в конечном итоге вызывает смерть животного.

Токсическое действие гельминтов проявляется у больного в потере аппетита, уменьшении массы тела, малокровии, повышенной утомляемости, бессоннице, тошноте, рвоте, снижении работоспособности, поносе и т. д. Токсические продукты жизнедеятельности анкилостом вызывают у детей задержку не только физического, но и умственного развития.

П и т а н и е п а р а з и т о в происходит за счет хозяина. Паразиты поглощают тканевую жидкость, ткани, кровь, а также переваренную пищу. Особенно много пищи поглощают кишечные гельминты, в частности ленточные черви, имеющие в длину несколько метров. Развивающийся бычий цепень увеличивается за месяц в длину на несколько метров, а в день на 7—10 см. Для осуществления таких темпов роста гельминту необходимо большое количество пищи, что может вызвать резкое истощение больного.

При паразитировании анкилостом, питающихся кровью, развивается тяжелое малокровие. Широкий лентец поглощает большое количество витамина B_{12} , что приводит к злокачественному малокровию.

Патогенное действие некоторых гельминтов связано с м и г р а ц и е й (передвижением) личиночных форм по организму хозяина. В процессе миграции личинки разрушают ткани, вызывают воспалительные процессы, способствуют проникновению инфекции, оказывают токсическое действие.

Личинка аскариды пробуравливает стенку кишечника, попадает в ток крови и последовательно проходит в печень, правое сердце, легкие, бронхи, трахею, глотку, откуда заглатывается в кишечник. При интенсивном заражении в печени возникают множественные кровоизли-

яния и некрозы, развиваются соединительнотканые прослойки, в легких наблюдается очаговая пневмония.

Распространение возбудителей инфекционных и инвазионных заболеваний осуществляется кровососущими эктопаразитами (вши, блохи, клещи). Исключительно важное значение для медицины имеет распространение возбудителей заболеваний человека, имеющих массовый характер, или эпидемических.

Как правило, паразит одновременно действует на хозяина различными путями, но обычно не вызывает смерти хозяина, поскольку гибель хозяина означает и гибель паразита. В процессе эволюции системы паразит — хозяин вырабатываются взаимные приспособления, обеспечивающие относительную устойчивость этой системы.

Действие хозяина на паразита. Организм хозяина также оказывает влияние на паразита, направленное на подавление его жизнедеятельности или уничтожение.

Ответные реакции хозяина можно разделить на клеточные, тканевые (местные), гуморальные (общие).

Клеточная реакция проявляется, например, в увеличении размеров клетки. Например, эритроциты, пораженные малярийным плазмодием, заметно крупнее «здоровых».

Тканевая реакция проявляется в образовании вокруг покоящейся стадии паразита соединительнотканной капсулы, которая в той или иной мере изолирует паразита от окружающих тканей.

Гуморальные реакции являются иммунологическими и заключаются в выработке защитных специфических антител в ответ на поступление антигенов, вырабатываемых паразитом.

Механизмы и формы иммунитета при паразитарных заболеваниях в принципе не отличаются от иммунитета при бактериальных и вирусных инфекциях. При заражении многими простейшими (лейшмани, трипаномы) развивается стойкая невосприимчивость, другие протозойные заболевания (амебиаз, трихомонадоз) не дают длительного приобретенного иммунитета.

Иммунитет при гельминтозах изучен недостаточно. Установлено, что наряду со сходством защитных реакций имеется ряд особенностей, связанных со спецификой строения и биологией гельминтов.

Основное отличие состоит в кратковременности иммунологических реакций и слабой степени напряженности иммунитета, хотя в случаях трихинеллеза и шистозоматоза наблюдается стойкий иммунитет. Относительный характер иммунитета объясняют отсутствием размножения гельминтов в организме хозяина, крупными размерами и сложным строением их, что препятствует тесному контакту паразита с клетками тканей хозяина. Затрудняет выработку иммунитета и смена стадий паразита (яйцо, личинка, половозрелая форма), поскольку антигены каждой стадии специфичны. Наиболее интенсивный иммунитет развивается во время присутствия личиночных стадий, поскольку личинка имеет более тесный контакт с тканями хозяина и выделяет антигены большей активности.

За счет относительного иммунитета в очаге снижается как интенсивность (число паразитов у местного населения в среднем ниже,

чем у приезжих), так и экстенсивность (процент зараженности местного населения ниже, чем среди приезжих) заражений. Имеются данные, что в очагах аскаридоза до 25% заражений прерывается в ранней фазе, сразу после окончания миграции паразитов, т. е. половозрелые формы не образуются.

Таким образом, иммунитет при гельминтозах вырабатывается, но не обеспечивает полной невосприимчивости к повторным заражениям, а лишь снижает продолжительность жизни паразитов и их плодовитость. Отсутствие стойкого иммунитета означает возможность многократных повторных заражений, что обуславливает особенности профилактических мероприятий.

Вопрос искусственной иммунизации людей против гельминтов пока не разработан, хотя в эксперименте получены данные о возможности создания такого иммунитета.

Влияние внешней среды на систему паразит — хозяин на уровне особей. Взаимодействие паразита и хозяина происходит в конкретных условиях среды. Организм хозяина служит внешней средой для паразита. На хозяина, в свою очередь, влияет окружающая его среда, которая опосредованно оказывает влияние и на паразита. Для человека внешняя среда включает в себя как природные, так и социальные факторы. Известно, что неблагоприятные изменения физиологического состояния — охлаждение, перегревание, перенесенные заболевания, голодание, переутомление, психические травмы, — возникающие под влиянием окружающей среды, способствуют активизации паразитов. Так, непатогенная комменсальная форма дизентерийной амебы при перечисленных условиях превращается в патогенную, вызывающую тяжелое заболевание — амебиаз. Как показали наблюдения, переход амеб в патогенную форму часто наблюдается у раненых, поэтому в военное время численность больных амeбиазом резко увеличивается. Переход непатогенных форм амебы в патогенные идет также гораздо интенсивнее в районах с жарким климатом, чем в районах с умеренным климатом.

Таким образом, конечный результат взаимодействия паразита и хозяина зависит от следующих факторов: видовых особенностей паразита и хозяина; индивидуальных качеств данной пары партнеров; конкретных особенностей среды обитания паразита и хозяина на фоне их филогенетического развития.

13.3.5. Паразитоценоз

В организме хозяина одновременно могут присутствовать паразиты разных видов. Они вступают во взаимодействие друг с другом, вследствие чего различные комбинации видового состава паразитов могут как усиливать, так и ослаблять совместное отрицательное воздействие.

Совокупность паразитов, населяющих организм хозяина или его отдельные органы, получила название п а р а з и т о ц е н о з.

Мысль о том, что паразиты разных видов находятся во взаимодействии, была впервые высказана Е. Н. Павловским и затем подтвержде-

на многочисленными исследованиями его сотрудников. Им же предложен термин «паразитоценоз». Наиболее изучены связи в паразитоценозах кишечника, в частности между гельминтами и простейшими. По имеющимся данным, у лиц, зараженных аскаридозом и анкилостомидозами, процент сопутствующего заражения лямблиями в 2—4 раза ниже, чем у людей, не зараженных этими видами гельминтов. В отношении ленточных червей получены противоположные результаты — при наличии карликового цепня и широкого лентеца зараженность лямблиозом в 2—3 раза выше, чем у людей, не страдающих гельминтозами.

Установлена взаимосвязь между простейшими, гельминтами и бактериями кишечника.

Известно, что бактериальная дизентерия у больных, страдающих аскаридозом и другими гельминтозами, протекает более тяжело и плохо поддается лечению. Поэтому у детей, больных дизентерией, положено проводить обследование на гельминтозы с последующей дегельминтизацией.

У инвазированных кишечными гельминтами больных тяжелее протекает туберкулез, болезнь Боткина, брюшной тиф и другие инфекционные болезни.

Знание взаимосвязей внутри паразитоценозов и их характера очень важно для врача, так как позволяет ему повысить эффективность лечения.

Дальнейшие исследования внутривидовых и межвидовых соотношений между компонентами различных паразитоценозов следует считать актуальной задачей современной эволюционной и экологической паразитологии. В настоящее время паразитоценология в нашей стране выделилась в самостоятельную науку, которая успешно развивается.

13.3.6. Морфофизиологические адаптации к паразитическому образу жизни

Переход к паразитическому образу жизни сопровождается появлением ряда приспособлений паразита к новым условиям существования.

Как правило, у паразитов развиваются органы прикрепления или фиксации, так как большинство паразитов, выйдя из организма хозяина, не может попасть к другому хозяину и погибает. Примером органов фиксации могут служить коготки вшей, присоски гельминтов, ротовой аппарат клещей и т. д.

У кровососущих характерно увеличение вместимости пищеварительной системы за счет появления слепых выростов кишечной трубки (пиявка, клещи). Кишечные паразиты обладают антиферментными свойствами, защищающими их от переваривания в кишечнике. Наконец, для паразитов характерна высокая плодовитость, поскольку в процессе цикла развития огромное количество личиночных форм погибает, не достигая половой зрелости. Как компенсация гибели личиночных форм у паразитов наблюдается мощное развитие половой системы и образование огромного количества половых продуктов.

У сосальщиков, кроме того, гибель зародышей компенсируется размножением личиночных стадий путем партеногенеза. В результате из одного яйца может образоваться множество инвазионных стадий. Развитие одних органов сочетается у паразитов с исчезновением других, не играющих существенной роли в новых условиях существования. Так, постоянство внутренней среды обитания приводит к редукции органов чувств (глаза и др.), исчезновению органов передвижения, у ленточных червей отсутствует пищеварительная система.

Г л а в а 14

ПУТИ ЦИРКУЛЯЦИИ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ЗАБОЛЕВАНИЙ В ПРИРОДЕ

Для сохранения вида экто- и эндопаразиты в процессе размножения покидают организм хозяина и переходят во внешнюю среду или в организм другого хозяина.

Круг возможных хозяев и механизм передачи паразита от одного хозяина к другому или от хозяина во внешнюю среду и снова к хозяину определяют пути циркуляции паразитов и вызываемые ими заболевания.

14.1. РЕЗЕРВУАРЫ И ПЕРЕНОСЧИКИ

Источником возбудителей болезней может быть человек или животное, в организме которого паразит обитает, размножается, а затем передается новым хозяевам.

Организм, в котором возбудитель сохраняется длительное время, называется резервуаром. Для возбудителей одних заболеваний резервуаром служит человек (малярия, эпидемический сыпной и возвратный вшивый тиф и др.), для других — животные. Диких животных называют природным резервуаром. Например, грызуны служат природным резервуаром лейшманиоза, чумы, туляремии. Некоторые виды клещей могут длительное время (до 20 лет) хранить возбудителей возвратного клещевого тифа, клещевого энцефалита, туляремии.

Кроме резервуаров, для циркуляции многих возбудителей необходимы переносчики, роль которых выполняют кровососущие членистоногие (насекомые и клещи). В результате активных перемещений переносчиков возбудители заболеваний могут распространяться на значительные расстояния.

Различают специфических и механических переносчиков. Специфическими переносчиками называют тех членистоногих, в организме которых возбудитель проходит цикл развития. Поскольку между возбудителями и переносчиками существует биологическая связь, то обычно выполнять роль последнего могут только организмы одного вида или рода (малярийный плазмодий — малярийный комар.

Механическими переносчиками называют члени-

стоногих, в организме которых возбудитель не проходит цикла развития, а лишь перемещается с помощью их в пространстве. Так, на наружных покровах, лапках, а также в кишечнике комнатной мухи могут находиться возбудители различных заболеваний. Механическими переносчиками одного и того же возбудителя могут быть членистоногие различных видов (комнатная муха, таракан, домовая муха).

Некоторые переносчики могут быть и природным резервуаром. Например, аргасовые клещи могут сохранять возбудителей возвратного тифа в своем организме до 20 лет. Блоха может при температуре 37°C сохранять возбудителей чумы до 27 дней, а при температуре 0—5°C — 358 дней.

В процесс циркуляции возбудителей заболеваний могут вовлекаться животные многих видов, связанные между собой биоценоотическими связями.

14.2. ТРАНСОВАРИАЛЬНАЯ ПЕРЕДАЧА ВОЗБУДИТЕЛЕЙ

Исключительно важную роль в удлинении сроков хранения возбудителей заболеваний переносчиками играет механизм трансвариальной передачи, т. е. передача возбудителей через яйцевые клетки от одного поколения к другому. Циркулируя в организме переносчика, возбудитель может попадать в различные ткани и органы, в том числе в его яичник и в яйцеклетки. При оплодотворении такой яйцеклетки происходит нормальное развитие, но все стадии его сохраняют в себе возбудителя, а развившаяся самка в свою очередь будет передавать его последующим поколениям. В лаборатории Е. Н. Павловского была в свое время прослежена трансвариальная передача аргасовыми клещами возбудителей возвратного тифа трем последующим поколениям, теперь обнаружена передача риккетсий иксодовыми клещами двенадцати поколениям. В настоящее время обнаружена трансвариальная передача возбудителей двум поколениям у москитов.

14.3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ КЛАССИФИКАЦИИ БОЛЕЗНЕЙ

14.3.1. Инвазионные и инфекционные болезни

Болезни человека и животных классифицируют прежде всего по причинам, их вызывающим. Различают инфекционные и инвазионные (паразитарные) заболевания.

И н ф е к ц и о н н ы е заболевания вызываются различными микроорганизмами — бактериями, спирохетами, вирусами, грибами.

И н в а з и о н н ы е или паразитарные болезни вызываются патогенными простейшими (протозоозы), гельминтами (гельминтозы), насекомыми (энтомозы).

Название паразитарных болезней образуется из корней родового названия паразита и суффикса «аз», «оз», «ез». Например, заболевание, вызываемое лейшманиями, — лейшманиоз, трематодами — трематодоз, дизентерийной амобой — амебиаз и т. д.

Кроме того, болезни классифицируют по способу передачи болезнетворного начала. Так, различают *пищевые* — паразитарные болезни, возбудители которых попадают в организм хозяина через рот вместе с пищей, водой или через грязные руки (дизентерия, гельминтозы, брюшной тиф), и *контактные* — возбудители проникают через неповрежденную кожу или слизистые при соприкосновении с зараженными предметами, почвой или водой. Проникать таким путем из почвы могут личинки нематод (анкилостомы). Чесоточный зудень переходит к здоровому человеку через рукопожатие с больным и т. д.

14.3.2. Трансмиссивные болезни

Возбудители трансмиссивных заболеваний передаются посредством переносчиков. К ним относятся как паразитарные, так и инфекционные болезни. Различают облигатно-трансмиссивные и факультативно-трансмиссивные заболевания.

Облигатно-трансмиссивные болезни передаются от одного хозяина к другому только через переносчика. Например, малярией или сыпным тифом человек может заразиться только через укус насекомого, так как возбудитель должен попасть в кровь.

Факультативно-трансмиссивные болезни могут передаваться как через переносчика, так и без него другими путями, т. е. участие переносчика не обязательно. Примером таких заболеваний могут служить туляремия и чума. Возбудители туляремии могут передаваться от зараженных животных к человеку как с помощью кровососущих членистоногих, так и через загрязненные фекалиями пищевые продукты и воду. Чума может передаваться человеку от грызунов через укус блох, а также контактным путем при снятии шкур с больных животных, при соприкосновении с больным человеком.

Специфические связи между возбудителем и хозяином позволяют выделить следующие группы трансмиссивных заболеваний:

— **зоонозы** — болезни, свойственные только животным (малярия птиц);

— **антропозоонозы** — болезни, возбудители которых могут поражать как животных, так и человека. В этом случае переносчик может передавать возбудителя от животных к человеку и обратно (таежный энцефалит, лейшманиоз, чума);

— **антропонозы** — болезни, которые свойственны только человеку (трихомонадоз, амебиаз).

Таким образом, переносчикам принадлежит исключительно важная роль в распространении многих, иногда принимающих массовый характер, эпидемических заболеваний.

14.3.3. Природноочаговые заболевания

Основоположником учения о природной очаговости заболеваний является Е. Н. Павловский. На основании экспедиционных, полевых, лабораторных и экспериментальных работ в 1939 г. им была выделена новая категория заболеваний — заболевания с природной очаговостью.

Заболевания этой группы имеют ряд характерных особенностей: 1) циркулируют в природе независимо от человека; 2) резервуаром служат дикие животные, составляющие с возбудителями и переносчиками биоценотический комплекс; 3) распространены не повсеместно, а на ограниченной территории большей или меньшей протяженности, с определенным географическим ландшафтом, что связано с ареалом распространения компонентов биоценоза.

Примером заболевания с природной очаговостью служит таежный весенне-летний энцефалит. Дикие животные (бурундук, белка, заяц, еж, птицы), зараженные вирусом энцефалита, обитают в тайге и составляют природный резервуар. Иксодовые клещи, паразитирующие на животных, передают вирус энцефалита от одного животного к другому, благодаря чему в природе возбудители циркулируют в течение многих лет независимо от человека. Животные-резервуары, переносчики и возбудители заболевания имеют свой видовой ареал распространения, поэтому энцефалит встречается только на определенной территории и не встречается за ее пределами. Территорию, на которой обитают дикие животные, служащие резервуаром возбудителя и существование которых не связано с деятельностью человека, а также переносчики, называют природным очагом заболевания.

Таким образом, условиями возникновения и существования очага служит присутствие возбудителя, восприимчивого к возбудителю животного-резервуара, переносчика и соответствующих природных (климатических, ландшафтных) условий, обеспечивающих существование компонентов данного биоценоза. Так, природный очаг таежного энцефалита представляет собой участок неосвоенной тайги с соответствующими обитателями. Природный очаг лейшманиоза — это часть территории полупустыни или пустыни, населенная песчанками, зараженными лейшманиями, и москитами, обитающими в их норах.

Существующий природный очаг потенциально опасен для человека. Если человек оказывается на его территории (геологическая разведка, охота, экспедиция, лесоразработки и т. д.), то ему может быть передан возбудитель антропозонозов и человек заболевает.

Зараженность животных-резервуаров и переносчиков на территории очага может быть весьма значительной. Оказалось, что зараженность песчанок в очагах лейшманиозов достигает 60%, а москитов в норах 3—6%, крысы заражены спирохетами возвратного тифа более чем в 20% случаев.

Важную роль в длительности существования очагов играет упомянутая выше способность переносчиков (клещей, насекомых) к трансвариальной передаче возбудителей заболеваний. Наряду с биотическими факторами в существовании очага определяющую роль, как уже отмечалось, играют климато-географические природные условия. Так, развитие и размножение вируса японского энцефалита в комарах возможно при температуре не ниже 21—22°C. Поэтому природные очаги энцефалита встречаются только в районах с теплым климатом, хотя ареалы комаров гораздо шире.

Иногда один и тот же ландшафт может включать очаги различных

заболеваний. Например, норы грызунов полупустынь и пустынь могут быть очагами лейшманиоза, клещевого возвратного тифа и чумы.

Первоначально природная очаговость была установлена по отношению только к трансмиссивным заболеваниям, таким, как таежный весенне-летний энцефалит, клещевой возвратный тиф, лейшманиоз и др. Позднее выяснилось, что природно-очаговый характер имеют заболевания, распространяемые без участия переносчика, — нетрансмиссивные, в том числе гельминтозы, такие, как описторхоз, парагонимоз, дифиллоботриоз и др. В природных очагах нетрансмиссивных заболеваний (токсоплазмоз, бешенство, гельминтозы) передача возбудителя осуществляется в основном пищевым и контактным путем. Перечень заболеваний с природной очаговостью в настоящее время расширился. Сюда относятся чума, туляремия, клещевой возвратный тиф, лейшманиоз, таежный энцефалит, геморрагические нефрозо-нефриты, многие гельминтозы и т. д.

Учение Е. Н. Павловского о природной очаговости заболеваний сыграло огромную роль в дальнейшем развитии медицинской паразитологии. Оно определило совершенно новый подход к профилактике этой группы заболеваний. Если раньше основной мерой предупреждения заболеваний считалось лечение больных и уничтожение переносчиков, теперь основной целью стало уничтожение животных-резервуаров. Эффективность такого подхода можно показать на примере снижения частоты заболеваемости лейшманиозом. После уничтожения грызунов и обитающих в их норах москитов число больных в очагах снизилось с 90 до 0,04%.

Учение о природной очаговости заболеваний нашло быстрое признание во всем мире и принято Всемирной Организацией Здравоохранения. Во многих странах выявлены специфические для них заболевания с природной очаговостью (болезнь Чагаса в Южной Америке, трипаносомозы в Африке, шистозоматозы, желтая лихорадка и т. д.).

Г л а в а 15

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ П А Р А З И Т О Л О Г И И

П а р а з и т о л о г и я — наука экологического профиля, поскольку паразитизм является одной из форм межвидовых отношений. Вместе с тем экологическим аспектам паразитологии (расселение паразитов, поиски хозяина, взаимоотношения паразита и хозяина) уделяется меньше внимания, чем морфологии, систематике паразитов, изучению их циклов развития и т. д.

Среди советских паразитологов вопросами экологии паразитов занимались Е. Н. Павловский, К. И. Скрябин, В. Н. Беклемишев и основатель советской экологической школы паразитологов В. А. Догель, труды которых внесли существенный вклад в развитие этого направления.

15.1. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СИСТЕМЕ ПАЗАРИТ — ХОЗЯИИ НА УРОВНЕ ПОПУЛЯЦИИ

Для современной экологической паразитологии характерен переход от изучения отношений в системе паразит — хозяин на уровне отдельных особей к изучению этого вопроса на уровне популяций.

Развивающаяся популяционная экология паразитов уже накопила интересный фактический материал, позволяющий дать ответ на ряд вопросов, остававшихся нерешенными.

15.2. ЗНАЧЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА КАК ФАКТОРА УСТОЙЧИВОСТИ СИСТЕМЫ ПАРАЗИТ — ХОЗЯИИ

Подход к изучению проблемы паразитизма на популяционном уровне позволил выявить ряд новых закономерностей, среди которых важно отметить неодинаковую биологическую значимость паразитизма для отдельных особей хозяина и для популяции хозяина.

На уровне отдельных особей паразит, как правило, приносит вред организму хозяина, ослабляет его жизнедеятельность иногда даже убивая его. В популяции хозяина гибель части особей под воздействием паразитов оказывается не вредной, а «полезной» для этой группы организмов. Например, при возрастании скорости размножения количество особей в популяции хозяина может превысить пищевые ресурсы, имеющиеся в ее ареале, и вызвать самоуничтожение популяции. Благодаря гибели части животных под воздействием паразитов вновь восстанавливается оптимальное соотношение между числом особей популяции и конкретными возможностями среды обитания. В результате популяция хозяина сохраняется, т. е. ее устойчивость повышается. Одновременно выживает и популяция паразита. Следовательно, паразитизм, регулируя численность популяции хозяина, повышает устойчивость системы паразит—хозяин.

Этот регулирующий механизм вступает в действие при определенных условиях — бескормица, авитаминоз, повышение плотности популяции и др. Главную роль при этом играют наиболее патогенные паразиты, вызывающие массовые острые заболевания животных или эпизоотии.

Популяции хозяина являются составным компонентом различных биогеоценозов. При резком повышении их плотности происходит разрушение нижележащих трофических уровней биоценоза, что нарушает равновесие между элементами экосистемы. Так, при резком увеличении численности насекомых, гусеницы которых питаются листьями, последние могут уничтожить листву деревьев полностью. Вызванная дефолиация означает разрушение первичного трофического уровня, что имеет тяжелые последствия для всех элементов экосистемы.

Таким образом, согласно новым данным, паразитизм следует рассматривать как экологический фактор, который регулирует численность популяции хозяина и повышает устойчивость не только простых

систем паразит—хозяин на уровне популяции, но и экосистем более сложного уровня — биоценозов.

С этой точки зрения представление о паразитарном заболевании как отрицательном явлении по отношению к природным биоценозам должно быть пересмотрено как не соответствующее сущности явления (В. Н. Беклемишев). Однако следует сразу отметить, что подобное значение паразитизма ни в коей мере не распространяется на популяции современного человечества.

Новые представления о «полезной» роли паразитизма как возможного универсального фактора, регулирующего устойчивость экосистем, позволили объяснить широкое распространение паразитизма и относительную устойчивость систем паразит—хозяин.

Получил объяснение и другой вопрос, а именно почему у хозяев паразитов, принадлежащих к высокоорганизованным группам животного мира и обладающих хорошо сформированными защитными реакциями, в процессе эволюции не выработалась защита от паразитизма. Стало очевидно, что подобные приспособления не могли закрепляться в процессе естественного отбора. В освободившихся от паразитов популяциях хозяев численность особей стала бы возрастать, что привело бы к быстрому разрушению элементов среды, необходимой для популяции, в частности к истощению пищевых ресурсов и жизненного пространства. По данным некоторых авторов у млекопитающих, наоборот, обнаружены приспособления, облегчающие паразитизм.

Современный регулирующий численность популяций хозяев механизм паразитизма является результатом длительной эволюции экосистем. В соответствии с разнообразием паразитов, их циклов и паразитических связей, паразитизм представляет собой гибкий и быстро реагирующий фактор экосистем.

Как уже указывалось выше, по отношению к популяциям человека в настоящее время паразитизм не играет положительной роли, хотя, безусловно, биологическая эволюция человека также контролировалась паразитами, поддерживавшими численность популяций людей в соответствии с экологическими возможностями среды. Считают, что на ранних этапах цивилизации рост популяции человечества еще контролировался паразитарным регулирующим механизмом и возникавшие эпидемии вызывали гибель больших масс людей. Однако с развитием хозяйственной деятельности человека и увеличением производства продуктов питания численность популяций человека стала расти, что привело к нарушениям устойчивости системы. На более поздних этапах цивилизации обществу пришлось организовывать защиту от действия паразитарного механизма и разработать для этого систему лечебных и профилактических мероприятий.

Однако в развивающихся странах, особенно в тропических, до настоящего времени паразитарные заболевания служат причиной высокой смертности среди населения. По данным ВОЗ, около 400 млн. человек поражены гельминтами, в связи с чем ежегодно погибают свыше 1 млн. детей.

Человек научился использовать паразитический механизм в своих

целях. Искусственно разводя паразитических насекомых, человек затем использует их для подавления резких вспышек численности насекомых-вредителей.

15.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАЗАРИТОВ В ПОПУЛЯЦИИ ХОЗЯИНА

В пределах одной популяции степень зараженности разных особей неодинакова. Как показали исследования, на уровне популяций распределение паразитов между особями хозяина соответствует не случайному или нормальному, а так называемому перерассеянному типу распределения, т. е. паразиты сосредоточены лишь в немногих особях хозяина, но в большом количестве.

Наиболее частая причина неоднородности заражения особей хозяина заключается в различной вероятности инвазии для различных особей хозяина и различных особей паразита. Для того чтобы распределение паразита в популяции хозяина было случайным, вероятность инвазии должна быть одинаковой для всех особей хозяина и всех особей паразита, т. е. среда должна быть однородной. Поскольку в природе такие условия отсутствуют, возникают отклонения в концентрации паразитов в отдельных особях.

Второй причиной перерассеянного распределения паразита является возможность бесполого или партеногенетического размножения паразита в организме хозяина (малярийный плазмодий в человеке, трематоды в промежуточных хозяевах и др.).

И, наконец, суперинвазия становится возможной вследствие ослабления защитной реакции хозяина, что повышает вероятность его последующих повторных заражений.

Перерассеянное распределение паразита в популяции необходимо учитывать при разработке мер борьбы и профилактики паразитарных заболеваний.

15.4. РАССЕЛЕНИЕ И ПОИСК ХОЗЯИНА

Расселение животных необходимо для избежания перенаселенности, повышающей смертность, и поэтому служит важным условием сохранения вида. Особенно важно расселение для паразитов, поскольку суперинвазия приводит к смерти хозяина и гибели паразита. Поэтому паразиты обладают способностью покидать на определенной стадии развития хозяина и находить новых хозяев.

Переход от одного хозяина к другому, обеспечивая расселение паразита, одновременно влечет за собой высокую его смертность, поскольку вероятность нахождения нового хозяина, как правило, крайне мала. Гибель большого числа особей на разных стадиях цикла развития паразита компенсируется высокой плодовитостью паразитических форм.

Расселение паразитов происходит различными способами и на различных стадиях жизненного цикла.

Наиболее часто переход от одного хозяина к другому осуществляет-

ся с помощью свободноживущей (находится вне организма хозяина), активной подвижной (личинка) и неактивной покоящейся (яйцо, циста, спора) стадий. Последняя имеет защитные приспособления (оболочка), обеспечивающие переживание неблагоприятных условий, и обычно неподвижна. Благодаря этому она не может обеспечить расселение в пространстве, но позволяет продлить срок существования паразита, т. е. обеспечивает его расселение во времени, что повышает шансы на встречу с новым хозяином.

Активная подвижная стадия (церкарий, рабдитная, филяриевидная личинка) способствует расселению паразита в пространстве, обычно не питается и живет недолго. Кроме функции расселения, она выполняет и функции поиска хозяина.

Включение в цикл развития промежуточного хозяина дает возможность паразиту избежать неблагоприятных воздействий среды и продлить срок своего существования.

Расселению паразита способствует также перемещение хозяев. Особенно эффективно перемещение окончательного хозяина, содержащего половозрелые формы и рассеивающего яйца по территории обитания.

Если цикл развития паразита включает переносчика, то функцию поиска нового хозяина выполняет переносчик. При наличии в цикле промежуточного хозяина паразит, как правило, не участвует в поиске окончательного хозяина, а попадает к нему благодаря существующим пищевым связям.

Паразиты могут изменять поведение промежуточных хозяев таким образом, что шансы попасть к окончательному хозяину будут повышаться. Например, муравьи, зараженные метацеркариями трематоды, выползают на кончик травинки и здесь впадают в состояние своеобразного оцепенения, что обеспечивает заглатывание их травоядными животными. Рыбы, зараженные некоторыми видами цестод, значительно медленнее плавают, отчего становятся добычей хищников в первую очередь.

У многих паразитов вероятность встречи с хозяином облегчается за счет синхронизации их цикла развития с циклом развития хозяина или переносчика. Так, у трематоды, паразитирующей в мочевом пузыре лягушки, яйца созревают и выделяются в тот период, когда лягушки переходят в воду для размножения (продолжительность периода почти неделя). Из отложенных яиц паразита инвазионные личинки выходят в тот момент, когда у головастика появляются жабры, на которых личинки паразитируют. Таким образом, и инвазионные стадии, и хозяева находятся одновременно в одном месте, синхронность циклов развития паразита и хозяина вызывается одновременным воздействием гипофизарного гормона лягушки и на организм паразита.

Яйца *Schistosoma haematobium* выделяются из организма человека с мочой, причем наибольшее их количество поступает в полость мочевого пузыря в полдень, когда вероятность купания особенно велика (промежуточный хозяин — водный моллюск).

Примером синхронизации циклов паразита и переносчика может служить филярия *Wuchereria bancrofti*, личинки которой поступают в

периферические сосуды человека в ночные часы, т. е. в то время, когда переносчик комар рода *Mansonia* нападает на человека для сосания крови. В дневные часы личинки концентрируются в сосудах внутренних органов.

15.5. ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

Объектом медицинской паразитологии, как уже отмечалось, служат паразиты и переносчики, принадлежащие к различным группам животного мира. Необходимой предпосылкой их изучения является знание основ систематики или классификации животного мира.

Систематика — наука, подразделяющая животный и растительный мир на соподчиненные группы в зависимости от их сходства или различия, и строящая систему животного мира. Возникновение систематики было вызвано необходимостью ориентироваться в многообразии животных форм. Первоначально ее задача была чисто практической и состояла в выделении полезных и вредных для человека организмов (съедобные, несъедобные, ядовитые, неядовитые). С момента появления теории Ч. Дарвина и до настоящего времени основной задачей систематики является отражение исторического родства существующих форм.

Принципы систематики были разработаны шведским естествоиспытателем К. Линнеем (1707—1778) и изложены в работе «Система природы» (1735). К. Линней выделил четыре систематические категории: вид, род, отряд и класс. Вид, по К. Линнею, наименьшая систематическая единица, объединяющая организмы, наиболее сходные между собой. Сходные виды объединяются в род, роды — в отряд, отряды — в класс, который представлял высшую систематическую единицу. Весь животный мир, по К. Линнею, включал всего 6 классов: млекопитающие, птицы, гады, рыбы, насекомые и черви.

Система К. Линнея была искусственной, поскольку не отражала реального исторического родства между организмами, так как в основу деления на группы было положено формальное сходство отдельных признаков.

Многие классификации, создававшиеся в последующие годы, также были искусственными или в значительной мере формальными. Современная система животного мира является результатом длительного развития биологических наук. Она естественна и отражает реальные филогенетические связи между группами организмов, поскольку в основу классификации положена совокупность признаков организмов.

Система соподчиненных групп современной классификации включает вид (*species*), род (*genus*), семейство (*familia*), отряд (*ordo*), класс (*classis*) и тип (*typus*). Для некоторых групп применяют промежуточные группы, подтипы, подотряды, подсемейства. Количество видов в животном мире составляет более 2 млн., типов — свыше 20.

В систематике принята двойная, или бинарная, номенклатура, впервые введенная К. Линнеем. Сущность бинарной номенклатуры состоит в том, что каждый вид имеет двойное наименование. Первое

слово означает название рода, к которому относится вид, второе — собственно видовое название. Например, клещ таежный — *Ixodes persulcatus*, клещ собачий — *Ixodes ricinus* (слово *Ixodes* означает название рода, а *persulcatus* и *ricinus* — название видов). Бинарная номенклатура представляет общепринятую международную систему, в которой используется только латинская терминология. Благодаря этому возможно взаимопонимание специалистов любых стран.

Врачу необходимо знать систематическое положение важнейших паразитов человека и уметь определять их видовую принадлежность, поскольку каждый вид обладает своими особенностями строения и экологии. Без этого невозможно поставить точный клинический диагноз и обосновать соответствующие меры профилактики.

Глава 16

ПРОСТЕЙШИЕ

(МЕДИЦИНСКАЯ ПРОТОЗООЛОГИЯ)

К типу простейших (Protozoa) относится ряд патогенных для человека форм, поражающих отдельные ткани и органы и вызывающих заболевания различной тяжести, в том числе и с летальным (смертельным) исходом.

Наука о паразитических простейших — возбудителях болезней человека — носит название протозоология и является важным разделом в подготовке врачей разных специальностей.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. По строению соответствуют отдельной клетке многоклеточных (отсюда название «одноклеточные»), по функциям — целому самостоятельному организму. Принципиальным отличием простейших от клетки многоклеточных служит специализация последних, т. е. каждый вид клеток выполняет в организме какую-нибудь одну функцию и потому зависит от деятельности других клеток и не может существовать изолированно. В противоположность этому единственная клетка, которая представляет собой организм простейших, передвигается, захватывает пищу, размножается, защищается от врагов, т. е. обладает всеми свойствами целого организма и физиологически ему соответствует. Поэтому в настоящее время простейших называют организмами на клеточном уровне. В системе животного мира простейшие представлены всего одним типом.

Тело простейших имеет микроскопические размеры и состоит из тех же компонентов, что и клетка многоклеточных — наружной мембраны, цитоплазмы, ядра и органоидов.

Наружная мембрана имеет типичное трехслойное строение, но за счет дополнительных образований у некоторых видов может достигать большой толщины и плотности. Цитоплазма подразделяется на два слоя: наружный и внутренний. Наружный слой (эктоплазма) более плотный, однородный и прозрачный, внутренний (эндоплазма) — зернистый, имеет более жидкую консистенцию. В эндоплазме находятся органоиды общего назначения — митохондрии, эндоплазматиче-

ская сеть, сетчатый аппарат и др. Кроме того, в соответствии с функциями, присущими целому организму, простейшие имеют органоиды специального назначения, осуществляющие функции передвижения, питания, выделения, защиты и др.

Органоидами движения простейших служат: 1) псевдоподии или ложноножки, представляющие собой временные выросты цитоплазмы; 2) жгутики — постоянные органоиды, имеющие вид длинной тонкой нити, начинающейся обычно на переднем конце; 3) реснички — постоянные органоиды, представляющие собой многочисленные короткие нити.

Строение органоидов питания не одинаково и зависит от способа питания разных простейших. Большая часть простейших питается частицами твердой пищи. У таких организмов для переваривания пищи существует пищеварительная вакуоль — капля жидкости, содержащая пищеварительные ферменты, которая образуется при поступлении пищи в эндоплазму. Пищеварительная вакуоль окружает пищевую частицу и перемещается по телу простейшего. Пища переваривается и всасывается в цитоплазму. Остатки непереваренной пищи вместе с пищеварительной вакуолью выбрасываются наружу.

Многие простейшие, ведущие паразитический образ жизни, усваивают пищу всей поверхностью тела, используя в основном механизм пиноцитоза. Наконец, небольшая группа простейших питается подобно растениям и имеет хлоропласты.

Органоиды выделения представлены сократительной или пульсирующей вакуолью, имеющей вид небольшого пузырька, наполненного жидкостью, который периодически увеличивается, достигая определенного объема, а затем сокращается, выбрасывая жидкость наружу. Накопление и сокращение ритмически чередуются. Основная функция сократительной вакуоли — поддержание осмотического давления на постоянном уровне. Концентрация минеральных и органических веществ, определяющая осмотическое давление, в теле простейших выше, чем в окружающей среде, поэтому вода по закону осмоса¹ постоянно поступает в цитоплазму. Если воду не удалять, то произойдет набухание и гибель простейшего.

У паразитических и морских форм, обитающих в среде с более высоким осмотическим давлением, сократительная вакуоль может отсутствовать.

Одновременно с излишками воды через сократительную вакуоль удаляются жидкие продукты диссимилиации и осуществляется снабжение клетки кислородом, поступающим с водой.

Органоиды защиты см. 16. 4.

Большинство простейших имеет одно ядро, но существуют и многоядерные формы. Ядро имеет строение, характерное для эукариот. Морфология и формы деления ядер разнообразны, но, как

¹ Явление осмоса состоит в следующем: если два раствора с разной концентрацией разделены полупроницаемой мембраной, то растворитель (вода) переходит из раствора с меньшей концентрацией в раствор с большей концентрацией.

доказано в настоящее время, деление ядра в любом случае представляет собой митоз.

Р а з м н о ж е н и е. Простейшие могут размножаться бесполом и половым путем. Бесполое размножение встречается как в виде деления на две части, так и в виде множественного деления. Половой процесс у большинства простейших представлен копуляцией, у инфузорий — конъюгацией.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. В отличие от соматических клеток многоклеточных, жизненный цикл простейших складывается из последовательных стадий развития, которые повторяются с определенной закономерностью. Чаще всего исходной стадией является зигота, затем следует бесполое размножение путем деления, затем образование половых особей и вновь образование зиготы.

И н ц и с т и р о в а н и е. При неблагоприятных условиях внешней среды (повышение или понижение температуры, высыхание и т. д.) вегетативные формы простейших превращаются в цисты. Они перестают питаться, двигаться и покрываются толстой оболочкой; процессы обмена веществ при этом резко замедляются. При восстановлении благоприятных условий из цисты вновь выходит активная вегетативная форма. Инцистирование — защитная реакция, возникающая в процессе эволюции, обеспечивающая выживание в неблагоприятных условиях. Цисты могут сохраняться в течение длительного времени, месяцы и даже годы.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Простейшие обитают в пресной и морской воде, жидких средах организмов.

К л а с с и ф и к а ц и я. В настоящее время классификация типа простейших пересматривается. Появились новые классификации. Некоторые авторы (В. А. Догель) выделяют простейших как царство, которое делится на 5 самостоятельных типов: саркомастигофора, споровики, книдоспоридии, микроспоридии и инфузории. Общепринятой является классификация, согласно которой все простейшие делятся на 4 класса: 1. Класс саркодовые (Sarcodina). 2. Класс жгутиковые (Flagellata s. Mastigophora). 3. Класс споровики (Sporozoa). 4. Класс инфузории (Infusoria). Паразиты человека встречаются в каждом классе.

16.1. КЛАСС САРКОДОВЫЕ (SARCODINA)

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Наиболее примитивные простейшие, что проявляются прежде всего в слабой степени дифференцировки. Цитоплазма ограничена только наружной мембраной, форма тела непостоянная. Органоидами движения и захвата пищи служат псевдоподии. Специальное ротовое отверстие отсутствует. Поступление пищи и выделение непереваренных остатков может происходить в любом участке тела. Сократительная вакуоль одна. Выделение продуктов диссимиляции и излишков воды также может происходить в любом месте. Обычно имеется только одно ядро, хотя встречаются и многоядерные формы.

Р а з м н о ж е н и е. Размножение в основном бесполом путем — делением на две части.

Инцистирование. В неблагоприятных условиях образуют цисту.

Медицинское значение имеет только один отряд подкласса Корненожек, а именно отряд Амеб (Amoebina).

16.1.1. Отряд Амебы (Amoebina)

В организме человека обитает несколько видов амеб. Наиболее важное значение имеет дизентерийная амеба.

Дизентерийная амеба (*Entamoeba histolytica*). Возбудитель тяжелого заболевания — амебной дизентерии или амебиаза.

Локализация. Толстый кишечник.

Географическое распространение. Повсеместно, но в районах с жарким климатом встречается чаще.

Морфологическая характеристика и

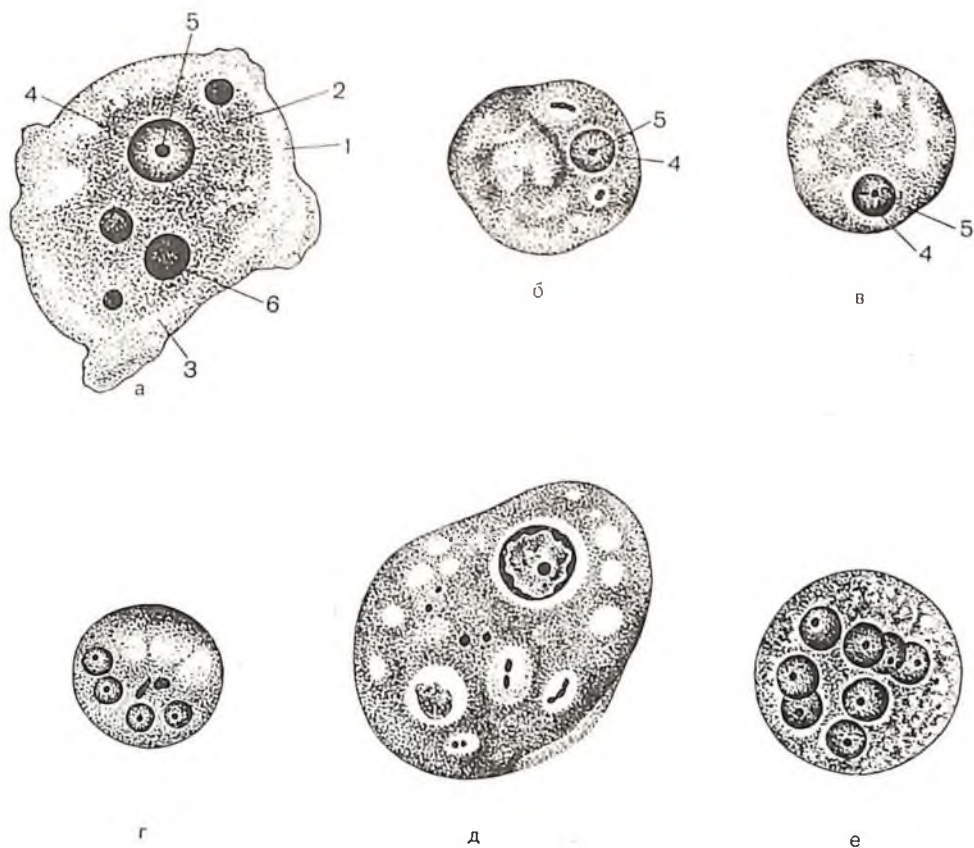


Рис. 172. Дизентерийная и кишечная амебы.

Дизентерийная амеба: а — крупная вегетативная форма; б, в — мелкая вегетативная форма; 1 — эктоплазма; 2 — эндоплазма; 3 — псевдоподии; 4 — ядро; 5 — карносома; 6 — фагоцитированные эритроциты в пищеварительных вакуолях; г — циста; кишечная амеба: д — вегетативная форма; е — циста.

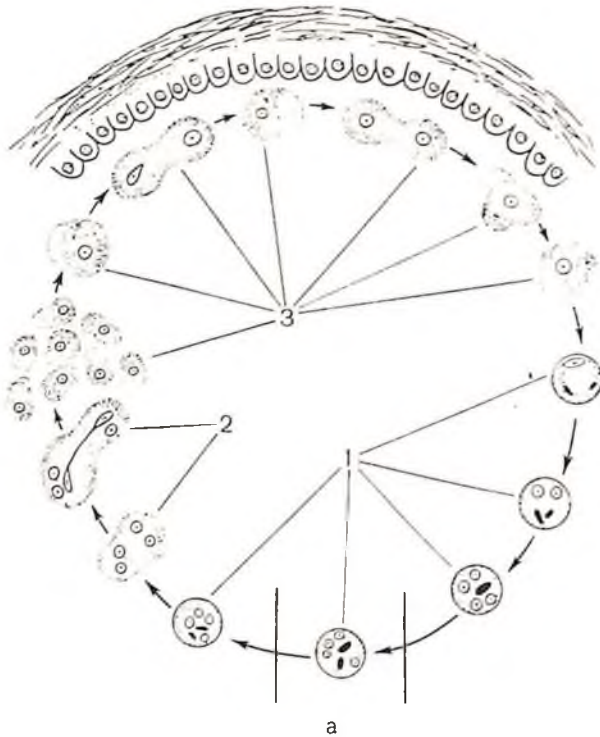


Рис. 173. Жизненный цикл дизентерийной амебы.

а — взрослый здоровый носитель, б — больной амебиазом. 1 — циста, 2 — жестирированная вегетативная форма, 3 — мелкая вегетативная форма, 4 — крупная вегетативная форма, 5 — эритроциты, 6 — эритроциты с амебами, 7 — эритроциты с амебами в слизистой кишечника. 6, 7 — выделяющиеся с фекалиями наружу.

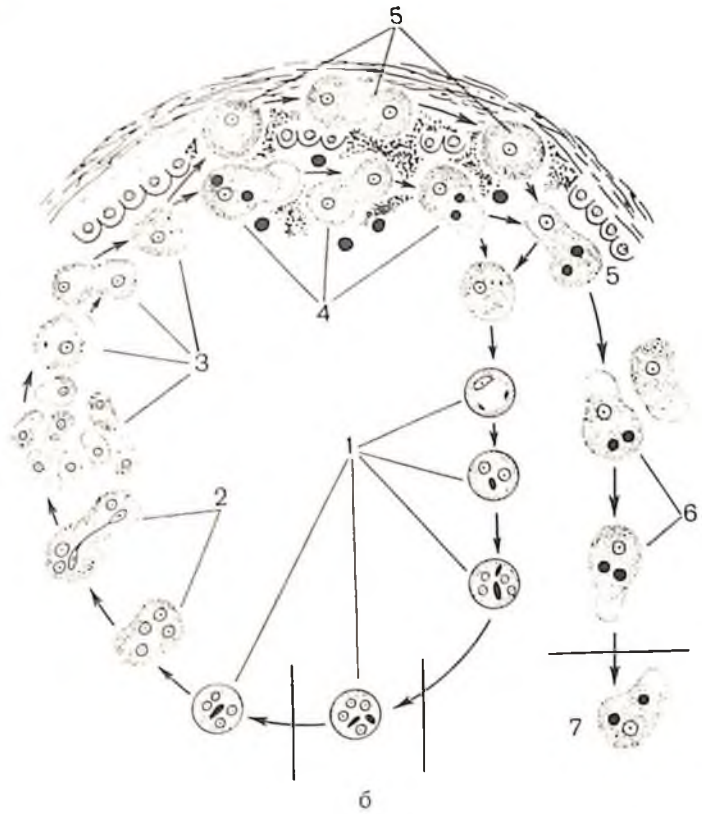
ж и з н е н н ы й ц и к л. Паразитирует только у человека. В жизненном цикле встречаются следующие формы: циста, мелкая вегетативная форма (*forma minuta*), крупная вегетативная форма (*forma magna*) и тканевая.

Инвазионной стадией является циста, содержащая 4 ядра (отличительный видовой признак). В кишечнике человека оболочка цисты растворяется и из нее выходит четырехядерная амеба, которая быстро делится на 4 одноядерные мелкие (7—15 мкм в диаметре) вегетативные формы (*f. minuta*).

Мелкая вегетативная форма обитает в просвете толстого кишечника, питается в основном бактериями, размножается и не вызывает заболевания. При попадании в нижние отделы толстого кишечника она превращается в цисту, содержащую сначала одно ядро, которое в процессе созревания делится с образованием четырехядерной цисты.

У некоторых людей при соответствующих условиях (охлаждение, перегревание, авитаминозы, нарушения диеты, гельминтозы) *forma minuta* проникает в стенки кишечника, где интенсивно размножается и вызывает поражение слизистой с образованием язв. При этом разрушаются стенки кровеносных сосудов и возникают кровотечения в полость кишечника.

При появлении амёбных поражений кишечника мелкие вегетативные



формы, находящиеся в просвете кишечника, начинают превращаться в крупную вегетативную форму. Последняя характеризуется крупными размерами (30—40 мкм) и строением ядра: хроматин ядра образует радиальные структуры, строго в центре располагается крупная глыбка хроматина — кариосома, *f. magna* начинает питаться эритроцитами, т. е. становится эритрофагом (рис. 172). Характерны тупые широкие псевдоподии и передвижение толчками.

Амебы, размножающиеся в тканях стенки кишечника, — тканевая форма, — попадая в просвет, по строению и размерам становятся сходными с крупной вегетативной формой, но не способны заглатывать эритроциты.

Внедрение амеб в слизистую кишечника и ее расплавление связывают с выделением паразитами веществ, растворяющих тканевые белки (протеолитические ферменты, гиалуронидаза и др.).

При лечении или нарастании защитной реакции организма крупная вегетативная форма вновь превращается в мелкую, которая начинает инцистироваться (рис. 173). В последующем или наступает выздоровление, или заболевание переходит в хроническую форму.

У некоторых зараженных людей мелкая вегетативная форма никогда не превращается в крупную. Таких людей называют цистоносителями. Они представляют собой большую опасность, так как служат источником заражения окружающих. За сутки один

цистоноситель выделяет до 600 млн. цист. Цистоносители подлежат выявлению и обязательному лечению.

Единственный источник заболевания амебиазом — человек. Выделяющиеся с фекалием цисты загрязняют почву и воду. Поскольку фекалии нередко используют как удобрение, цисты попадают в огород и сад, где загрязняют овощи и фрукты. Цисты устойчивы к воздействию внешней среды. В кишечник попадают с невымытыми овощами и фруктами, через некипяченую воду, грязные руки. Механическими переносчиками служат мухи, тараканы, загрязняющие пищу.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Развивается тяжелое заболевание, основными симптомами которого служат: кровоточащие язвы в кишечнике, частый и жидкий стул (до 10—20 раз в сутки) с примесью крови и слизи. Иногда по кровеносным сосудам дизентерийная амeba может заноситься в печень и другие органы, вызывая там образование абсцессов (очаговые нагноения). При отсутствии лечения смертность достигает 40%.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Микроскопирование мазков фекалий. В остром периоде в мазке находятся крупные вегетативные формы, содержащие эритроциты; цисты обычно отсутствуют, так как *f. magna* не способна инцистироваться. При хронической форме или цистоносительстве в фекалиях обнаруживаются четырехядерные цисты.

П р о ф и л а к т и к а: личная — обмывание овощей и фруктов кипяченой водой, употребление для питья только кипяченой воды, мытье рук перед едой, после посещения туалета и т. д.; общественная — борьба с загрязнением почвы и воды фекалиями, уничтожение мух, санитарно-просветительная работа, обследование на цистоносительство лиц, работающих на предприятиях общественного питания, лечение больных.

Наряду с дизентерийной амebой в пищеварительном тракте человека обитают саркодовые непатогенные или патогенность которых недостаточно доказана. Знание морфофизиологических особенностей этих амeb необходимо, поскольку некоторые из них обладают сходством с дизентерийной амebой и могут быть приняты за патогенную форму. В связи с этим врачу в ряде случаев приходится проводить дифференциальный диагноз между патогенными и непатогенными видами амeb.

К числу непатогенных амeb относятся кишечная и ротовая амebы.
Кишечная амeba (*Entamoeba coli*).

Л о к а л и з а ц и я. Верхний отдел толстой кишки, обитает только в просвете кишечника.

Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Обнаруживается примерно у 40—50% населения различных областей земного шара.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Вегетативная форма имеет размеры 20—40 мкм, но иногда встречаются и более крупные формы. Резкая граница между экто- и эндоплазмой отсутствует. Обладает характерным способом передвижения — одновременно выпускает псевдоподии с разных сторон и как бы «топчется на месте». Ядро содержит крупные глыбки хроматина, ядрышко лежит

эксцентрично, радиальная структура отсутствует. Не выделяет протеолитического фермента, питается бактериями, грибами, остатками растительной и животной пищи. В эндоплазме содержится много вакуолей. Эритроциты не заглатывает, даже если они содержатся в кишечнике в большом количестве (у больных бактериальной дизентерией). В нижнем отделе пищеварительного тракта образует восьми- и двухядерные цисты.

Ротовая амеба (*Entamoeba gingivalis*).

Локализация. Ротовая полость, зубной налет у здоровых людей и имеющих заболевания полости рта, кариозные полости зубов.

Географическое распространение. Повсеместно.

Морфологическая характеристика. Vegetативная форма имеет размеры от 10 до 30 мкм, сильно вакуолизированную цитоплазму. Тип передвижения и строение ядра напоминают дизентерийную амебу. Эритроциты не заглатывает, питается бактериями, грибами. Кроме того, в вакуолях обнаруживают ядра лейкоцитов или так называемые слюнные тельца, которые после окраски могут напоминать эритроциты. Считают, что цист не образует. Патогенное действие в настоящее время отрицается. Обнаруживается в зубном налете здоровых людей в 60—70%. У людей с заболеваниями зубов и полости рта встречается чаще.

16.2. КЛАСС ЖГУТИКОВЫЕ (FLAGELLATA)

К жгутиковым относится наибольшее число патогенных для человека форм.

Морфологическая характеристика. Имеют микроскопические размеры. Тело овальное, шаровидное или веретеновидное, покрыто, кроме наружной мембраны, тонкой оболочкой — пелликулой и сохраняет постоянную форму. Органоиды движения — жгутики (1, 2, 4, 8 и более) — тонкие длинные выросты цитоплазмы, которые обычно начинаются на переднем конце тела. Жгутик состоит из свободной части, выходящей за пределы тела простейшего, и отдела, погруженного в эктоплазму, — базальное тело или кинетосома цилиндрической формы. У некоторых жгутиковых (лейшмании, трипаносомы) у основания жгутика, кроме того, помещается особый органоид — кинетопласт. По своей ультраструктуре он соответствует митохондрии, но отличается высоким содержанием ДНК. Считают, что в кинетопласте происходит генерация энергии для движения жгутика, который совершает вращательное движение и как бы ввинчивается в воду. У некоторых представителей класса жгутик проходит вдоль тела, соединяясь с ним тонким выростом цитоплазмы. Упомянутый вырост, или ундулирующая мембрана, совершает волнообразные движения и служит дополнительным органоидом движения.

По способу ассимиляции делятся на гетеротрофных, аутотрофных и миксотрофных. Гетеротрофные имеют пищеварительные вакуоли. Паразитические формы всасывают пищу всей поверхностью тела, в основном путем пиноцитоза. У аутотрофных органоидами питания служат хлоропласты, а миксотрофные могут использовать для питания

как неорганические, так и органические вещества. Органоид выделения и осморегуляции у пресноводных свободноживущих — сократительная вакуоль, у паразитических форм она отсутствует. Обычно жгутиковые имеют по одному ядру, но встречаются двухядерные формы.

Р а з м н о ж е н и е. Обычно бесполое, путем продольного деления на две части. У некоторых видов встречается половое размножение.

Обитают в пресной и морской воде. Многие формы являются паразитами человека и животных.

16.2.1. Отряд первичномонадные (Protomonadina)

Род Лейшмания (*Leishmania*)

Наибольшее значение имеют представители рода *Leishmania*, относящегося к семейству Трипаносомовых.

Отличительным признаком семейства Трипаносомовых служит способность образовывать в процессе цикла развития несколько морфологически различных форм в зависимости от условий существования. Смена форм происходит как в беспозвоночном, так и в позвоночном хозяевах.

Выделяют следующие морфологические формы: трипаносомную, критидиальную, лептомонадную, лейшманиальную и метациклическую (рис. 174).

Т р и п а н о с о м н а я форма характеризуется сплюснутым лентовидовым телом, в центре которого расположено овальное ядро. Жгутик начинается позади ядра. Осевая нить жгутика идет к переднему концу тела, образуя хорошо развитую ундулирующую мембрану. На переднем конце тела она заканчивается, а жгутик выступает вперед, образуя длинный свободный конец.

У к р и т и д и а л ь н о й формы жгутик начинается немного впереди от ядра, направляясь вперед, образует короткую ундулирующую мембрану и свободный конец.

У л е п т о м о н а д н о й формы жгутик начинается на самом краю переднего конца тела, ундулирующая мембрана отсутствует, свободный конец жгутика имеет значительную длину.

Л е й ш м а н и а л ь н а я форма имеет округлую форму и крупное круглое ядро. Кинетопласт палочковидной формы расположен на переднем конце тела. Жгутик или отсутствует, или есть только его внутриклеточная часть, за пределы тела он не выходит.

М е т а ц и к л и ч е с к а я форма сходна с критидиальной, но лишена свободного жгутика.

Жгутиконосцы рода Лейшманий имеют две морфологические формы — лептомонадную и лейшманиальную (рис. 175) или внутриклеточную.

Жизненный цикл проходит со сменой хозяев. Лейшманиальная форма паразитирует у человека и позвоночных, лептомонадная — в насекомых-переносчиках. Заболевания, вызываемые лейшманиями — лейшманиозы, являются природно-очаговыми, трансмиссивными.

Лейшмании подразделяются на дерматотропные (локализуются в коже) и висцеротропные виды (локализуются во внутренних органах).

Рис. 174. Формы жизненного цикла трипаносомовых.

I — метациклическая (инвазионная), II — трипаносомная, III — критидальная, IV — лептомонадная, V — лейшманиальная. 1 — ядро, 2 — ундулирующая мембрана, 3 — кинетопласт, 4 — свободный конец жгутика, 5 — внутриклеточный отдел жгутика, 6 — палочковидный кинетопласт

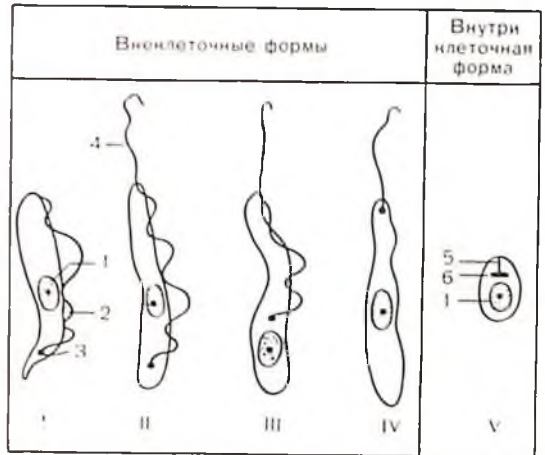
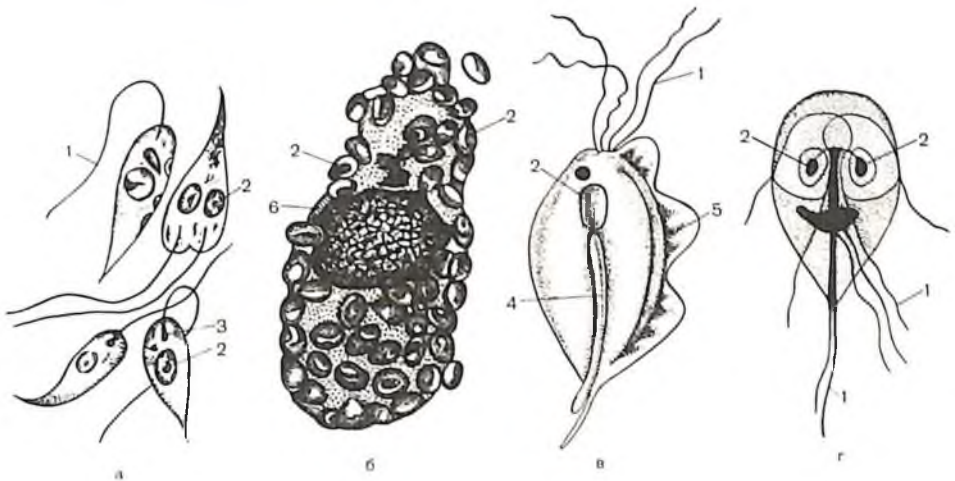


Рис. 175. Жгутиковые — паразиты человека.

а — лейшмания (лептомонадная форма), б — лейшмания (лейшманиальная форма), в — гризомуада, г — лимбли, 1 — жгутик, 2 — ядро, 3 — кинетопласт, 4 — акеостиль, 5 — ундулирующая мембрана, 6 — ядро тканевой клетки, пораженной лейшманиями



Возбудитель висцерального лейшманиоза (*Leishmania donovani*).

Локализация. Клетки печени, селезенки, костного мозга, лимфатических узлов, ретикулоэндотелиальные клетки подкожной клетчатки.

Географическое распространение. Страны Средиземноморья, Азии, ряд районов тропической Африки и Южной Америки; в СССР — Средняя Азия и Закавказье.

Морфологическая характеристика. Лептомонадная и лейшманиальная формы.

Жизненный цикл. Резервуаром служит человек и различные млекопитающие (собаки, шакалы). Переносчики — мелкие кровососущие насекомые — москиты рода *Phlebotomus*, которые заражаются, кусая больного человека или животное. Лейшмании попадают в пищеварительный тракт москита, где проходят очень сложный цикл развития, затем проникают в слюнные железы. Человек заражается через укус москита. Лейшмании (лептомонадная форма) из крови и лимфы быстро проникают в клетки внутренних органов, где



Рис. 176. Висцеральный лейшманиоз. Указаны границы увеличенной селезенки, нижняя граница увеличенной печени.



Рис. 177. Кожный лейшманиоз.

принимают лейшманиальную форму и начинают размножаться. Количество паразитов в одной клетке может достигать 100—200 экземпляров. При разрушении клетки выходят из нее и проникают в соседние клетки. В периферической крови не содержатся.

В последнее время обнаружено, что лейшмании находятся также в ретикулоэндотелиальных клетках кожи, что объясняет способ заражения москитов. Пораженные клетки иногда образуют сплошной слой или сконцентрированы около потовых желез и сосудов.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Наблюдается неправильная, упорная лихорадка. Селезенка и печень постепенно увеличиваются и могут достигать огромных размеров (рис. 176). Развивается истощение, анемия. Болезнь может протекать остро или принимает хроническое течение (1—3 года). Смертность очень велика. Болеют в основном дети.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Наиболее безопасным и эффективным методом служит пункция грудины для получения костного мозга. Из пунктата делают мазки, где обнаруживают лейшманиальные формы паразитов (внутри клеток и вне их).

П р о ф и л а к т и к а: личная — индивидуальная защита от укусов москитов; общественная — уничтожение резервуаров (бродячие собаки, шакалы). Одновременно необходимо проводить борьбу с москитами, санитарно-просветительную работу, лечение больных.

Возбудители кожного лейшманиоза (*Leishmania tropica*).

Известны три подвида дерматотропного вида лейшмании: *L. tropica minor* и *L. tropica major* (в восточном полушарии) и *L. tropica mexicana* (в западном полушарии).

Локализация. Клетки кожи.

Географическое распространение. Широко распространена в ряде стран Европы, Азии, Америки, Африки. В СССР — в Средней Азии и Закавказье.

Морфологическая характеристика. Лептомонадная и лейшманиальная формы не отличимы от форм висцеротропных лейшманий.

Жизненный цикл. Почти не отличается от возбудителя висцерального лейшманиоза. Источник заражения — человек и дикие животные (мелкие грызуны, обитающие в зонах песчаных полупустынь и пустынь, — песчанки, суслики, хомяки, некоторые виды крыс и мышей). Зараженность животных-резервуаров в естественных условиях иногда достигает 70%. Заболевание у животных проявляется также в виде кожных язв. Переносчиками служат москиты. Между грызунами-резервуарами и москитами-переносчиками существует тесный контакт. Нора грызуна — постоянное место обитания и размножения москитов, зараженность которых может достигать 35%. Роль человека в распространении кожного лейшманиоза невелика, за исключением некоторых районов земного шара (Индия).

Патогенное действие. Вызывают образование длительно (около года) незаживающих язв на открытых частях тела; после заживления остается обезображивающий рубец (рис. 177).

Лабораторная диагностика. Микроскопическое исследование отделяемого язв.

Профилактика: личная — индивидуальная защита от укусов москитов; общественная — борьба с москитами, уничтожение природных резервуаров; в частности уничтожение грызунов на территориях, прилегающих к поселкам. Рекомендуются проводить профилактические прививки штаммов кожного лейшманиоза от животного на закрытых участках кожи.

16.2.2. Отряд многожгутиковые (*Polymastigina*)

К широко распространенным паразитам человека относятся также представители отряда многожгутиковых (*Polymastigina*) — трихомонады и лямблии.

Кишечная трихомонада (*Trichomonas hominis*). Вызывает кишечный трихомоноз.

Локализация. Толстый кишечник.

Географическое распространение. Повсеместно.

Морфологическая характеристика. Тело имеет овальную форму с заостренным выростом на заднем конце. Длина тела равна 5—15 мкм, от переднего конца отходят 4 свободных жгутика, идущие вперед, и один направленный назад, который связан с ундулирующей мембраной, посередине проходит опорный стержень, конец которого выступает на заднем конце тела. Поблизости от ядра расположен клеточный рот. В цитоплазме находятся пищеварительные вакуоли, служащие для переваривания бактерий и содержимого кишечника. Возможно также и осмотическое питание. Размножение

бесполое, путем продольного деления. Способность к цистообразованию оспаривается.

Человек заражается через загрязненные овощи и фрукты, грязные руки, некипяченую воду.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Не доказано, существует мнение, что кишечная трихомонада не вызывает заболевания, а лишь сопутствует патологическим процессам, вызванным другими причинами. Обнаружена и у здоровых людей.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Микроскопическое исследование мазков фекалий.

П р о ф и л а к т и к а. Та же, что при амебиазе.

Урогенитальная трихомонада (*Trichomonas vaginalis*).

Л о к а л и з а ц и я. Мочеполовые пути мужчин и женщин.

Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Повсеместно.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а.

По строению очень сходна с кишечной трихомонадой. Отличительными признаками служат большие размеры тела (длина колеблется от 7 до 30 мкм) и наличие более длинного шипа на заднем конце тела.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Вызывает воспалительные процессы, имеющие затяжной характер. Считают, что предрасполагающим моментом для проявления патогенности служит присутствие в половых путях определенного вида бактерий.

У женщин первоначально поражается влагалище, но впоследствии заболевание становится многоочаговым. При остром течении характерны обильные жидкие выделения, зуд и жжение. У мужчин большей частью заболевание протекает бессимптомно.

Заражение происходит половым путем, а также при использовании постельных принадлежностей, белья, губки больного. Возможно заражение при осмотре гинекологом через загрязненный инструментарий и перчатки.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Микроскопическое исследование мазков из отделяемого мочеполовых путей.

П р о ф и л а к т и к а. Определяется способом заражения.

Лямблия (*Lambliа intestinalis*). Вызывает заболевание лямблиоз.

Л о к а л и з а ц и я. Двенадцатиперстная кишка, вторично могут проникать в желчные пути.

Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Повсеместно.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а.

Характерная особенность лямблии — наличие двусторонней симметрии. Тело грушевидной формы, передний конец расширен и закруглен, задний сужен и заострен. Имеет 4 пары жгутиков. По средней линии тела проходят начальные нити (аксонемы) жгутиков. В цитоплазме лежат 2 крупных ядра. На вентральной поверхности тела находится углубление — присасывательный диск, с помощью которого паразит прикрепляется к клеткам. Питаются растворенными веществами, накапливающимися в зоне пристеночного пищеварения. Попадая в нижние отделы кишечника, образуют четырехядерные цисты, которые являются инвазионной стадией. Источником заражения служат немытые овощи, фрукты, некипяченая вода, грязные руки.

Патогенное действие. Паразиты располагаются пристеночно, вызывая механическую блокаду, нарушают пристеночное пищеварение и всасывающую функцию. Установлено нарушение всасывания жиров, углеводов, синтеза ряда ферментов и другие кишечные расстройства. Иногда заболевание протекает бессимптомно. Возможно цистосительство. По данным некоторых авторов, зараженность населения достигает 10—12%, детей — 50—80%. Отдельные авторы отрицают патогенные свойства лямблий.

Лабораторная диагностика. Обнаружение цист в фекалиях или вегетативных форм в содержимом двенадцатиперстной кишки при зондировании.

Профилактика. Та же, что и при других заболеваниях кишечника, вызванных простейшими.

16.3. КЛАСС СПОРОВИКИ (SPOROZOA)

Класс споровиков включает только паразитические формы.

Морфологическая характеристика. Под влиянием паразитизма строение споровиков сильно упростилось по сравнению с представителями других классов. Они не имеют органоидов передвижения, пищеварительных и сократительных вакуолей.

Жизненный цикл. Отличается сложностью, часто со сменой хозяев и чередованием бесполого размножения, полового и спорогонии. Бесполое размножение происходит в форме шизогонии, или множественного деления. Конечной стадией развития является образование спор и спорозонтов.

Паразиты человека относятся к отрядам Кровяных споровиков и Кокцидий.

16.3.1 Отряд Кровяные споровики (*Haemosporidia*)

Кровяные споровики на определенной стадии развития живут в эритроцитах различных позвоночных и человека. Их цикл развития происходит со сменой хозяев. Бесполое размножение происходит в теле позвоночных, половое — в организме беспозвоночных, чаще всего у насекомых. Стадия спор отсутствует, поскольку кровяные споровики передаются непосредственно от одного хозяина к другому, минуя внешнюю среду. Паразитами человека являются малярийные плазмодии.

Малярийные плазмодии — возбудители малярии, одного из древних и до сих пор широко распространенных заболеваний в глобальном масштабе. У человека паразитируют 4 вида малярийных плазмодиев: *Plasmodium vivax*, *Pl. malariae*, *Pl. falciparum*, *Pl. ovale*. Представители последнего вида в СССР не встречаются. По строению и циклу развития плазмодии всех 4 видов сходны между собой. Промежуточным хозяином для всех видов возбудителей малярии служит человек; дефинитивным — комары рода *Anopheles*.

Жизненный цикл. I. Презритроцитарная шизогония.

Плазмодий попадает к человеку при укусе зараженного комара, который вводит со слюной в кровь человека узкие полулунной формы спорозоиты. С током крови они разносятся по телу и проникают в клетки печени, где приобретают округлую форму, растут и превращаются в стадию шизонта. Через некоторое время шизонты начинают размножаться путем множественного деления или шизогонии. Ядро шизонта многократно делится, затем около каждого ядра обособляется участок цитоплазмы и шизонт распадается на большое число одноядерных мерозоитов (1000—5000 особей в зависимости от вида плазмодия). Этот процесс носит название презэритроцитарной, или тканевой шизогонии. При разрушении печеночной клетки образовавшиеся мерозоиты выходят из нее и переходят в ток крови, где проникают в эритроциты (рис. 178, см. на цвет. вкл.). У всех плазмодиев, патогенных для человека, презэритроцитарный цикл происходит однократно.

II. Эндоэритроцитарная шизогония. Мерозоиты, внедрившиеся в эритроциты, превращаются в шизонты. Мерозоит округляется, в его теле появляется вакуоль, заполненная прозрачной жидкостью, которая постепенно увеличивается и через 2—3 ч занимает центральную часть тела, оттесняя цитоплазму и ядро на периферию. На препаратах шизонт имеет вид кольца. Цитоплазма выглядит в виде узкого ободка голубого цвета, вишнево-красное ядро лежит на периферии, в то время как вакуоль не окрашивается, что создает впечатление пустоты. Плазмодий на этой стадии называется шизонтом в стадии кольца. Размеры паразита на данном этапе развития невелики, диаметр шизонтов составляет от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{6}$ диаметра эритроцита. В последующем вакуоль постепенно уменьшается, а объем цитоплазмы увеличивается. Шизонт быстро растет за счет поглощения гемоглобина эритроцита, выпускает псевдоподии и амебовидно двигается внутри эритроцита (рис. 179, а, см. на цвет. вкл.). Данная стадия развития получила название амебовидного шизонта. Постепенно шизонт заполняет весь эритроцит, после чего начинает размножаться путем шизогонии. Число образовавшихся мерозоитов у разных видов неодинаково: у *Pl. vivax* 22, *Pl. malariae* 6—12, *Pl. falciparum* 12—18. К этому времени эритроцит разрушается и мерозоиты выходят в плазму крови. Вместе с ними в плазму поступают продукты обмена плазмодиев, обладающие токсическим действием, что вызывает у больного приступ лихорадки. Вышедшие в плазму мерозоиты тут же внедряются в новые эритроциты, где процесс повторяется сначала, и через правильные интервалы времени образуются новые поколения мерозоитов. Период эндоэритроцитарной шизогонии у *Pl. vivax*, *Pl. falciparum* и *Pl. ovale* длится 48 ч (трехдневная малярия), у *Pl. malariae* — 72 ч (четырёхдневная малярия). За счет повторных шизогоний количество паразитов в организме человека быстро увеличивается. После нескольких циклов бесполого размножения начинается подготовка к половому процессу. Часть мерозоитов, внедрившись в эритроцит, не образует шизонты, а превращается в незрелые половые формы — гаметоциты. Некоторые образуют макрогаметоциты — женские половые формы, другие — микрогаметоциты — мужские. Гаметоциты отличаются от

шизонтов более крупными размерами, округлой формой и более темным ядром. В организме человека размножения и дальнейшего развития гаметоцитов не происходит.

Для дальнейшего развития гаметоциты должны попасть в организм окончательного хозяина — комара рода *Anopheles*, в котором происходит процесс полового размножения и спорогония.

III. Половое размножение и спорогония. Гаметоциты попадают в организм комара вместе с кровью больного. В желудке комара они начинают развиваться, превращаясь в зрелые половые формы, или гаметы. В процессе созревания микрогаметоцит делится, образуя 5—6 нитевидных микрогамет. Макрогаметоцит увеличивается в размерах и превращается в макрогамету. После оплодотворения образовавшаяся зигота приобретает вытянутую форму, становится подвижной оокинетой, проходит через стенку желудка и останавливается в наружном слое ее. Здесь она покрывается оболочкой и превращается в ооцисту, которая быстро растет. Затем начинается процесс спорогонии, в результате которого при делении ядра и цитоплазмы внутри ооцисты образуется огромное количество спорозонтов (до 1000). Оболочка созревших ооцист лопается, и спорозонты выходят в полость тела и гемолимфу, откуда направляются в слюнные железы комара.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. У больного развиваются периодические приступы лихорадки, связанные с одномоментным выходом из эритроцитов продуктов жизнедеятельности паразита в конце бесполой циклов размножения. Каждый приступ включает стадию озноба и повышения температуры до 40°C и длится до 6—12 ч (см. рис. 179, б, см. на цвет. вкл.). Интервалы между приступами зависят от вида плазмодия. Характерно увеличение печени и селезенки. При всех формах малярии у больных развивается прогрессирующая анемия. В тяжелых случаях, при отсутствии лечения, болезнь заканчивается смертельным исходом. Трех- и четырехдневная малярия умеренного климата характеризуются относительной доброкачественностью. Для тропической малярии характерно более тяжелое течение. Общие симптомы во время приступа выражены более резко. Нередко лихорадка становится неправильной, приступы могут быть ежедневными, что изнуряет больного.

Возможно бессимптомное паразитоносительство.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Обнаружение паразитов в мазке или толстой капле крови. Кровь рекомендуется брать во время приступа или тотчас же после него.

П р о ф и л а к т и к а. Резервуаром малярии служит прежде всего человек. Поэтому важным моментом общественной профилактики является выявление и лечение больных и паразитоносителей. Одновременно должна проводиться борьба с переносчиками — комарами. Личная профилактика сводится к личной защите от укусов комаров.

Б о р ь б а с м а л я р и е й. Малярия — одно из самых распространенных заболеваний человечества. Оно встречается во всех климатических зонах: тропической, субтропической и умеренной. Малярия причиняла и причиняет громадный ущерб. К началу 30-х годов на земном шаре больных малярией насчитывалось около 700 млн.

человек. В царской России количество больных малярией за каждый год составляло около 5 млн. человек. Смертность в отдельных очагах составляла более 35%. После победы Великой Октябрьской Социалистической революции по всей стране начала проводиться интенсивная борьба с малярией.

Организатором ее был проф. Е. И. Марциновский (1874—1934), именем которого назван созданный им Институт медицинской паразитологии и тропической медицины (ранее именуемый Институтом протозойных болезней и малярии). Упомянутый институт был центром, в котором проводилось изучение и разработка методов борьбы с малярией. В последующие годы институты были созданы в большинстве союзных республик. В 1934 г. был утвержден первый общесоюзный план мероприятий по борьбе с малярией и выделены специальные средства. В 1951 г. была поставлена задача полной ликвидации малярии. Эта задача была выполнена в 1960 г., когда в СССР практически малярия как массовое заболевание была ликвидирована: было выявлено всего 360 больных и 57 паразитоносителей, из них 62 случая — завозных.

Основной задачей советских маляриологов в настоящее время является предупреждение завозной малярии и проверка достоверности ликвидации заболевания в разных районах территории СССР. В настоящее время профилактические мероприятия проводятся паразитологическими отделами санитарно-эпидемиологических станций.

Советскими специалистами накоплен большой опыт борьбы с малярией, поэтому наша страна оказывает помощь в этом отношении другим странам мира.

16.3.2. Отряд Кокцидий (*Coccidia*)

Из представителей этого отряда наибольшее значение имеет токсоплазма.

Токсоплазма (*Toxoplasma gondii*). Широко распространенный паразит человека и животных. Вызывает заболевание токсоплазмоз.

Паразит впервые открыт в 1908 г. учеными Сплендором в Бразилии (у кроликов) и Николь и Мансо в Северной Африке (у грызунов гонди). Значение токсоплазм как возбудителей заболеваний человека было установлено значительно позднее (в 1930 г.). Систематическое положение долгое время оставалось неясным. Только в последние годы было установлено на основании электронно-микроскопических исследований и особенностей жизненного цикла, что токсоплазмы принадлежат к классу споровиков и отряду кокцидий.

Локализация. Клетки различных органов человека. Обнаружены в головном мозгу, сердечной и скелетных мышцах, тканях глаза, иногда в легких и стенках матки, оболочках плода.

Географическое распространение. Повсеместно.

Морфологическая характеристика. На стадии мерозоитов токсоплазмы имеют форму апельсиновой дольки или полумесяца (их длина равна 4—7 мкм, а ширина 2—4 мкм). Передний конец тела сужен, задний — расширен и закруглен (рис. 180).

На переднем конце находится конусовидное образование — коноид, в стенке которого расположены спирально закрученные фибриллы, придающие ему упругость. Считают, что коноид выполняет опорную функцию при проникновении паразита в клетки хозяина. От коноида в глубь тела проходят трубчатые мешковидно расширяющиеся на заднем конце органониды — роптрии (от 2 до 14). Предполагают, что они содержат вещества, облегчающие проникновение паразита в клетку. С роптриями, по-видимому, связаны сильно извивающиеся тяжи — микронемы, расположенные также в переднем конце тела. Возможно, что в микронемы поступают вещества из роптрий, которые также изливаются на клеточные мембраны. Кроме перечисленных органонидов, токсоплазмы имеют обще-клеточные органеллы. В середине тела расположено крупное ядро округлой формы. Пелликула, покрывающая тело токсоплазмы, состоит из трех мембран. Под ней расположена система трубчатых фибрилл, образующих вместе с пелликулой наружный скелет паразита.

Питание осуществляется через микропоры на поверхности тела — ультрамикроскопические впячивания пелликулы, которые, по мнению большинства исследователей, служат микроцитостомами.

Жизненный цикл. Окончательными хозяевами служат кошки и другие представители семейства кошачьих, промежуточными — различные виды птиц и млекопитающих, а также человек.

В кишечник промежуточного хозяина попадают ооцисты, содержащие спорозоиты. Последние освобождаются из ооцисты, проникают в эпителиальные клетки кишечника и там начинают размножаться путем деления надвое. В результате повторных делений в клетках хозяина образуется большое количество особей, которые окружаются общей оболочкой и образуют цисту.

При попадании цист в окончательного хозяина спорозоиты, проникнув в клетки кишечника, приобретают округлую форму и

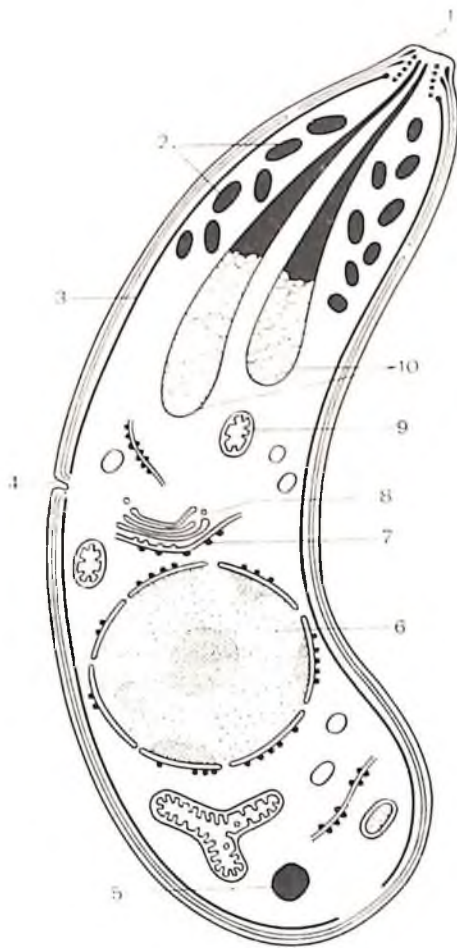


Рис. 180. Ультраструктура мерозонта (спорозонта) токсоплазмы.

1 — коноид, 2 — микронемы; 3 — микротрубочки; 4 — микропора; 5 — жировая капля; 6 — ядро; 7 — эндоплазматическая сеть; 8 — пластинчатый комплекс; 9 — митохондрии; 10 — роптрии.

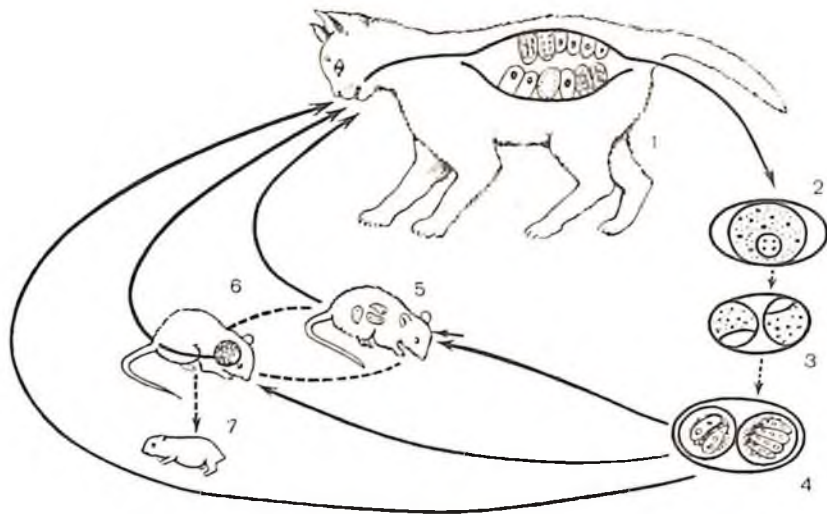


Рис. 181. Жизненный цикл токсоплазмы.

1 — кошка — основной хозяин, в котором происходит шизогония и половой цикл. 2, 3, 4 — стадии развития ооцисты (по 2 споры в каждой, по 4 спорозонта в споре), 5 — 6 — мышь — промежуточный хозяин, в котором происходит бесполое размножение и образование цист. 7 — внутриутробное заражение мышей.

превращаются в шизонты, которые начинают размножаться путем множественного деления, или шизогонии. В результате образуется группа мелких веретеновидных мерозоитов, располагающихся относительно друг друга как дольки мандарина (рис. 181). Через некоторое время мерозоиты выходят в просвет кишечника, внедряются в новые клетки и вновь превращаются в шизонтов. Через несколько шизогоний бесполое размножение сменяется половым процессом. Мерозоиты, проникнув в клетки, превращаются в незрелые половые формы — микрогаметоциты (мужские) и макрогаметоциты (женские). Из микрогаметоцитов образуются нитевидные сперматозоиды с двумя жгутиками.

Макрогаметоциты растут, превращаются в макрогаметы и сливаются с микрогаметами. Зигота образует прочную двухслойную оболочку и превращается в ооцисту. Внутри ооцист происходит спорогония и образуются две споры с четырьмя спорозонтами в каждой. Ооцисты являются инвазионной стадией как для промежуточного, так и для окончательного хозяина.

Ооцисты могут выделяться с испражнениями, мочой, через носовую слизь, слюну, и т. д. У млекопитающих возможно внутриутробное заражение через плаценту.

Токсоплазм отличает чрезвычайно широкий круг животных, служащих промежуточными хозяевами. Многие из них являются пищей для окончательного хозяина (грызуны, птицы), их ткани и органы при поедании служат источником заражения окончательного хозяина. Такая связь обеспечивает широкое распространение токсоплазм в природе, что способствует сохранению вида.

Человек заражается, очевидно, от домашних животных, прежде всего от кошек.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Клинические симптомы очень разнообразны, что объясняется различной локализацией паразита. Поражаются нервная, половая, лимфатическая системы, органы зрения. Нередко наблюдается бессимптомное носительство. Имеются данные о том, что среди населения встречается до 30% здоровых паразитоносителей.

П р о ф и л а к т и к а. Профилактические мероприятия общественного характера только разрабатываются. Личная профилактика в основном сводится к личной гигиене при общении с домашними животными.

16.4. КЛАСС ИНFUЗОРНИ (INFUSORIA)

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Наиболее сложноорганизованные простейшие. Форма тела разнообразна, чаще продольно-овальная. Размеры варьируют от 30—40 до 1000—2000 мкм. Органоиды передвижения — реснички. У некоторых имеются защитные приспособления — трихоцисты, короткие палочки, расположенные под пелликулой. При раздражении трихоцисты выстреливают, превращаясь в длинную упругую нить, поражающую врага или добычу. Ротовое отверстие часто окружено предротовой впадиной (перистом). Рот ведет в клеточную глотку (цитофаринкс), откуда пища попадает в эндоплазму и пищеварительную вакуоль. Непереваренные остатки удаляются через специальное отверстие — порошицу, расположенную у заднего конца тела.

Строение сократительной вакуоли усложнено — вокруг собственно вакуоли (центральный резервуар) расположены венчиком 5—7 приводящих канальцев. Удаляемые вещества сначала поступают в канальца, которые расширяются, затем выталкиваются в центральный резервуар, который также расширяется, а затем, сокращаясь, выводит жидкость наружу.

Ядерный аппарат представлен по меньшей мере двумя качественно различными ядрами. Крупное вегетативное ядро называется макронуклеусом, мелкое генеративное — микронуклеусом. Форма ядер обычно овальная. Функции макронуклеуса вегетативные — регуляция обмена веществ, синтез и РНК. Микронуклеус лежит рядом с макронуклеусом. В нем перед каждым делением происходит удвоение числа хромосом, поэтому микронуклеус рассматривают как структуру, осуществляющую передачу наследственной информации.

Р а з м н о ж е н и е. Размножаются бесполом (поперечное деление) и половым путем. Бесполое размножение время от времени сменяется половым процессом или конъюгацией, при которой происходит временное соединение двух особей и обмен частями ядерного аппарата и цитоплазмы с последующим расхождением. Периодическая смена бесполого размножения половым процессом обеспечивает обогащение генетического фонда, что дает материал для естественного отбора.

Единственной паразитической инфузорией человека является балантидий.

Балантидий (*Balantidium coli*).

Локализация. Толстый кишечник.

Географическое распространение. Повсеместно.

Морфологическая характеристика. Тело неправильно-овальной или яйцевидной формы. Размеры в длину 30—200 мкм, в ширину — 20—70 мкм. По величине это самый крупный паразит человека среди простейших. На переднем суженном конце тела находится перистом, который переходит в цитостом и воронкообразную глотку, расположенную в виде щели перпендикулярно к поверхности. На заднем конце тела находится анальная пора. Питается остатками непереваренной пищи (особенно крахмальными зернами), эритроцитами.

Сократительных вакуолей две. Макронуклеус имеет бобовидную или палочковидную форму. Около его вогнутой поверхности лежит округлый микронуклеус (рис. 182). Размножается поперечным делением и путем конъюгации. Цисты овальной или шаровидной формы (50—60 мкм в диаметре).

Жизненный цикл. Паразитирует в толстом отделе кишечника и особенно часто в слепой кишке.

Заражение происходит путем заглатывания цист. В пищеварительном тракте из цист образуются вегетативные формы. Размножаясь, балантидии иногда долго живут в кишечнике, не вызывая никаких патологических изменений. Но в ряде случаев под влиянием каких-то не вполне выясненных условий (например, миграционный аскаридоз) они начинают внедряться в стенку кишечника и разрушают ее, вызывая образование глубоких язв. Очевидно, разрушение тканей происходит так же, как и при амебиазе, с помощью литических ферментов паразитов. В нижних отделах кишечника вегетативные формы инцистируются и выносятся наружу.

Основным резервуаром балантидиаза считаются домашние и дикie свиньи. В некоторых хозяйствах зараженность достигает 100%.

В кишечнике животных балантидии легко инцистируются, в то время как в организме человека цисты образуются в сравнительно небольшом количестве. Животные выделяют цисты с фекалиями и загрязняют окружающую среду. Работники свиноферм могут заразиться при уходе за животными, уборке помещений для скота и т. д. Зараженность работников этой категории по сравнению с другими специальностями значительно выше. Цисты в фекалиях свиней сохраняются несколько недель. Вегетативные формы при комнатной температуре живут 2—3 дня.

Заражение происходит через загрязненные овощи, фрукты, грязные руки, некипяченую воду.

Патогенное действие. Образование кровотокающих язв в стенке кишечника, кровавый понос. Без лечения смертельный исход достигает 30%.

Лабораторная диагностика. Обнаружение в фекалиях вегетативных форм или цист.

Профилактика: соблюдение правил личной гигиены имеет

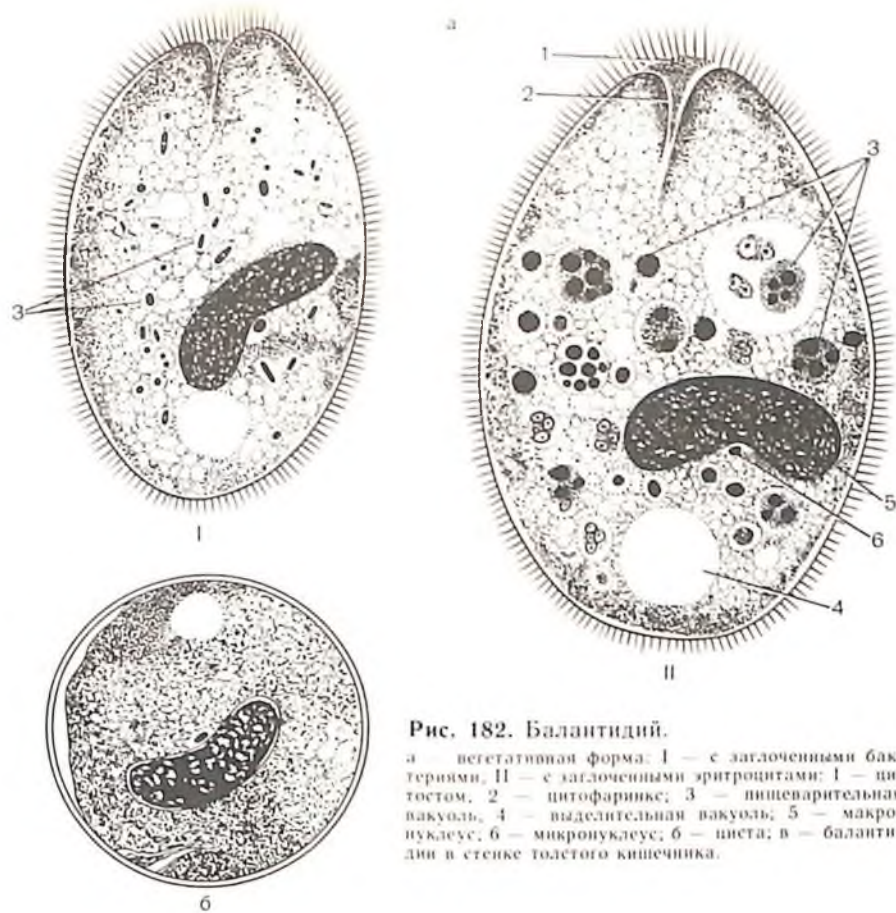
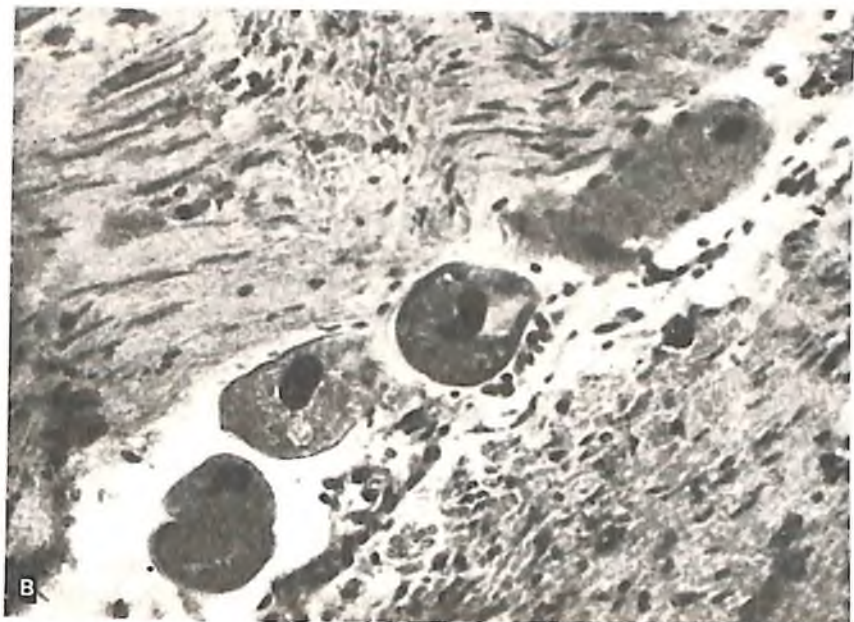


Рис. 182. Балантидий.

а — вегетативная форма: I — с заглоченными бактериями, II — с заглоченными эритроцитами; 1 — цитостом, 2 — цитофаринкс; 3 — пищеварительная вакуоль, 4 — выделительная вакуоль; 5 — макронуклеус, 6 — микронуклеус; б — шета; в — балантидии в стенке толстого кишечника.



основное значение; общественная — борьба с загрязнением среды фекалиями свиней, а также людей, соответствующая организация условий труда на свиноводческих фермах, своевременное выявление и лечение больных.

Глава 17

ГЕЛЬМИНТЫ (МЕДИЦИНСКАЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЯ)

17.1. ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES)

Морфологическая характеристика. Тело сплющено в дорсовентральном направлении (наиболее характерный внешний признак). Форма его, как правило, лентовидная или листовидная. Стенка представлена кожно-мышечным мешком, состоящим из слоя кожного эпителия и трех слоев гладкой мускулатуры — кольцевого, продольного и диагонального.

У паразитических червей поверхностный покровный слой приобретает особое строение. Как показали электронно-микроскопические исследования, он преобразован в утративший клеточное строение тегумент, в наружной части которого находится цитоплазма с большим количеством вакуолей, митохондрий и гранул. С помощью цитоплазматических тонких тяжей этот слой соединяется с глубже расположенным внутренним слоем, который находится под продольными и кольцевыми мышцами. Погруженная часть тегумента представлена грушевидными участками цитоплазмы, содержащими ядра. Внутри кожно-мышечного мешка располагаются внутренние органы, пространство между которыми заполнено особой рыхлой соединительной тканью — паренхимой, в которой накапливаются запасные питательные вещества. Полость тела отсутствует.

У плоских червей развиты пищеварительная, выделительная, нервная и половая системы. Дыхательная и кровеносная системы отсутствуют. Пищеварительная система представлена ртом, глоткой, пищеводом и двумя кишечными каналами — прямыми или разветвленными. Рот, глотка и пищевод, выстланный кутикулой, составляют передний, эктодермальный отдел пищеварительной трубки, кишечник — средний энтодермальный отдел. В нем происходит переваривание и всасывание пищи. Заканчивается кишечник слепо. Анального отверстия нет. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот. У некоторых плоских червей (ленточные) пищеварительная система отсутствует.

Выделительная система протонефридиального типа, состоящая из специализированных терминальных, или звездчатых, клеток, разбросанных по всему телу, и системы отходящих от них ветвистых канальцев. В середине каждой клетки находится полость с пучком ресничек. Электронно-микроскопические исследования показали, что стенки начального участка канальцев звездчатых клеток состоят из продольно расположенных плотных цитоплазматических тяжей, разделенных

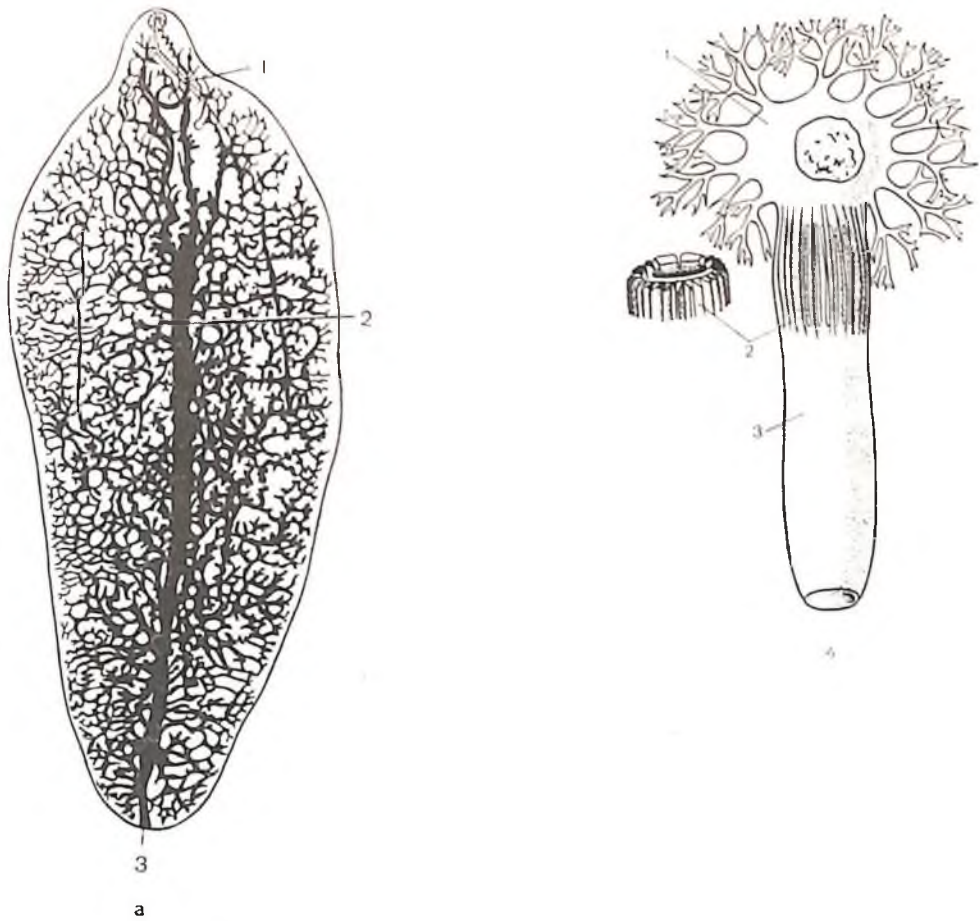


Рис. 183. Выделительная система трематод.

а — расположение каналов: 1 — собирательные каналы протонефридиев; 2 — центральный выделительный канал; 3 — выделительная пора; б — электронно-микроскопическая схема строения протонефридиальной клетки: 1 — звездчатая часть мерцательной клетки; 2 — цитоплазматические тяжи; 3 — трубка (внутримерцательное пространство).

тончайшими шелевидными просветами, затянутыми слизистой пленкой. Через эти шелевидные отверстия поступают жидкие продукты диссимиляции и избыток жидкости, подлежащие удалению. Канальцы соединяются между собой, образуют два латеральных канала, которые сливаются и открываются непарной выделительной порой на заднем конце тела. Движение ресничек в клетках и канальцах создает ток жидкости по направлению к выделительному отверстию (рис. 183). Протонефридиальная система удаляет продукты диссимиляции и регулирует осмотическое давление.

Нервная система представлена двумя нервными узлами, которые находятся в переднем конце тела и соединены комиссурами. От них отходят вдоль тела нервные стволы, из которых наиболее развиты боковые. Нервные стволы соединяются между собой комиссурами, образуя систему, именуемую ортогоном. К органам чувств относятся нервные чувствительные окончания (сенсиллы).

Подавляющее большинство плоских червей гермафродиты, т. е. каждая особь имеет мужскую и женскую половую систему, устроенную сложно.

- К л а с с и ф и к а ц и я. Тип плоские черви включает 3 класса: 1. Класс Ресничные черви (*Turbellaria*). 2. Класс Сосальщики (*Trematoda*). 3. Класс Ленточные черви (*Cestoda*). Паразиты человека относятся к двум последним классам.

17.1.1. Класс Сосальщики (*Trematoda*)

Класс включает только паразитические формы.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Тело в большинстве случаев имеет листовидную форму и размеры от 2 до 80 мм. Кожно-мускульный мешок представлен тегументом и тремя мышечными слоями — кольцевым, диагональным, продольным.

Имеют специальные органы прикрепления (фиксация) к телу хозяина или присоски. Каждая присоска представляет собой циркулярную мышцу с полостью внутри. Обычно имеется 2 присоски — ротовая и брюшная. Ротовая расположена на переднем конце тела, терминально, и связана с ротовым отверстием, брюшная — на брюшной стороне и служит только для фиксации.

Пищеварительная система имеет типичное строение. Пищей для сосальщиков служат содержимое кишечника, клеточные элементы, слизь, жидкая часть крови и т. д.

Выделительная система протонефридиального типа. Диссимиляция осуществляется анаэробным путем, энергия освобождается за счет гликогена клеток паренхимы.

Нервная система представлена ортогоном, органы чувств — сенсорным аппаратом (сенсиллы, чувствительные щетинки и др.).

Половая система достигает исключительного развития и очень сложно устроена. Все трематоды, за исключением шистозом, гермафродиты.

Мужская половая система состоит обычно из двух компактных семенников, от каждого из которых отходят семяпроводы. На переднем конце тела они соединяются и образуют непарное соединение — семенной пузырь, переходящий в семяизвергательный канал. Дистальный отдел этого канала проходит внутри совокупительного органа — цирруса. Мужские половые клетки образуются в семенниках, затем по семяпроводам поступают в циррус.

Женская половая система начинается яичником (непарный), в котором образуются женские половые клетки. Он имеет форму разветвленной трубки или округлого тельца. От яичника отходит яйцевод, который открывается в небольшую полость — оотип. По яйцеводу женские половые клетки проходят из яичника в камеру оотипа, где происходит оплодотворение (рис. 184, 185).

К женской половой системе относятся также желточники, состоящие из большого числа округлых пузырьков, расположенных в боковых частях тела. От желточников отходят каналы, впадающие в оотип. В желточниках образуются клетки, богатые желтком, который

используется развивающимся зародышем. Оотип или центральная камера — небольшая полость, куда открываются протоки всех органов женской половой системы и где происходит процесс оплодотворения и формирования яиц.

Матка представлена узкой трубкой, образующей многочисленные петли. Один ее конец открывается в оотип, другой заканчивается на переднем конце тела женским половым отверстием рядом с отверстием цирруса. В матке происходит развитие в яйце зародыша. Кроме того, у сосальщиков матка одновременно выполняет и функцию влагалища — через нее в оотип поступают мужские половые клетки.

Тельце Мелиса — мелкие одноклеточные железы, расположенные около оотипа. Жидкий секрет, выделяемый ими, заполняет оотип и, возможно, участвует в образовании оболочки (скорлупы) яйца. Отходящий от оотипа на спинную сторону короткий канал называется лауреровым каналом. Предполагают, что он служит для удаления избытка половых продуктов.

Все перечисленные органы связаны между собой в единую систему.

О п л о д о т в о р е н и е и ф о р м и р о в а н и е я и ц а. Оплодотворение, как правило, перекрестное, т. е. при размножении черви соединяются попарно и обмениваются мужскими половыми клетками. Сперматозоиды из цирруса поступают в матку партнера и проходят в оотип, где соединяются с яйцеклетками. Оплодотворенное яйцо окружается желточными клетками, которые прилипают к его поверхности, после чего снаружи образуется оболочка. Сформированное яйцо поступает из оотипа в матку и продвигается к наружному половому отверстию, в то время как в яйце развивается зародыш. Созревшее яйцо выходит через отверстие матки наружу.

Яйцо имеет характерные особенности: форма овальная, на одном полюсе находится крышечка, через которую выходит личинка.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. Сложный, со сменой хозяев и несколькими поколениями личиночных стадий.

Окончательным хозяином служат позвоночные и человек, промежуточным, обязательным — моллюски. Некоторые трематоды, кроме того, имеют второго промежуточного хозяина, которым могут

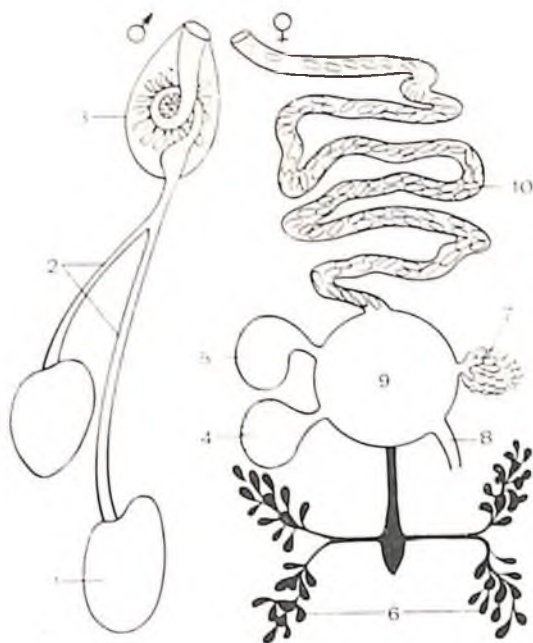


Рис. 184. Схема строения половой системы трематод.

1 — семенник, 2 — семяпровод, 3 — циррусная сумка с циррусом, 4 — яичник, 5 — семяприемник, 6 — желточники, 7 — тельце Мелиса, 8 — Лауреров канал, 9 — оотип, 10 — матка (влагалище).

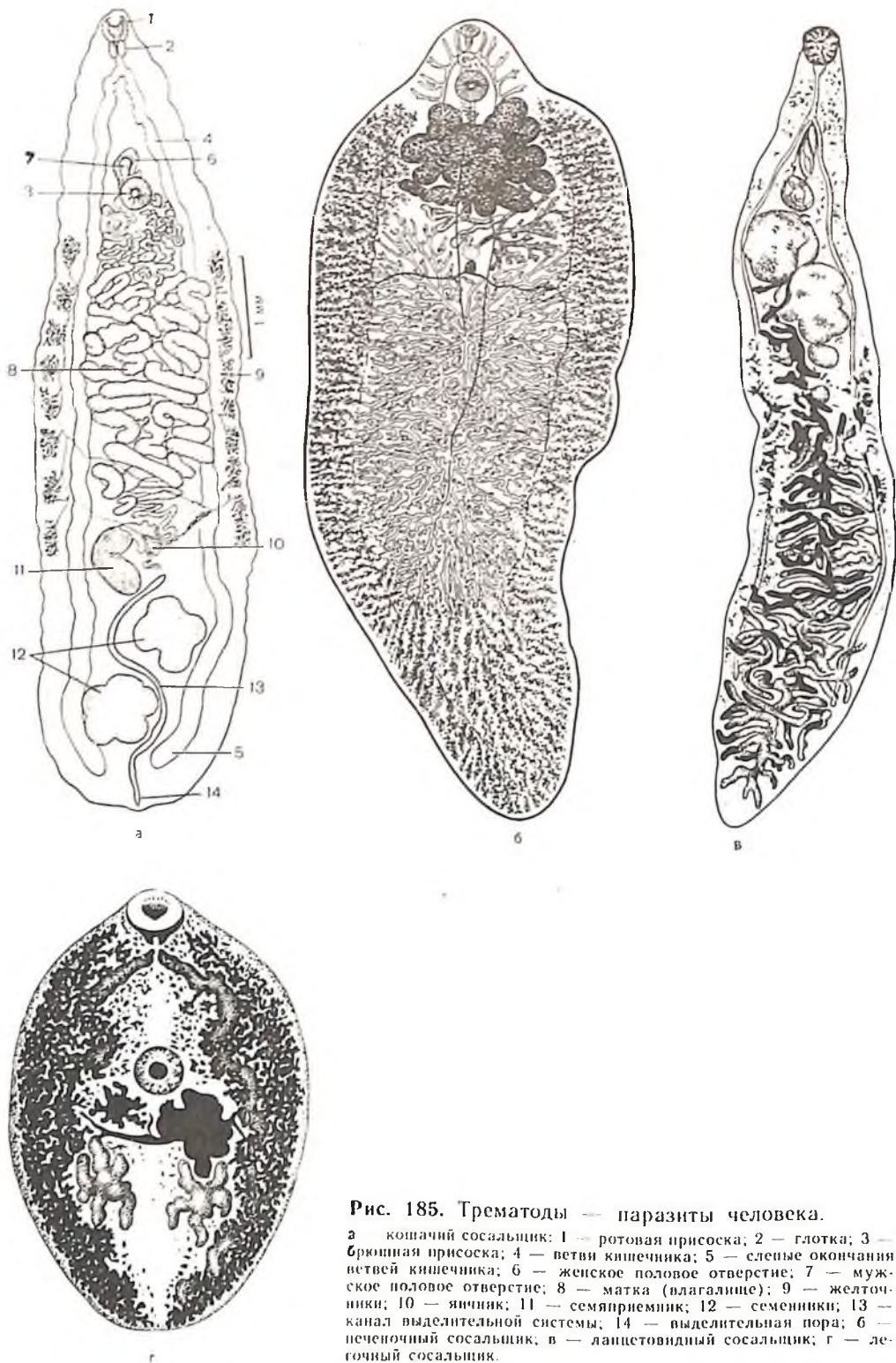


Рис. 185. Трематоды — паразиты человека.

а — кошачий сосальщик: 1 — ротовая присоска; 2 — глотка; 3 — брюшная присоска; 4 — ветви кишечника; 5 — слепые окончания ветвей кишечника; 6 — женское половое отверстие; 7 — мужское половое отверстие; 8 — матка (плагалище); 9 — желточники; 10 — яичник; 11 — семяприемник; 12 — семенники; 13 — канал выделительной системы; 14 — выделительная пора; **б** — печеночный сосальщик; **в** — ланцетовидный сосальщик; **г** — легочный сосальщик.

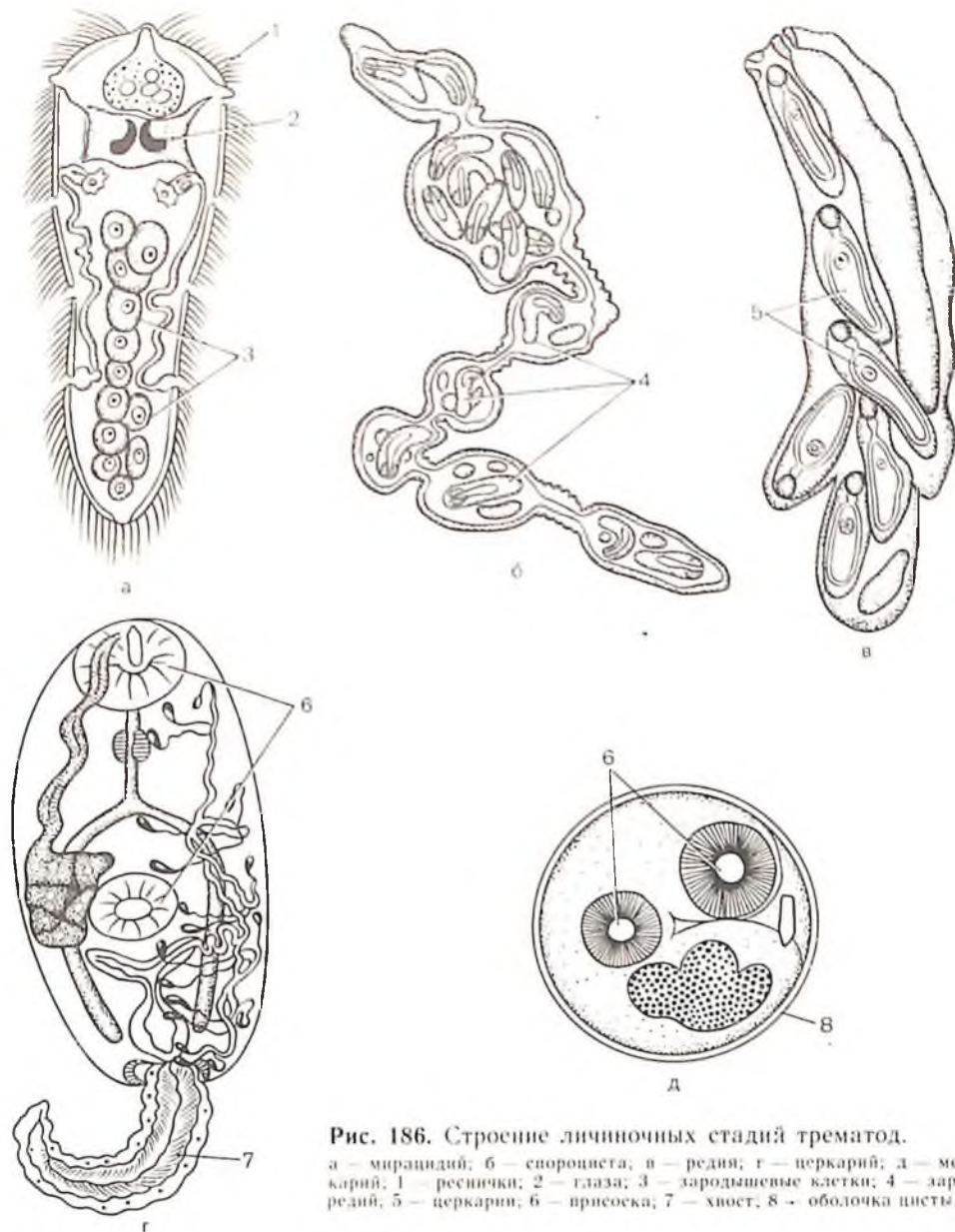


Рис. 186. Строение личиночных стадий трематод.

а — мирацидий; б — спороциста; в — церкия; г — метакеркарий; д — метакеркарий; 1 — реснички; 2 — глаза; 3 — зародышевые клетки; 4 — зародыши ресий; 5 — церкарии; 6 — присоска; 7 — хвост; 8 — оболочка цисты.

быть низшие позвоночные и представители различных групп беспозвоночных.

Характерной особенностью жизненного цикла служит размножение личиночных стадий путем партеногенеза.

Половозрелая форма — марита — откладывает яйца, которые выносятся наружу. Для дальнейшего развития яйцо, как правило, должно попасть в воду. Из яйца выходит первая личиночная стадия — мирацидий, имеющий овальную форму, ресничный покров, 2 пигментных глазка на переднем конце тела и протонефридии. В задней

части тела мирацидия находятся так называемые зародышевые клетки, которые дают начало следующему поколению личиночных форм. Мирацидий плавает в воде и активно проникает в тело моллюска — промежуточного хозяина. Здесь мирацидий превращается в мешковидную спороцисту, внутри которой сохраняются зародышевые клетки. Через некоторое время из каждой зародышевой клетки внутри спороцисты развиваются без оплодотворения, т. е. путем партеногенеза, следующая личиночная стадия — редия. Она имеет удлиненное тело, глотку, зачатки кишечника, нервной и выделительной систем и также содержит зародышевые клетки. Количество редий, развивающихся в спороцисте, зависит от вида трематод (от 8 до 100). Редии выходят из спороцисты в окружающую ткань моллюска. В теле редии из зародышевых клеток также партеногенетически образуется следующее поколение личинок — церкарии (рис. 186). Последние имеют тело с хвостовым придатком, 2 присоски, кишечник, сформированную выделительную систему, а иногда и зачаток половой системы. На переднем конце тела у некоторых форм находится острый стилет или пучок шипов, выполняющих перфорирующую функцию, и группа желез проникновения. Церкарии выходят из редии и затем из тела моллюсков и свободно плавают в воде.

У большинства трематод в дальнейшем церкарий проникает во второго промежуточного хозяина (позвоночные, беспозвоночные) и там превращаются в инцистированную форму — метацеркария. У тех трематод, которые имеют одного промежуточного хозяина, церкарий инцистируется непосредственно во внешней среде. Эта стадия называется адолескарий. Метацеркарий и адолескарий являются инвазионными для окончательного хозяина, в организме которого они превращаются в мариту.

В связи со сложностью цикла развития значительная часть личиночных стадий трематод погибает, не достигая половозрелой формы. Действительно, развитие будет прервано, если яйцо не попадет в воду; если мирацидий не встретит моллюска соответствующего вида или моллюск будет уничтожен другими животными; если церкарий не встретит окончательного хозяина и т. д. В результате лишь ничтожный процент личинок достигает стадии мариты. Вышеуказанная огромная гибель компенсируется двумя путями: 1) мощным развитием половой системы у мариты и продукцией огромного числа половых продуктов (тысячи и десятки тысяч); 2) размножением в стадии личиночных форм; каждая спороциста дает от 8 до 100 редий, каждая редия, в свою очередь, дает от 20 и более церкариев. В результате потомство одного мирацидия может составлять от 600 до 200 000 церкариев.

Трематоды распространены по всему земному шару. Класс включает большое количество форм, патогенных для человека. Заболевания, вызываемые сосальщиками, называются трематодозами.

Кошачий, или сибирский, сосальщик (*Opisthorchis felineus*). Вызывает заболевание описторхоз, впервые описанное К. Н. Виноградовым в 1891 г. в Сибири.

Л о к а л и з а ц и я. Половозрелые особи паразитируют в желчных протоках печени, желчном пузыре, поджелудочной железе.

Географическое распространение. На территории СССР встречается в районе Оби и Иртыша, реже в бассейне Камы, Днепра.

Морфологическая характеристика. Передний конец тела уже заднего. Каналы кишечника не разветвленные, заканчиваются не доходя до заднего конца тела. Матка занимает среднюю часть тела. Кзади от нее расположен округлый яичник и бобовидный семяприемник. В задней четверти тела находятся два лопастных семенника, между которыми виден S-образно изогнутый канал выделительной системы. Желточники находятся между каналами кишечника и краем тела. Яйца бледно-желтой окраски, с крышечкой на одном полюсе.

Жизненный цикл. Окончательные хозяева — человек, кошка, собака, лисица, песец и другие плотоядные животные. Промежуточные хозяева: первый — пресноводный моллюск *Vithynia leachi*, второй — рыбы семейства карповых (язь, плотва, сазан, вобла и др.). Через желчные протоки окончательного хозяина яйца попадают в кишечник и с фекалиями выносятся наружу. Для развития яйцо должно попасть в воду и быть заглоченным моллюском (рис. 187), в организме которого из яйца выходит мирацидий, затем последовательно образуются спороцисты, редии, церкарии. Последние выходят из моллюска и активно или пассивно проникают в тело рыбы, где в подкожной клетчатке или мышцах превращаются в метацеркарии. При поедании окончательным хозяином зараженной рыбы метацеркарии попадают в его пищеварительный тракт, затем паразит проникает в печень и желчный пузырь, где превращается в половозрелую форму (мариту).

Человек заражается при употреблении в пищу плохо прожаренной и проваренной рыбы. Особенно широко распространен описторхоз в тех районах, где существует обычай употреблять в пищу сырую свежемороженую рыбу. Зараженность в очагах описторхоза может достигать 90%.

Описторхоз является природно-очаговым заболеванием. Его резервуаром в природе служат дикие животные, участие человека для распространения болезни необязательно.

Патогенное действие. Паразиты оказывают токсическое действие на организм больного. Скопление паразитов от 20 тыс. экземпляров (известно обнаружение до 75 тыс. паразитов) вызывает задержку тока желчи и сока поджелудочной железы, приводит к развитию цирроза в пораженных органах. При большом количестве гельминтов возможен смертельный исход.

Лабораторная диагностика. Диагноз ставится на основании обнаружения яиц паразита в фекалиях больного или в содержимом двенадцатиперстной кишки. Яйца начинают выделяться через месяц после заражения.

Профилактика: личная — не употреблять в пищу сырую, вяленую и малосоленую рыбу; перед употреблением проводить термическую обработку рыбы; общественная — соблюдение определенных условий посола рыбы, помещение рыбы в холодильные камеры

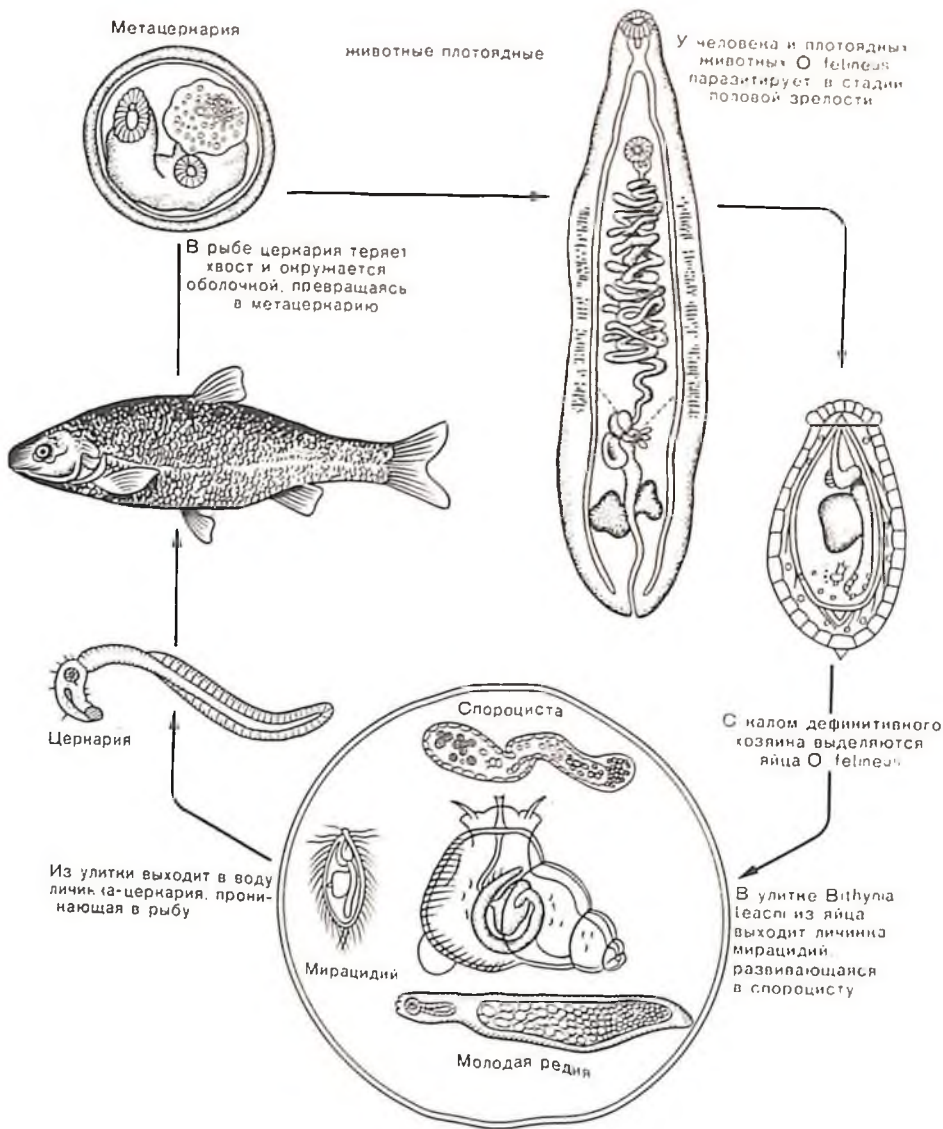


Рис. 187. Жизненный цикл кошачьего сосальщика.

при температуре $-25-40^{\circ}\text{C}$ на срок от 3 до 72 ч, охрана воды от заражения фекалиями, санитарно-просветительная работа.

Печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*). Вызывает заболевание фасциолез.

Локализация. Желчные протоки печени.

Географическое распространение. Во всех странах, но в небольшом количестве случаев. Однако наблюдения последних лет позволяют думать, что этот сосальщик встречается чаще, чем предполагали раньше. Недавно во Франции и на Кубе наблюдали

вспышки заболевания, получившего широкое распространение. В СССР встречается сравнительно редко.

Морфологическая характеристика. Крупные размеры (в длину до 3—5 см), передняя часть тела вытянута в виде конуса. На нем расположены 2 присоски — ротовая (терминально) и брюшная (на уровне основания конуса). Каналы кишечника имеют многочисленные разветвления. Семенники также сильно разветвлены и расположены в средней части тела. Матка розетковидная, лежит позади брюшной присоски. Яичник также разветвлен. Желточники сильно развиты, образуют широкую зону по краю всего тела, кроме переднего конуса.

Жизненный цикл. Дефинитивные хозяева — травоядные животные, крупный рогатый и мелкий рогатый скот, свиньи, лошади, а также человек. Промежуточные хозяева — пресноводные моллюски, обитающие в стоячих водоемах, среди них наиболее распространен малый прудовик — *Limnea (Galba) truncatula*. Яйца, выделившиеся с фекалиями окончательного хозяина, должны попасть в воду. В воде открывается крышечка яйца и из него выходит мирацидий, который активно внедряется в тело моллюска и проходит в печень, где последовательно образуются стадии развития: спороциста, редии, церкарии. Церкарии активно выходят из моллюска и некоторое время плавают в воде. Затем они прикрепляются к водным растениям, теряют хвост, покрываются плотной оболочкой, превращаются в адолескариев. Животные поедают растения и при этом заглатывают адолескариев. Особенно часто заражение скота происходит на заливных лугах.

Заражение человека происходит при питье сырой воды, особенно из стоячих водоемов, или при употреблении невымытых овощей и зелени (чаще всего салата), поливаемых водой из водоемов, содержащих адолескариев.

В кишечнике человека оболочка адолескариев растворяется и из них выходят фасциолы. Затем паразит проникает в печень и желчный пузырь через сосуды воротной вены или, проникая через стенку кишечника в брюшную полость, а оттуда в печень.

Патогенное действие. То же, что при описторхозе.

Лабораторная диагностика. Основной метод — обнаружение яиц в фекалиях больного. Яйца характеризуются крупными размерами и желтоватой окраской. На одном из полюсов имеется крышечка. Следует иметь в виду, что яйца могут быть обнаружены у здорового человека в том случае, если он ел печень зараженных фасциолезом животных («транзитные яйца»). Во избежание ошибок следует исключить из рациона больного печень.

Профилактика: личная — не употреблять для питья сырую воду, особенно из стоячих водоемов, тщательно мыть зелень и овощи; общественная — санитарно-просветительная работа, борьба с моллюсками, ветеринарные мероприятия, связанные с оздоровлением животных.

Легочный сосальщик (*Paragonimus westermani*). Вызываемое заболевание парагонимоз.

Географическое распространение. Основной очаг — некоторые районы Юго-Восточной Азии: Китай, Корея, Япония и др. В СССР зарегистрированы отдельные случаи на Дальнем Востоке.

Локализация. Мариты живут в мелких разветвлениях бронхов, вызывая образования кистозных полостей.

Морфологическая характеристика. Характерная яйцевидная форма тела, красно-коричневая окраска. Размеры 7,5—12,0×4—6 мм. Ротовая присоска расположена терминально, брюшная — примерно на середине брюшной стороны тела. Кишечные каналы широкие, неразветвленные, по ходу образуют многочисленные изгибы. По бокам от брюшной присоски лежат с одной стороны дольчатый яичник, с другой — матка. Желточники расположены в боковых частях. Несколько кзади от матки и яичника расположены два лопастных семенника. Половое отверстие открывается сзади брюшной присоски.

Жизненный цикл. Окончательные хозяева — человек, собака, кошка, тигр, леопард, свинья. Первый промежуточный хозяин — пресноводные моллюски рода *Melania*, второй — пресноводные раки и крабы.

Половозрелые формы живут попарно в кистах бронхов и отложенные яйца выделяются вместе с мокротой во внешнюю среду. Часть яиц может заглатываться и выделяться с фекалиями. Для дальнейшего развития яйцо должно попасть в воду. Из яйца выходит мирацидий и активно проникает в моллюска, в котором развиваются личиночные стадии (спороцисты, реди, церкарии). Церкарии внедряются в речных крабов или раков, где превращаются в метацеркарии.

Человек заражается при употреблении в пищу сырых и плохо проваренных раков и крабов. Парагонимусы выходят из оболочки, проникают через стенку кишечника в брюшную полость, а оттуда через диафрагму — в плевру и легкие.

Патогенное действие. В тканях легких гельминты вызывают воспаление, кровоизлияния, позднее образование кистозных полостей. Появляется лихорадка, кашель с мокротой и примесью крови, что может симулировать туберкулез. Яйца с током крови могут заноситься в различные органы. Особенно опасно попадание яиц в головной мозг.

Лабораторная диагностика. Обнаружение яиц гельминта в мокроте или фекалиях. Яйца довольно крупные, желтой окраски, с крышечкой.

Профилактика: личная — не употреблять в пищу сырых или плохо термически обработанных раков и крабов; общественная — санитарно-просветительная работа, охрана водоемов от загрязнения фекалиями.

17.1.2. Класс Ленточные черви (*Cestoda*)

Все представители этого класса — эндопаразиты, обитающие в половозрелой форме в кишечнике человека и животных.

Морфологическая характеристика.

Характерным внешним признаком служит лентовидное тело, разделенное на членики, или проглоттиды. Размеры резко варьируют: от 1 мм до 10—18 м (в длину). На переднем конце тела находится головка, или сколекс, несущий органы фиксации. За ней следует шейка, от которой почкуются членики. Количество члеников колеблется от 3 до 5000.

На головке находятся органы фиксации: присоски (обычно 4), хоботок с крючьями или присасывательные щели — ботрини.

Шейка является зоной роста гельминта. Именно здесь образуются новые членики. По мере роста шейки на ней возникает поперечная перегородка, отделяющая задний участок, превращающийся в проглоттиду. Новые членики постепенно отодвигают образовавшиеся ранее назад. Поэтому в передней части тела находятся самые молодые членики, а на заднем конце самые старые, или зрелые проглоттиды, которые отрываются от стробилы. В процессе перемещения члеников к заднему концу происходит их созревание, что выражается в изменении формы и внутреннего строения. Молодые членики самые мелкие, но постепенно их размеры увеличиваются и при этом начинает преобладать длина или ширина. Кроме формы, со степенью зрелости членика изменяется состояние половой системы. В самых молодых члениках половая система отсутствует, затем появляются органы мужской половой системы, а затем в проглоттидах, расположенных примерно в середине стробилы, появляется и женская половая система, после чего членик становится гермафродитным, или незрелым.

В дальнейшем у многих видов часть половых органов в члениках редуцируется, остается лишь матка, содержащая зрелые яйца, — такой членик называется «зрелым». Он может отделяться от стробилы и выделяться наружу.

Кожно-мускульный мешок имеет типичное для плоских червей строение. Снаружи находится тегумент. Особенностью наружного цитоплазматического слоя тегумента служат многочисленные волосовидные выросты, которые участвуют в процессе питания.

Мышечная система представлена кольцевыми и продольными слоями, а также пучками дорсовентральных мышц. Внутри кожно-мускульного мешка находятся паренхима и внутренние органы.

Пищеварительная система отсутствует. Цестоды поглощают пищу всей поверхностью тела. Наличие на поверхности тегумента выростов способствует осуществлению этого процесса. Редукцию пищеварительного тракта объясняют паразитированием в тонком кишечнике, где находится уже переваренная и подготовленная к усвоению пища.

Выделительная и нервная системы имеют типичное строение.

Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

Половая система по сравнению с другими системами органов достигает исключительного развития и отличается большой сложностью строения. Цестоды — гермафродиты. Характерной особенностью служит многократное повторение комплексов мужских и женских половых органов в каждом членике. Благодаря такому строению ленточные черви обладают огромной плодовитостью, вырабатывая колоссальное количество половых продуктов.

Мужская половая система состоит из большого числа пузыревидных округлых семенников. От них отходят тонкие семявыносящие каналы, которые соединяются между собой и образуют широкий семяпровод. Он направляется к половой клоаке (полость, куда открываются протоки мужской и женской половой систем) и там открывается мужским половым отверстием. Дистальный отрезок семяпровода выполняет функцию совокупительного органа или ширруса.

Женская половая система состоит в основном из тех же элементов, что и половая система сосальщиков. Яичник обычно один, но разделен на доли (две или больше) и имеет древовидную или сетевидную структуру. Яйцевод выносит яйцеклетки в оотип. Сетевидное строение имеет также желточник. У цестод появляется специальный орган для поступления мужских половых клеток — влагалище, или вагина. Это тонкая трубка, которая одним концом соединена с оотипом, а другим открывается в половую клоаку рядом с мужским половым отверстием. Матка может иметь различную форму: иногда это трубка, свернутая в петли, заканчивающаяся выходным отверстием, через которое яйца выходят во внешнюю среду, иногда — это трубка, оканчивающаяся слепо; у некоторых — матка мешковидная.

В гермафродитных члениках происходит процесс образования половых продуктов, оплодотворения и образования яиц, которые переходят в матку, где начинается их созревание. По мере поступления яиц матка увеличивается в размерах (за исключением форм, имеющих выходное отверстие в матке) и постепенно заполняет весь членик, вытесняя остальные органы половой системы. В результате у многих цестод происходит частичная атрофия органов половой системы, исчезают семенники и яичники. Такой членик, как уже было сказано, называется «зрелым», он способен отрываться от стробилы.

Оплодотворение у цестод, как правило, осуществляется между различными члениками одной особи или между разными особями.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. Имеют сложный цикл развития со сменной хозяев и несколькими личиночными стадиями.

Дефинитивным хозяином служат позвоночные животные и человек, промежуточным — большей частью позвоночные, но могут быть и беспозвоночные.

Для многих цестод характерен чрезвычайно узкий круг хозяев. Так, например, бычий цепень паразитирует в личиночной стадии только у крупного рогатого скота, в ленточной — только у человека.

В цикле развития всех цестод обязательно присутствуют две личиночные стадии — онкосфера и финна.

Онкосфера, или первая личиночная стадия, развивается в яйце, когда оно еще находится в членике, имеет шаровидную форму и несет 6 крючьев. Снаружи она покрыта оболочкой, имеющей радиальную исчерченность и иногда реснички. В кишечнике промежуточного хозяина онкосфера освобождается из яйца, с помощью крючьев проникает в кровеносные сосуды и с током крови пассивно разносится в различные части тела.

Там из онкосферы образуется вторая личиночная стадия — финна,

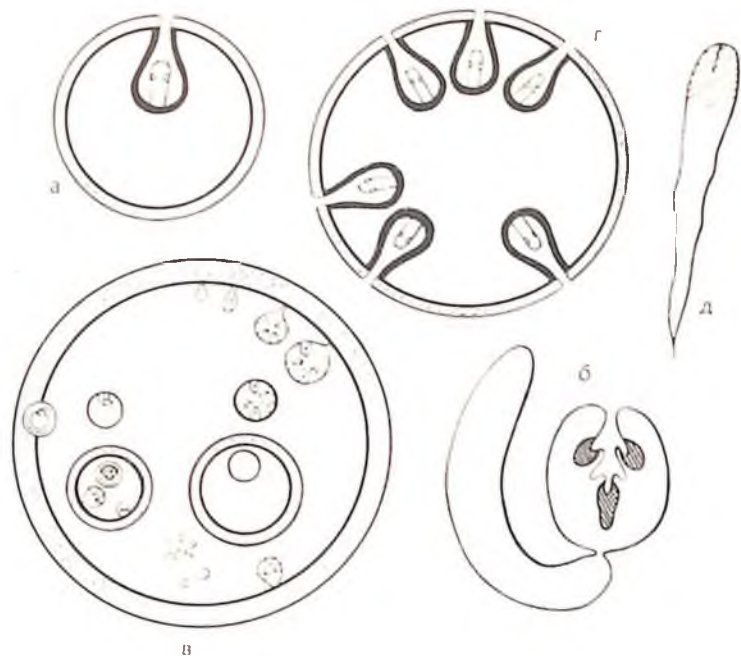


Рис. 188. Виды финн ленточных червей.

а — цистисцерк, б — цистисцеркод, в — эхинококк, г — ценур, д — плероцеркоид.

как правило, представляющая собой пузырь, наполненный жидкостью, внутри которого ввернута одна или более головок.

У разных видов цестод финны устроены неодинаково (рис. 188). Различие состоит в количестве головок, ввернутых внутрь пузыря, и наличии или отсутствии в пузыре дочерних и даже внучатых пузырей. У отдельных видов финна имеет не пузырчатую, а червеобразную форму. Для дальнейшего развития финна должна попасть в кишечник окончательного хозяина. Там под влиянием пищеварительных соков головка выворачивается из пузыря наружу и прикрепляется к стенке кишечника, пузырь переваривается и отпадает. После этого от шейки начинают расти членики.

Заболевания, вызываемые цестодами, называются цестодозами. Многие цестодозы человека представляют собой распространенные и тяжелые заболевания.

Свиной цепень (*Taenia solium*). Вызывает заболевание тениоз.

Локализация. Половозрелые формы паразитируют в тонком кишечнике человека.

Географическое распространение. Повсеместно, где развито свиноводство.

Морфофизиологическая характеристика. Лентовидное тело белого цвета длиной 1,5—2 м, в отдельных случаях может достигать 5—6 м. Головка микроскопических размеров (2—3 мм) несет венчик крючьев и 4 присоски. За головкой находится

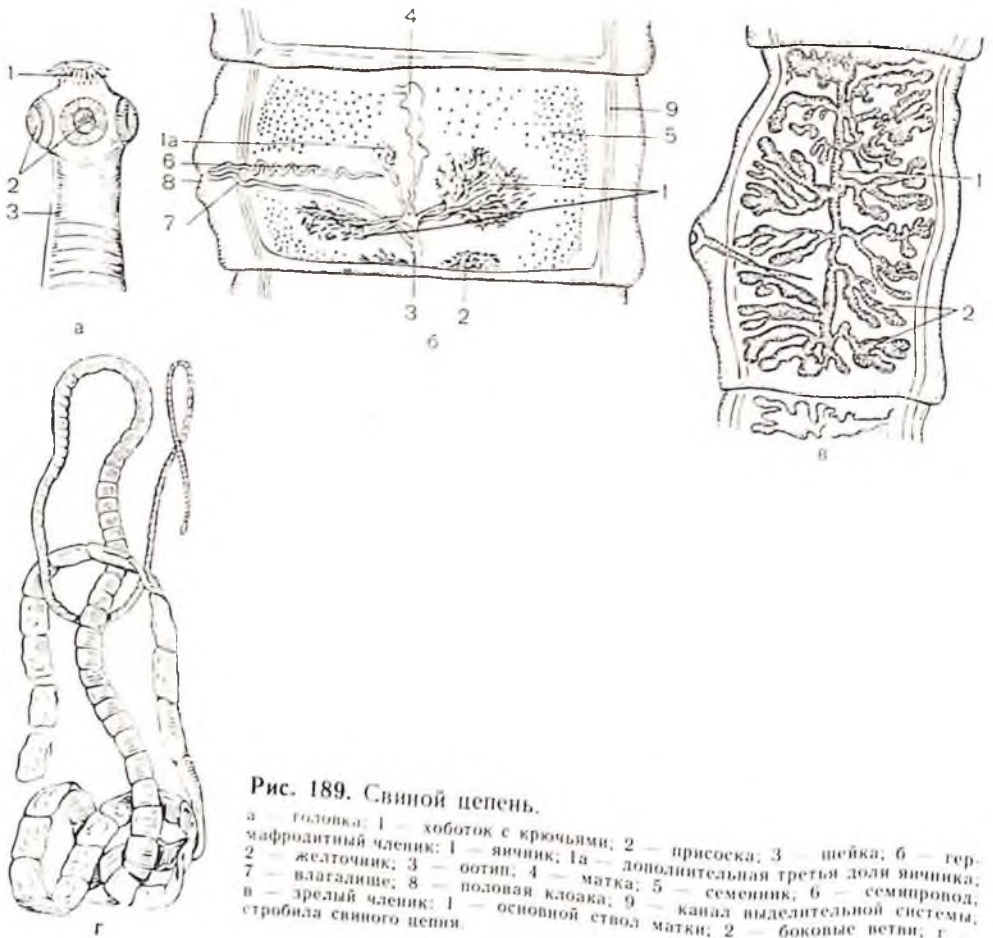


Рис. 189. Свиной цепень.

а — головка: 1 — хоботок с крючьями; 2 — присоска; 3 — шейка; б — гермафродитный членик: 1 — яичник; 1а — дополнительная третья доли яичника; 2 — желточник; 3 — овотоп; 4 — матка; 5 — семенник; 6 — семипрод; 7 — влагалище; 8 — половая клоака; 9 — канал выделительной системы; в — зрелый членик: 1 — основной ствол матки; 2 — боковые ветви; г — стробила свиного цепня.

шейка, затем членики. Гермафродитные членики имеют квадратную форму. Матка слепо замкнута и занимает в члениках срединное положение. Яичник имеет две крупные доли и третью маленькую дольку (дополнительную), что служит отличительным видовым признаком. Под яичником располагается желточник. Семенники находятся в боковых частях проглоттиды, половая клоака — сбоку (рис. 189).

В зрелых члениках матка образует 7—12 ответвлений с каждой стороны, что служит диагностическим признаком.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. Окончательный хозяин только человек, промежуточный — свинья, иногда человек.

Источником инвазии служит только человек. Больной выделяет с фекалиями зрелые членики, содержащие яйца. Для дальнейшего развития яйцо должно попасть в кишечник свиньи. Обычно свиньи поедают фекалии и заглатывают яйца, из которых в желудке выходит 6-крючья онкосфера. С помощью крючьев она пробуравливает стенку кишечника, проникает в кровеносные сосуды и заносится с то-

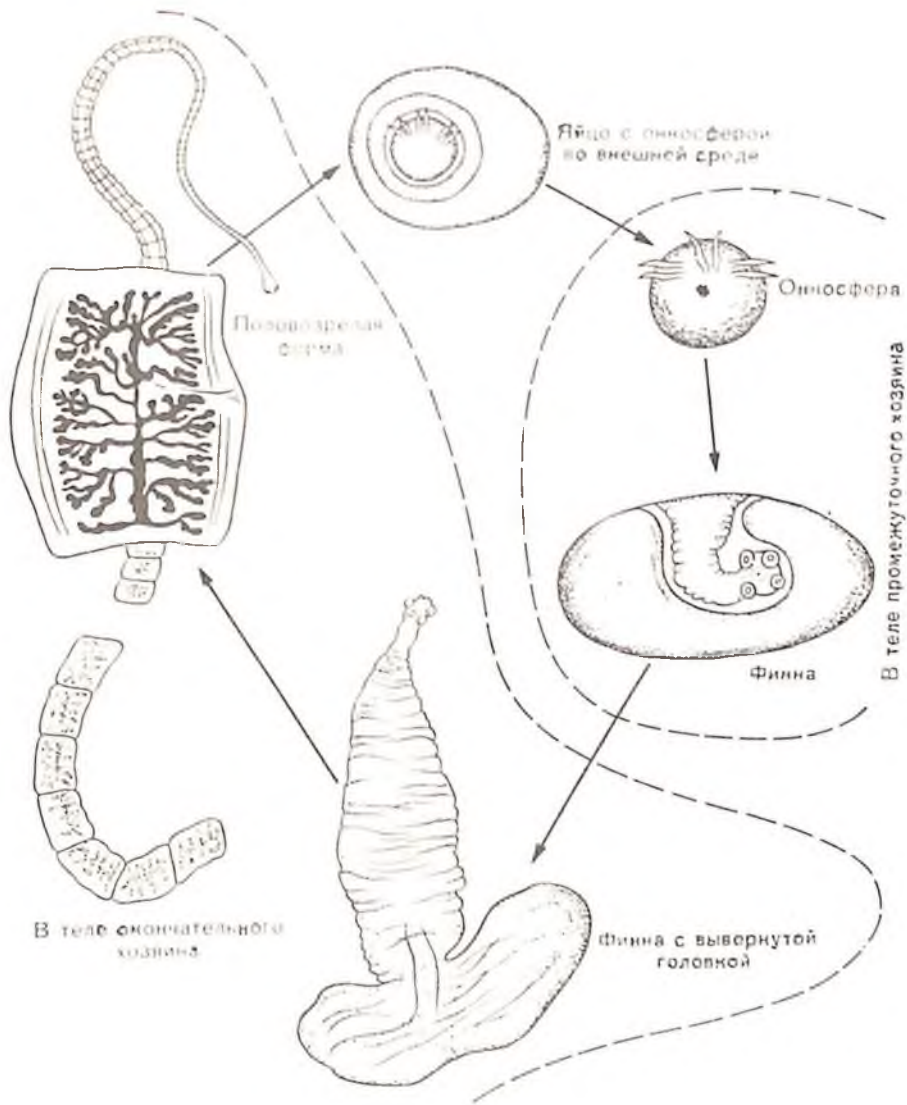


Рис. 190. Жизненный цикл свиного цепня.

ком крови в различные органы, прежде всего в скелетную мускулатуру. Здесь онкосфера превращается в финну, типа цистицерк. Она представляет собой небольшой пузырек (диаметром до 10 мм), наполненный жидкостью, внутрь которого ввернута одна головка. Финны сохраняются в мышцах свиньи длительное время (рис. 190).

Финны превращаются в половозрелую форму, попав в кишечник окончательного хозяина — человека. Заражение происходит при употреблении в пищу плохо проваренного или прожаренного мяса свиньи, содержащего финны. Под действием пищеварительного сока головка выворачивается из пузыря наружу и прикрепляется к стенке кишечника.

Пузырь переваривается, после чего начинается почкование члеников от шейки. Ленточная форма может жить у человека длительное время.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Складывается из нескольких моментов — механического воздействия, потребления пищи хозяина, токсического воздействия продуктов жизнедеятельности.

Симптоматика разнообразна. Могут наблюдаться тошнота, рвота, поносы, отсутствие аппетита. Тяжелым осложнением тениоза является цистицеркоз, т. е. развитие в организме больного финнозных стадий (см. ниже).

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Обнаружение яиц в фекалиях не позволяет поставить точный диагноз, так как онкосферы свиного и бычьего цепней морфологически неотличимы. Необходимо обнаружение зрелых члеников, которые распознают по числу боковых ветвей матки (7—12).

П р о ф и л а к т и к а: личная — не употреблять в пищу непродовольственной, сырой или полусырой свинины, свиного сала; общественная — санитарно-ветеринарные мероприятия: санитарно-просветительная работа, охрана окружающей среды от загрязнения фекалиями человека, санитарное благоустройство населенных мест, обследование работников свиноферм на зараженность тениозом, ветеринарно-санитарный надзор, экспертиза свиных туш на мясокомбинатах, бойнях и рынках. Согласно существующему законодательству, каждая туша до поступления в продажу подлежит осмотру для выявления финнозных стадий свиного цепня. Зараженное мясо не допускается в продажу, оно направляется в техническую утилизацию, перерабатывается на непищевые продукты (мыло, удобрение и др.). В случае незначительной зараженности допускается, после длительной термической обработки, продажи в виде консервов.

Цистицеркоз. Причина заболевания — присутствие в организме человека финнозных стадий свиного цепня. Человек в этом случае становится промежуточным хозяином, что случается довольно редко.

Цистицеркоз может возникать двумя путями — как осложнение тениоза и независимо от него. В первом случае у человека, зараженного ленточной формой свиного цепня, при рвоте вместе с содержимым кишечника в желудок могут забрасываться зрелые членики. Здесь они разрушаются, из них выходят яйца, которые, попадая в кишечник, начинают развиваться. Из яйца выходят онкосферы и по кровеносным сосудам разносятся по организму, где превращаются в финны — цистицерки (отсюда название заболевания). В данном случае человек заражается от себя, поэтому говорят о самозаражении, или аутоинвазии.

Второй путь связан с несоблюдением правил личной гигиены. Здоровый человек может случайно проглотить яйца, находящиеся на загрязненных пищевых продуктах и загрязненных руках.

Л о к а л и з а ц и я. Разнообразна, особенно опасно попадание цистицерков в мозг и глаза.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Более опасен, чем тениоз, так как финны, локализуясь в глазах или мозгу, вызывают тяжелые последствия. Особенно опасно развитие цистицерков в мозгу, где они



Рис. 191. Цистицеркоз мозга.

достигают более крупных размеров и служат причиной тяжелых нарушений и смерти больного (рис. 191). Развитие финны в глазу приводит к потере зрения. Лечение только оперативное. Финны, локализующиеся в мышцах или в подкожной соединительной ткани, не вызывают жалоб.

Лабораторная диагностика. Затруднена.

Профилактика: личная — соблюдение правил личной гигиены; общественная — санитарно-просветительная работа.

При лечении больных тениозом необходимо предотвращать рвоту, нельзя применять средства, растворяющие членики, дегельминтизация должна проводиться в быстрые сроки.

Бычий, или невооруженный, цепень (*Taeniarhynchus saginatus*). Вызывает заболевание тениаринхоз.

Локализация. Половозрелая форма обитает в тонком кишечнике человека.

Географическое распространение. Повсеместно, встречается чаще, чем свиной цепень.

Морфологическая характеристика. Один из самых крупных гельминтов человека, достигает в длину 10 и даже 18 м. По строению сходен со свиным цепнем (рис. 192). Отличительными признаками служат отсутствие крючьев на сколексе (отсюда название невооруженный) и третьей дополнительной дольки яичника в гермафродитном членике (яичник представлен только двумя долями). Кроме того, в зрелом членике матка имеет значительно больше боковых ответвлений (от 17 до 35). Зрелые членики, отрываясь от стробилы, могут самостоятельно выползать из анального отверстия и передвигаться по телу и белью.

Жизненный цикл. Окончательный хозяин только человек, промежуточный — крупный рогатый скот. Больной человек выделяет с



Рис. 192. Бычий цепень.

фекалиями членики и яйца, которые могут быть съедены скотом. В организме промежуточного хозяина развиваются онкосферы и финны. Образовавшиеся в мышцах финны попадают к человеку при употреблении в пищу зараженного мяса, которое плохо проварено или прожарено. Яйца бычьего цепня в отличие от яиц свиного цепня не способны развиваться в организме человека, поэтому финнозная стадия у него не встречается.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Менее опасен, чем тениоз, так как не дает осложнений в виде цистицеркоза. Присутствие ленточной формы вызывает симптомы, сходные с описанными при тениозе. Важное эпидемиологическое значение имеет длительность обитания паразита в организме человека (несколько десятков лет) и ежесуточное выделение 5—8 члеников.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а.

Для точного диагноза необходимо обнаружение в фекалиях зрелых члеников и подсчет количества боковых ветвей матки. Яйца, как уже было отмечено, нельзя отличить от яиц свиного цепня.

П р о ф и л а к т и к а: личная — не покупать мяса, не прошедшего экспертизы, не употреблять в пищу плохо проваренного или прожаренного мяса; общественная — мероприятия, предупреждающие заражение крупного рогатого скота, выявление и лечение больных, особенно работающих в животноводстве; постройка уборных, не позволяющих скоту иметь доступ к фекалиям; охрана территории от загрязнения фекалиями человека; мероприятия, направленные на предупреждение заражения человека, — организация ветеринарной экспертизы, осмотр туш рогатого скота на мясокомбинатах, бойнях, рынках с последующей выбраковкой. Мясо, в зависимости от степени зараженности, или направляется на техническую утилизацию, или после длительной обработки (замораживание, термическая обработка) выпускается в виде консервов.

Зараженность мяса при тениаринхозе гораздо ниже, чем при тениозе. В промежуточных хозяевах финны, как правило, живут недолго, поэтому считается, что тениаринхоз можно ликвидировать.

Карликовый цепень (*Hymenolepis nana*). Вызывает заболевание гименолепидоз.

Л о к а л и з а ц и я. Ленточная форма паразитирует в тонком кишечнике человека.

Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Зарегистри-

рован во многих странах. В СССР — повсеместно, преимущественно на юге, на Крайнем Севере встречается редко.

Морфологическая характеристика. Размеры, по сравнению с другими цестодами, очень небольшие: длина — 1,5—2 см, реже до 5 см (отсюда название «карликовый»). Сколекс шаровидной формы несет втягивающийся хоботок с крючьями и присосками. Шейка очень длинная и тонкая. Стробила содержит примерно 200 члеников. В проглоттидах преобладает размер в ширину. Зрелые членики более крупные, в них видна мешковидная матка с яйцами, вытесняющая остальные органы. Яйца круглой или овально-круглой формы (см рис. 193, а).

Жизненный цикл. Человек служит и окончательным, и промежуточным хозяином. Заражение происходит при попадании яиц в рот. В тонком кишечнике из яиц выходят онкосферы, которые проникают в ворсинки слизистой и превращаются в финну, типа шистицерконда. Последняя состоит из пузыря с свернутой внутрь головкой и хвостового придатка. Финна растет, разрушает ворсинку и выпадает в просвет кишечника (см. рис. 193, б). Здесь под влиянием пищеварительного сока головка выворачивается, прикрепляется к стенке кишечника начинается почкование члеников. Через 14—15 дней формируется половозрелая особь.

Считают, что яйца, выделившиеся в полость кишечника, иногда могут развиваться в половозрелую форму, не выходя из пищеварительного тракта, т. е. может иметь место внутрикишечная аутоинвазия. Количество паразитов обычно велико (до 1500 экземпляров), что связывают с возможностью аутоинвазии.

Патогенное действие. Болеют дети в возрасте от 3 до 12 лет. Наблюдаются тошнота, рвота, длительный понос, боли в животе, иногда головные боли, эпилептиформные припадки.

Лабораторная диагностика. Обнаружение яиц в фекалиях.

Профилактика: личная — соблюдение правил личной гигиены, общественная — пропаганда гигиенического содержания детей, борьба с грызунами, так как предполагают, что мышинный и крысиный карликовые цепни могут заражать человека.

Направления профилактики определяют способом заражения. Основной путь передачи гименолепидоза — занесение яиц (выделяются уже инвазионными) через грязные руки при соприкосновении с загрязненными предметами. Овощи, фрукты, вода играют незначительную роль.

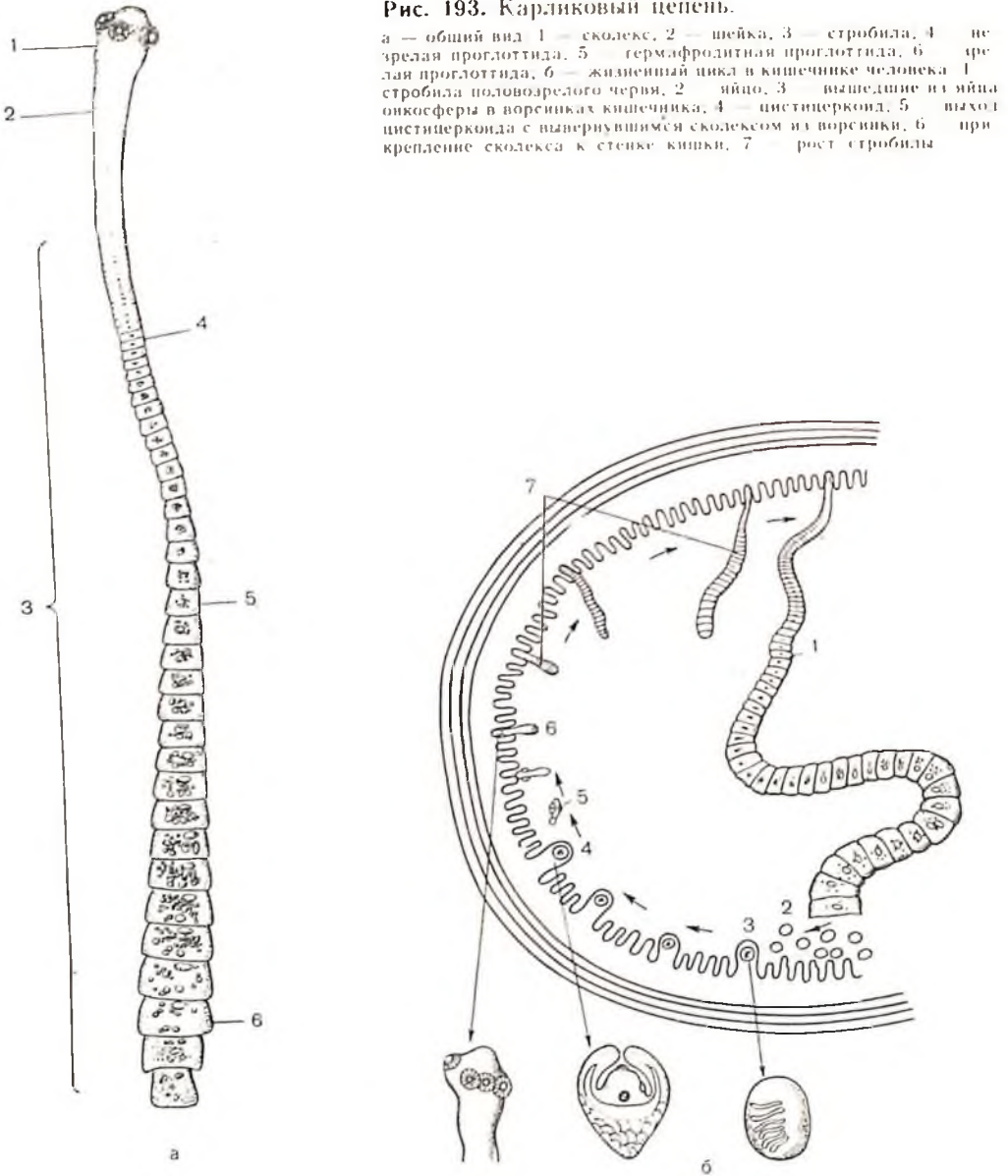
Эхинококк (*Echinococcus granulosus*). Вызывает заболевание эхинококкоз.

Локализация. У человека, в отличие от остальных цестод, паразитирует в финнозной стадии, поражает печень, легкие, мозг, трубчатые кости, но может встречаться в любом органе.

Географическое распространение. Повсеместно, но особенно характерен для стран с пастбищным животноводством. В СССР распространен неравномерно, в основном на юго-востоке.

Морфологическая характеристика.

Рис. 193. Карликовый цепень.



Мелкий ленточный червь, имеющий в длину всего 3—5 мм. Головка снабжена присосками и двумя рядами крючьев, шейка короткая, стробила состоит всего из 3—4 члеников (см. рис. 194, а). Задний членик (зрелый) крупный, составляет около половины длины тела, содержит матку, имеющую боковые выросты. Предпоследний членик гермафродитный. Выделившиеся членики могут активно передвигаться.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. Окончательные хозяева — собака, волк, шакал, промежуточные — травоядные млекопитающие, крупный и

мелкий рогатый скот, свиньи, верблюды, олени, а также человек. Зрелые членики выползают из анального отверстия окончательного хозяина, преимущественно собаки, и активно расползаются по шерсти, выделяя при этом яйца. Членики, выброшенные с фекалиями, переползают на траву. Домашние травоядные животные поедают траву и одновременно заглатывают яйца эхинококка (рис. 195).

В кишечнике промежуточных хозяев из яйца выходит онкосфера, проникающая в кровеносные сосуды. По воротной вене она попадает в печень (первое место по частоте поражения). Онкосферы, не осевшие в печени, через правое сердце попадают в легкие. Часто онкосферы, пройдя из легких в большой круг кровообращения, попадают в головной мозг и другие органы. Там онкосфера превращается в финну типа эхинококк, имеющую сложное строение. Стенка пузыря состоит из двух оболочек — наружной (хитиновой) и внутренней (зародышевой). Внутри пузыря содержится жидкость, из зародышевой оболочки образуются мелкие пристеночные выпячивания или выводковые камеры со сколексами внутри. В полости пузыря, кроме

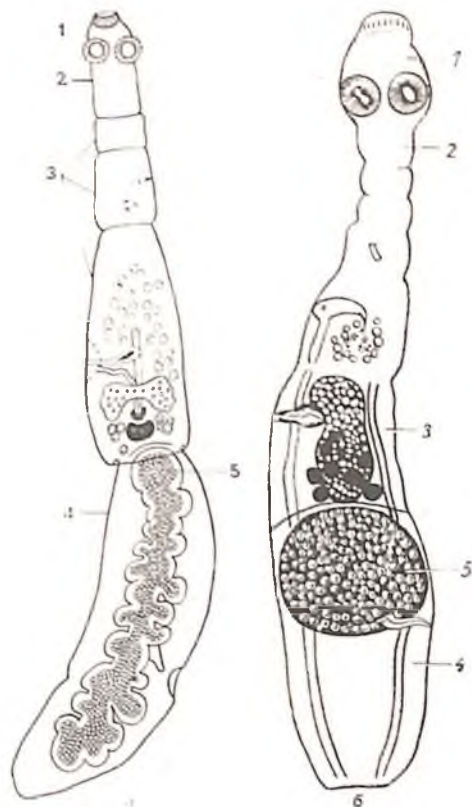


Рис. 194. Эхинококк и альвеококк.

а — эхинококк; б — альвеококк; 1 — головка; 2 — шейка; 3 — гермафродитные членики; 4 — зрелый членик; 5 — матка, наполненная яйцами.

того, могут находиться дочерние и внучатые пузыри, тоже содержащие камеры со сколексами. Финна растет медленно и может достигать огромных размеров — у животных описана финна массой 64 кг, а у человека — размером с головку новорожденного ребенка. Иногда дочерние пузыри растут не внутрь пузыря, а наружу, разрушая орган. Финны в теле промежуточного хозяина живут несколько лет. Для дальнейшего развития они должны попасть в кишечник окончательного хозяина. Заражение собак и хищников происходит при поедании органов скота, зараженных эхинококком. Из финны, попавшей в кишечник, развивается огромное количество ленточных форм.

Человек чаще всего заражается при несоблюдении правил личной гигиены от больных собак, на шерсти которых находятся яйца. Через немытые руки яйца попадают в рот. Возможно заражение от овец, к шерсти которых приставают яйца эхинококка от сторожевых собак.

Человек не играет существенной роли в распространении

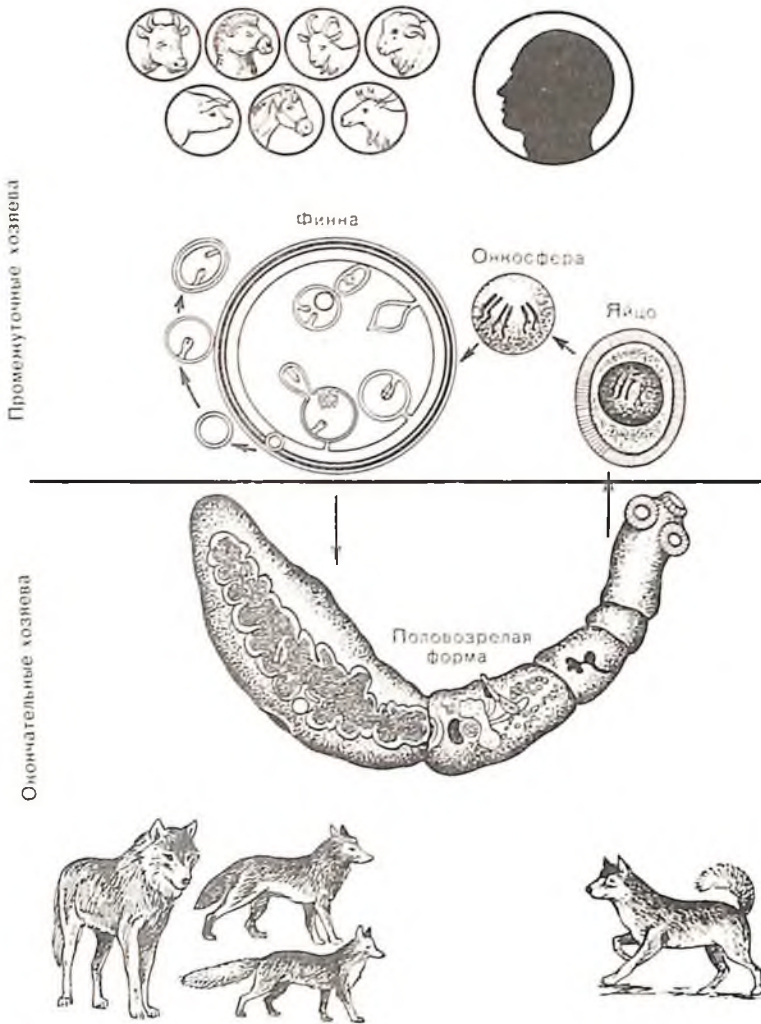


Рис. 195. Жизненный цикл эхинококка.

эхинококкоза, так как финна после его смерти обычно не передается животным, а погибает. Таким образом, человек является по отношению к эхинококку биологическим тупиком.

Патогенное действие. Обусловлено токсическим действием пузырной жидкости и механическим воздействием пузыря на окружающие ткани, нарушающие функции органа. Лечение только хирургическое. Без своевременного хирургического вмешательства может наступить смерть. Чрезвычайно опасен разрыв крупных эхинококковых пузырей, так как содержащаяся в них жидкость токсична и может вызвать шок и мгновенную смерть. Кроме того, при этом происходит обсеменение брюшной полости дочерними сколексами и развитие множественного эхинококкоза. Иногда обсеменение насту-

пает в результате попадания жидкости из финны со сколексами при хирургическом лечении эхинококкоза.

Лабораторная диагностика. Локализация эхинококковых пузырей во внутренних органах человека исключает возможность непосредственного выделения паразита в целях диагностики. Поэтому для постановки диагноза используют непрямые иммунологические реакции.

Профилактика: личная — мытье рук после общения с собаками, соблюдение общих правил личной гигиены; общественная — уничтожение бродячих собак, проведение дегельминтизации служебных сторожевых собак, особенно в овцеводческих хозяйствах; проведение экспертизы туш крупного и мелкого рогатого скота в местах забоя; не следует допускать скармливания органов, зараженных эхинококкозом животных, собакам; такие органы подлежат уничтожению.

Альвеококк (*Alveococcus multilocularis*). Возбудитель альвеококкоза выделен в самостоятельный род совсем недавно; до этого его, благодаря значительному сходству, относили к роду эхинококков и называли *Echinococcus multilocularis*.

Локализация. В основном та же, что и при эхинококкозе, но первично поражает всегда печень (за редким исключением).

Географическое распространение. В отличие от эхинококкоза распространение очаговое. В СССР также зарегистрировано очаговое заболевание, в основном в Западной Сибири, Красноярском, Хабаровском краях, Якутии, Средней Азии, Башкирии.

Морфологическая характеристика. Ленточная форма очень сходна с таковой эхинококка. Отличительные признаки: количество крючьев на головке, шаровидная форма матки (боковых выпячиваний не бывает), расположение полового отверстия в передней части бокового края членика, а не в задней (см. рис. 194, б). По строению финнозной стадии альвеококк резко отличается от эхинококка. Финна представляет собой конгломерат мелких пузырьков, заключенных в общую соединительную капсулу (строму). Пузырьки не содержат жидкости, почкуются только наружу и постепенно прорастают ткань по типу злокачественной опухоли.

Жизненный цикл. Окончательный хозяин — лисица, песец, волк, собака, иногда кошка, промежуточный — мышевидные грызуны, а также человек. Таким образом, альвеококкоз распространен среди диких животных и является природно-очаговым заболеванием. В остальном цикл развития не отличается от эхинококка. Человек заражается во время охоты на лисец, песцов, через шкурки, зараженные яйцами, и при общении с собаками на охоте, использовании их как ездовых и пр. Другие промежуточные хозяева заражаются, поедая пищу, загрязненную фекалиями. Заражение окончательного хозяина происходит при поедании мышевидных грызунов (рис. 196).

Патогенное действие. Альвеококкоз встречается реже, чем эхинококкоз, но характеризуется злокачественным течением, поражая прежде всего печень. Величина узлов альвеококка достигает в диаметре 15 см. Характерно метастазирование в близкие и отдаленные

присосок несет две продольные присасывательные щели — ботрии (рис. 197). Проглоттиды имеют характерную форму — их ширина в несколько раз больше длины. В строении и расположении органов половой системы существуют отличия по сравнению с цепнями, имеющими диагностическое значение. Наиболее важны следующие: половая колака находится не сбоку, а на вентральной стороне членика, у его переднего края. Желточники расположены в боковых частях членика вентрально от семенников. Матка имеет собственное отверстие, через которое яйца выделяются по мере поступления, и не образует боковых ветвей. Она свернута в петли, образуя характерную розетку. Благодаря такому строению матки в зрелых члениках не происходит атрофии органов половой системы в такой степени, как у тениид.

Яйца с закругленными концами, желто-коричневой окраски, содержат на одном из полюсов крышечку.

Жизненный цикл. Окончательный хозяин — человек и плотоядные млекопитающие (собака, реже кошка, медведь, песец, лисица и др.). Промежуточные хозяева: первый — веслоногие рачки, второй — пресноводные рыбы (щуки, налим, судак, лососевые и др.). Окончательные хозяева выделяют с фекалиями яйца, которые для развития должны попасть в воду. Из яйца выходит ресничная личинка корацидий. Если она заглатывается циклопами, из него выходит онкосфера и проникает с помощью крючьев через стенку кишечника в полость тела. Здесь онкосфера превращается в финну типа процеркоид. Последний имеет удлиненное тело, на заднем конце расположен характерный округлый диск с крючьями.

Рачок может быть съеден рыбами. В желудке второго промежуточного хозяина циклоп переваривается, процеркоид проникает в мышцы и превращается в плероцеркоид, представляющий собой плотную червеобразную личинку белого цвета, длиной около 6 мм. На переднем конце находятся две присасывательные щели. Если зараженная рыба будет съедена другой хищной рыбой, плероцеркоид сохраняет жизнеспособность и приживается в тканях другого хозяина.

Окончательные хозяева (человек и плотоядные животные) инвазируются, поедая зараженную рыбу в сыром или полусыром виде. В кишечнике плероцеркоид присасывается ботриями и превращается в половозрелую особь.

Патогенное действие. Лентецы повреждают стенку кишечника, ущемляя ее ботриями. Скопление паразитов, иногда несколько десятков, может вызвать кишечную непроходимость. Нередко у больного развивается тяжелая анемия, вызванная адсорбцией на поверхности тела гельминта витамина В₁₂, играющего важную роль в кроветворении.

Лабораторная диагностика. Обнаружение в фекалиях яиц или члеников лентеца.

Профилактика: личная — не употреблять в пищу сырую, полусырую, плохо проваренную или прожаренную рыбу или икру; одним из факторов распространения дифиллоботриоза является привычка употребления сырой свежемороженой рыбы (строганина);

общественная — санитарно-просветительная работа; охрана воды и почвы от загрязнения; введение специальных режимов, обезвреживающих рыбу перед продажей; выявление и дегельминтизация больных.

17.2. ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ (NEMATHELMINTHES)

Наиболее характерным внешним признаком служит несегментированное, цилиндрическое или веретенообразное тело, имеющее на поперечном срезе круглую форму. Внутри кожно-мускульного мешка находится первичная полость тела. В пищеварительной трубке появляется третий, задний, отдел, заканчивающийся анальным отверстием. Выделительная система или протонефридная, или представлена видоизмененными кожными железами. Половая система у большинства нематод раздельнополая. Нервная система представлена нервными ганглиями в переднем конце тела и отходящими нервными стволами. Дыхательная и кровеносная системы отсутствуют. Согласно классификации В. А. Догеля (1981), тип Nematelminthes включает в себя 5 классов: 1. Класс Нематоды (Nematoda). 2. Класс Брюхоресничные (Gastrotricha). 3. Класс Киноринхи (Kinorinchi). 4. Класс Волосатики (Gordiaceae). 5. Класс Коловратки (Rotatoria). Основную группу типа составляет класс Собственно круглых червей, к которому относятся паразиты человека. Остальные классы не содержат форм, патогенных для человека.

17.2.1. Класс Собственно круглые черви (Nematoda)

Включает огромное количество видов, как свободноживущих, так и паразитических. Отличается широким ареалом распространения. Насчитывает большое количество паразитических форм, в том числе паразитов человека.

Морфологическая характеристика. Имеют удлинненное цилиндрическое или веретенообразное тело с круглым поперечным сечением. На переднем конце терминально расположено ротовое отверстие. Анус находится на брюшной стороне, вблизи заднего конца тела. Участок позади ануса называется хвостом.

Кожно-мускульный мешок состоит из кутикулы, гиподермы и мышечного слоя. Кутикула, как показали исследования последнего времени, имеет сложное многослойное строение и выполняет важную функцию. Она служит наружным скелетом, к которому прикрепляются мышцы, защищает от механических повреждений и химических воздействий.

Гиподерма у нематод представляет собой симпластическую ткань с беспорядочно расположенными ядрами и состоит из подстилающего кутикулу тонкого слоя — субкутикулы и продольных валиков. У большинства нематод всегда имеется 4 продольных валика, вдающихся в полость тела, тогда как у некоторых число их варьирует от 4 до 16, а иногда и более. Под гиподермой лежит всего один слой продольных мышц, разделенных валиками гиподермы на несколько продольных лент. Каждая мышечная клетка состоит из сократимой части, представленной веретеном, и плазматического выроста (плазматиче-

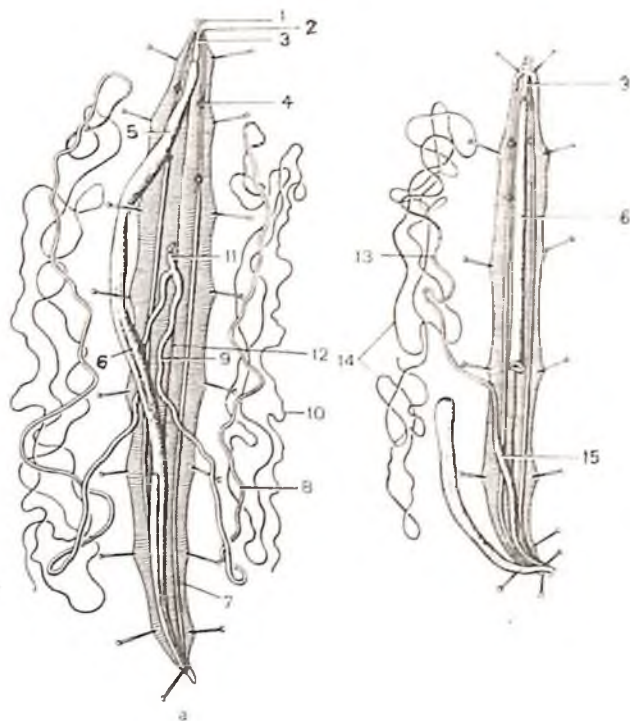


Рис. 198. Внутреннее строение аскариды.

а — самка, б — самец, 1 — губы, 2 — перитонеальное кольцо, 3 — глотка, 4 — фотонитарные клетки, 5 — слюнная железа, 6 — средняя кишка, 7 — боковой валик гиподермы с выделительным каналом, 8 — мидеод, 9 — матка, 10 — яичник, 11 — влагалище, 12 — брюшной валик гиподермы, 13 — семипровод, 14 — семенник, 15 — семиинвертальный канал.

ская часть). Движения ограничены. Тело изгибается только в дорсо-вентральной плоскости, благодаря тому что брюшные и спинные мышечные ленты действуют как антагонисты.

Внутри кожно-мускульного мешка находится полость тела, содержащая полостную жидкость и внутренние органы. Полость тела не имеет специальной выстилки, и жидкость непосредственно омывает органы и стенки тела. Такая полость называется первичной. Полостная жидкость находится под большим давлением, что создает опору для мышечного мешка (гидроскелет). Кроме того, она играет важную роль в обменных процессах. У некоторых нематод она токсична.

Пищеварительная, выделительная, нервная и половая системы хорошо развиты, дыхательная и кровеносная — отсутствуют.

Пищеварительная система представлена прямой трубкой, начинающейся ртом и заканчивающейся анальным отверстием. Ротовое отверстие расположено терминально на переднем конце и окружено кутикулярными губами. В отличие от плоских червей, у нематод появляется третий, задний, отдел кишечника, образующийся за счет впячивания эктодермы. Появление заднего отдела и анального отверстия обеспечивает движение пищи в одном направлении, лучшее ее усвоение (рис. 198).

Выделительная система своеобразна и состоит из одной или двух гигантских клеток (кожных желез). Тело клетки расположено в передней части нематоды. От нее назад и вперед отходят отростки, пронизанные каналами. Каналы, расположенные кзади от клетки, слепо заканчива-

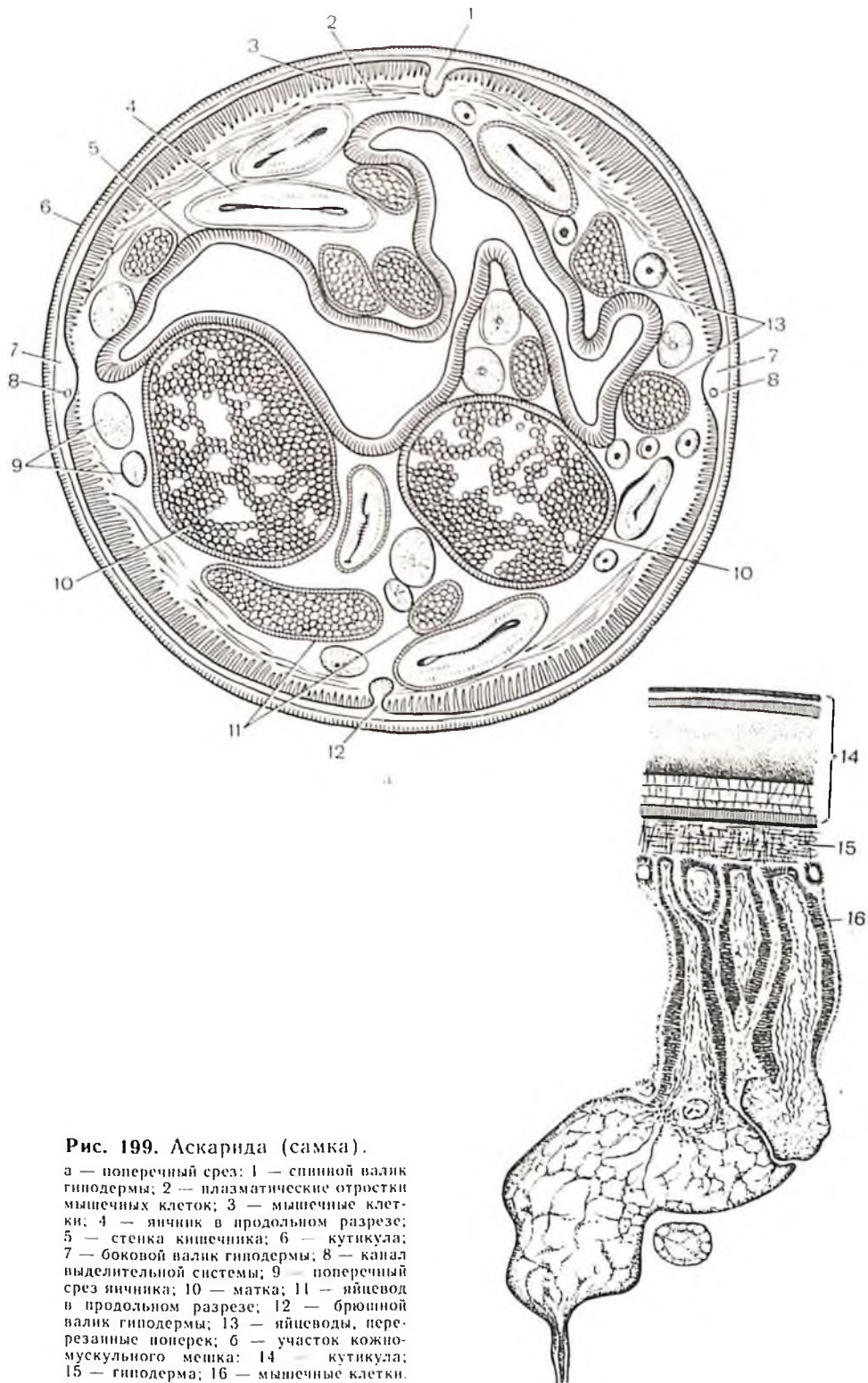


Рис. 199. Аскарида (самка).
 а — поперечный срез: 1 — спинной валик гиподермы; 2 — плазматические отростки мышечных клеток; 3 — мышечные клетки; 4 — яичник в продольном разрезе; 5 — стенка кишечника; 6 — кутикула; 7 — боковой валик гиподермы; 8 — канал выделительной системы; 9 — поперечный срез яичника; 10 — матка; 11 — яйцевод в продольном разрезе; 12 — брюшной валик гиподермы; 13 — яйцеводы, перерезанные поперек; 14 — участок кожно-мышечного мешка; 15 — гиподерма; 16 — мышечные клетки.

ются, тогда как отходящие вперед каналы объединяются в общий проток, открывающийся наружу экскреторной поры. В процессах выделения участвуют также особые фагоцитарные клетки, расположенные в полости тела, по ходу боковых выделительных каналов.

Нервная система представлена окологлоточным нервным кольцом, от которого отходят продольные нервные стволы, среди которых наиболее развиты дорзальный и вентральный (рис. 199). Органы чувств даже у свободноживущих развиты слабо. Имеются органы осязания и химического чувства.

Половая система имеет трубчатое строение. Нематоды, как правило, раздельнополые. У большинства самцов имеется только одна (непарная) трубка, разные участки которой специализированы и выполняют функции различных половых органов. Самый узкий, начальный отдел — семенник — подразделяется на зону размножения и зону роста. Семенник переходит в семяпровод, после которого следует широкий семяизвергательный канал, открывающийся в задний отдел кишечника.

У самок половая система обычно состоит из двух трубок. Начальный, самый узкий, слепо замкнутый отдел трубки представляет собой яичник. В этой части трубка не имеет просвета, — он заполнен размножающимися половыми клетками. Яичник постепенно переходит в более широкий отдел, выполняющий функции яйцевода. Следующий отдел, наиболее широкий, — матка. Две матки соединяются между собой и образуют непарную вагину или влагалище, которое открывается наружу на переднем конце тела. У некоторых видов самка имеет только одну половую трубку.

У нематод хорошо выражен половой диморфизм — самцы и самки отличаются по внешним признакам. Самцы имеют меньшие размеры, задний конец тела у некоторых из них закручен на брюшную сторону.

Некоторым видам свойственно живорождение, т. е. у них яйцо развивается до стадии личинки еще в половых путях самки и из организма самки выходят уже живые личинки.

Ж и з н е н ы й ц и к л. Более простой, чем у плоских червей, — как правило, отсутствует смена личиночных форм. Развитие у большинства видов нематод прямое, происходит без смены хозяев. Взрослые особи ведут паразитический образ жизни. Яйца и личинки развиваются во внешней среде без промежуточного хозяина. Эта группа относится к геогельминтам. У других видов — биогельминтов — личинки нуждаются в промежуточном хозяине. Для личинок многих нематод характерна способность к миграции, т. е. передвижению по определенным органам хозяина.

Заболевания, вызываемые собственно круглыми червями, называются нематодозами. Многие нематодозы человека представляют собой широко распространенные и тяжелые заболевания.

Острица (*Enterobius vermicularis*). Наиболее широко распространенный гельминт человека, занимающий первое место по частоте распространения среди плоских и круглых червей. Встречается во всех районах земного шара. Вызывает заболевание энтеробиоз.

Локализация. Нижний отдел тонкой и начальный отдел толстой кишки.

Географическое распространение. Повсеместное.

Морфологическая характеристика. Небольшой червь белого цвета. Длина самки 10—12 мм, самца — 2—5 мм. Задний конец самца закручен на брюшную сторону, у самки — шиловидно заострен. На переднем конце тела находится вздутые кутикулы — везикула, окружающее ротовое отверстие и участвующее в фиксации гельминта к стенкам кишечника. В задней части пищевода находится шаровидное вздутие — бульбус, сокращение которого, как предполагают, играет известную роль в процессах фиксации. Кишечник имеет вид прямой трубки. Половая система характеризуется типичным для нематод строением. Питаются содержимым кишечника, иногда способны заглатывать кровь (см. рис. 202, а, б).

Яйца асимметричной формы, одна сторона овала уплощена, другая — выпуклая, бесцветная оболочка хорошо выражена.

Жизненный цикл. Оплодотворение происходит в кишечнике. Сразу после оплодотворения самцы погибают. Матка самки, набитая яйцами, увеличивается настолько, что занимает почти все тело червя. Она сдавливает бульбус пищевода, что нарушает механизм фиксации. Такие самки под влиянием перистальтики спускаются в прямую кишку. Ночью они активно выползают из ануса на кожу промежности и здесь откладывают яйца (до 13 000 шт.), приклеивая их к коже. Вскоре после этого самки погибают.

Для дальнейшего развития отложенных яиц необходим особый микроклимат — температура 34—36°C и высокая влажность — 70—90%. Такие условия создаются в перианальных складках кожи и промежности человека. Находящиеся здесь яйца уже через 4—6 ч становятся инвазионными. Яйца, не удержавшиеся на коже и попавшие в условия с более низкой температурой и влажностью, не развиваются. При попадании яиц в кишечник человека они превращаются в половозрелые формы без миграции. Взрослые особи живут в кишечнике 30 сут, но вылечить энтеробиоз бывает трудно, поскольку часто происходит повторное самозаражение.

Самка, откладывая яйца, вызывает зуд, поэтому больные расчесывают зудящие места. Яйца попадают под ногти, где также находят оптимальные условия для развития (температура 34—36°C, высокая влажность). Через загрязненные руки яйца легко попадают в рот. Таким образом больной постоянно заражает себя снова, т. е. происходит аутореинвазия, что затрудняет лечение.

Патогенное действие. Зуд, потеря аппетита, понос, нарушение сна. У девочек и женщин возможны воспалительные процессы в половых органах при заползании остриц в вагину.

Лабораторная диагностика. Исследование фекалий неприменимо, так как яйца откладываются на коже. Наиболее эффективен соскоб с перианальных складок кожи. Для этого спичку или деревянный стержень обвертывают ваткой и смачивают в глицерине, затем делают соскоб и микроскопируют его. Использованные

материалы сжигают. Можно обнаружить яйца под ногтями или в носовой слизи. Иногда в фекалиях видны вышедшие острицы.

Профилактика: личная — соблюдение правил личной гигиены, особенно чистоты рук; больного ребенка следует укладывать спать в трусиках, утром их кипятить и гладить мокрыми; общественная — общесанитарные мероприятия в сочетании со специфическими для энтеробиоза; систематические энтеробиозные мероприятия в детских учреждениях.

Аскарида человеческая (*Ascaris lumbricoides*). Вызывает заболевание аскаридоз.

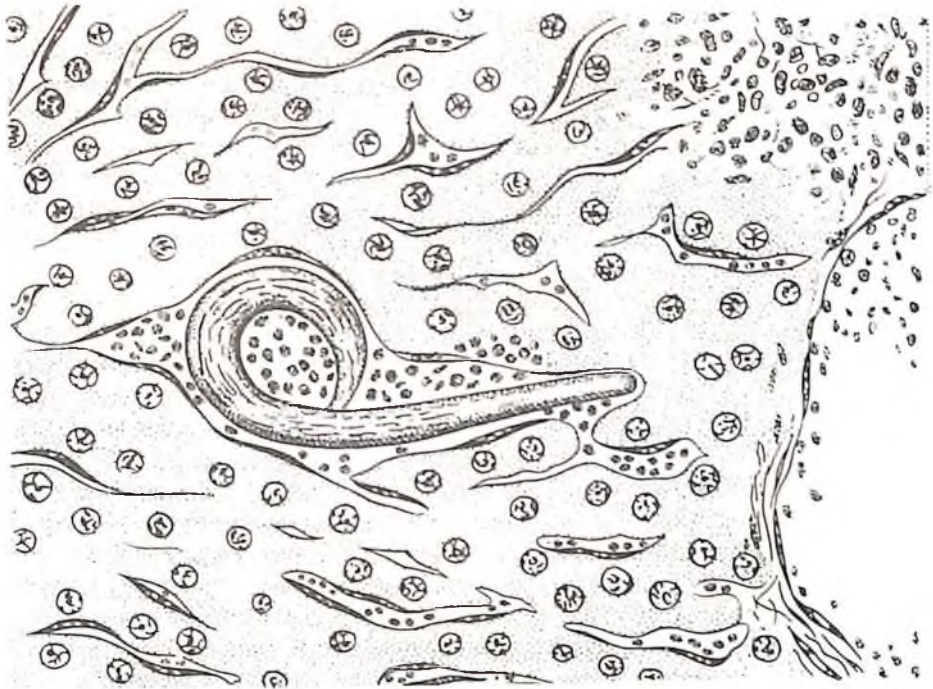
Морфологическая характеристика. Крупный червь, беловато-розового цвета. Самка достигает 20—40 см в длину, самец — 15—20 см. Тело веретеновидное. Ротовое отверстие окружено тремя кутикулярными губами — дорсальной и двумя вентральными. Кишечник в виде прямой трубки. У оплодотворенной самки на границе передней и средней трети тела имеется кольцевое углубление — перетяжка. Яйца крупные, овальной или округлой формы, покрыты тремя оболочками. Наружная имеет бугристую поверхность, при нахождении в кишечнике окрашивается пигментами фекалий в бурый цвет, средняя — глянцевитая, внутренняя — волокнистая.

Локализация. Тонкий кишечник.

Географическое распространение. По распространенности аскаридоз уступает только энтеробиозу. Встречается по всему земному шару, за исключением Арктики и засушливых районов (пустынь и полупустынь).

Жизненный цикл. Паразитирует только у человека. Геогельминт. Оплодотворенная самка откладывает яйца в тонком кишечнике (до 240 000 в сутки). Для дальнейшего развития яйца обязательно должны попасть во внешнюю среду, в кишечнике развития не происходит из-за отсутствия кислорода. В почве при оптимальной влажности и температуре 20—25°C в яйце через 21—24 сут развивается подвижная личинка. При более низкой или высокой температуре сроки развития меняются. В отличие от взрослых форм личинка является аэробом и нуждается в кислороде. Из почвы яйца с содержащимися внутри подвижными личинками могут попадать с овощами, фруктами или водой в кишечный тракт человека. Проглоченное яйцо проходит в кишечник, где оболочка яйца растворяется и из него выходит личинка. Она проникает сквозь стенку кишечника, попадает в кровеносные сосуды и мигрирует по организму. Вместе с током крови личинка попадает в печень, затем в правое сердце, легочную артерию и капилляры легочных альвеол (рис. 200). Начиная с этого момента личинка переходит к активному передвижению. Она пробуравливает стенку капилляров, проникает в полость альвеол, в бронхиолы, бронхи, трахею и, наконец, в глотку. Отсюда личинки вторично заглатываются вместе со слюной и снова попадают в кишечник, где превращаются в половозрелые формы.

В общей сложности миграция продолжается около двух недель. Превращение во взрослую форму происходит в течение 70—75 сут. Срок



а



б

Рис. 200. Миграция личинок аскарид.

а — в печени; б — в легких.

жизни взрослых особей составляет 10—12 мес. Нижний порог температуры, при котором возможно развитие яиц аскариды — около 12—13°C, верхний — около 36°C. При температуре ниже минимальной яйца аскарид, не развиваясь, могут сохранить жизнеспособность и, набирая в теплые сезоны так называемую «сумму тепла», достигать инвазионной стадии. Ряд исследователей считают, что человек может заразиться яйцами свиной аскариды, морфологически не отличимой от человеческой, при этом возможна миграция личиночных стадий, но половозрелые формы не образуются.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Личиночная и половозрелая формы обладают неодинаковым патогенным действием. Личиночные стадии вызывают сенсибилизацию (аллергические реакции) организма белковыми продуктами обмена и поражение ткани печени и, прежде всего, легких. В легочной ткани при миграционном аскаридозе наблюдаются множественные очаги кровоизлияний и воспаления (пневмония). При интенсивной инвазии процесс может захватывать целые доли легких. Экспериментально установлено, что заражение животных большой дозой яиц приводит к смерти от пневмонии на 6—10-е сутки. Длительность заболевания и тяжесть симптомов варьирует в зависимости от степени инвазии. При незначительной степени заражения воспалительный процесс в легких прекращается без осложнений. Кроме того, мигрирующие личинки аскарид при проникновении в альвеолы нарушают целостность последних, открывая тем самым «ворота» бактериям и вирусам.

Действие на организм половозрелых форм разнообразно. Основную роль играет интоксикация организма токсическими продуктами жизнедеятельности гельминтов, в результате чего возникают нарушения со стороны пищеварительной, нервной, половой систем и др. Иногда наблюдаются тяжелые осложнения, требующие экстренного хирургического вмешательства: закупорка просвета кишечника клубком аскарид (рис. 201), спастическая непроходимость кишечника (иногда при наличии всего одной аскариды), закупорка желчных протоков при заползании аскарид и т. д. Описаны случаи обнаружения аскарид в лобных пазухах, полости среднего уха, гортани и других атипичных местах локализации паразита.

В зависимости от локализации и степени инвазии симптоматика аскаридоза может варьировать от незначительных проявлений до летального исхода.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Обнаружение яиц в фекалиях.

П р о ф и л а к т и к а: личная — соблюдение правил личной гигиены: мытье рук, овощей, фруктов, употребление кипяченой воды; общественная — санитарно-просветительная работа; массовая дегельминтизация населения с последующим уничтожением паразитов; обезвреживание фекалий, используемых как удобрение путем компостирования; охрана среды от загрязнения (устройство канализации, водопровода).

Для яиц аскарид характерна высокая устойчивость к воздействию факторов внешней среды. Они могут перезимовывать и сохраняться в



Рис. 201. Закупорка кишечника человека клубком аскарид.

загрязненной почве в течение 5—6 лет. В выгребных ямах они сохраняются до 8 мес. В компостных кучах, где температура достигает 45°C , яйца погибают через 1—2 мес.

Власоглав (*Trichocephalus trichiurus*). Занимает третье место по частоте распространения гельминтов человека. Вызывает заболевание трихоцефалез.

Локализация. Слепая кишка, червеобразный отросток, начальный отдел толстой кишки.

Географическое распространение. Повсеместно.

Морфофизиологическая характеристика. Длина тела самки до 5,5 см, самца — до 4—5 см. Форма тела своеобразная: головной конец резко сужен, имеет вид нити или волоса (отсюда название), задний — утолщен. В переднем нитевидном отделе размещается только пищевод, все остальные органы находятся в задней части (см. рис. 202, в, г). Паразитируя в кишечнике, власоглав внедряется передним концом в слизистую оболочку стенки кишечника и питается кровью. Яйца лимonoобразной формы с пробочками на полюсах.

Жизненный цикл. Довольно простой. Оплодотворенная самка откладывает яйца в просвет кишечника, откуда они вместе с фекалиями выбрасываются наружу. Во внешней среде в яйце развивается личинка. При оптимальных условиях (температура $26\text{--}28^{\circ}\text{C}$) яйцо становится инвазионным через 4 нед.

Попадая к человеку через загрязненные руки, овощи, фрукты, воду, яйца проходят в кишечник, достигают слепой кишки и без миграции превращаются в половозрелые формы. У человека власоглавы живут до 5 лет.

Патогенное действие. Симптоматика во многом зависит от степени зараженности. Присутствие единичных экземпляров может не вызывать никаких проявлений. При массивном заражении наблюдаются нарушения со стороны пищеварительного тракта (боли,

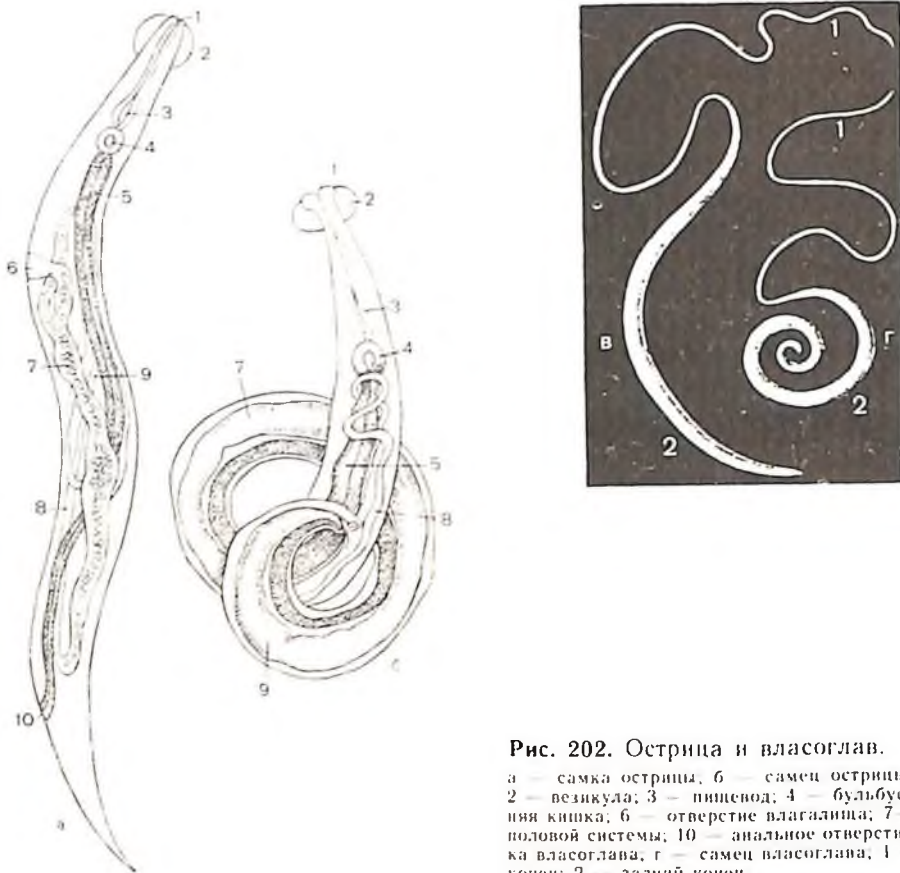


Рис. 202. Острица и власоглав.

а — самка острицы, б — самец острицы: 1 — рот, 2 — везикула; 3 — пищевод; 4 — бульбус; 5 — средняя кишка; 6 — отверстие влагалища; 7—9 — части половой системы; 10 — анальное отверстие; в — самка власоглава, г — самец власоглава, 1 — передний конец; 2 — задний конец.

потеря аппетита, поносы, запоры) и нервной системы (головокружение, эпилептиформные припадки у детей).

Травматизация стенки кишечника способствует присоединению вторичной инфекции, как осложнение может развиваться аппендицит.

Лабораторная диагностика. Обнаружение яиц в фекалиях.

Профилактика: личная и общественная — та же, что и при аскаридозе.

Анкилостомиды. Под этим названием объединяют представителей двух видов нематод — кривоголовку двенадцатиперстной кишки (*Ancylostoma duodenale*) и некатора (*Necator americanus*), сходных по морфологии, циклу развития и действию на организм (К. И. Скрябин, Р. С. Шульц). Вызывают заболевания анкилостомоз и некатороз, объединяемые общим названием — анкилостомидозы.

Локализация. Тонкий кишечник, двенадцатиперстная кишка.

Географическое распространение. Анкилостомиды распространены в странах с тропическим и субтропическим климатом, где инвазировано около 50% населения, что составляет примерно 1/4 человечества. Существуют подземные очаги анкилостомидоза.

доза (шахты, горные выработки), которые не зависят от наземных температурных условий. В СССР зарегистрированы в Закавказье и Средней Азии.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Кривоголовка двенадцатиперстная имеет размеры: самка — 10—13 мм в длину, самец — 8—10 мм. Передний конец тела слегка загнут на брюшную сторону (отсюда название). Характерная особенность строения — широко открытая ротовая капсула, в которой расположены четыре вентральных и два дорсальных режущих зубца. У их основания находятся две железы, выделяющие ферменты, препятствующие свертыванию крови. С помощью зубцов анкилостома прикрепляется к слизистой оболочке кишечника. Питаются анкилостомы кровью. На месте фиксации образуются язвы до 2 см в диаметре, долго кровоточащие. У самца характерное строение имеет задний конец тела. Капулятивная сумка, напоминающая по форме колокол, состоит из двух крупных боковых лопастей и незначительной по величине средней. Яйца овальной формы, с тупо закругленными полюсами. Их оболочка тонкая и бесцветная (рис. 203).

Некатор отличается строением ротовой капсулы (вместо зубцов имеет две полулунные режущие пластинки) и копулятивной сумки.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. Геогельминты. Источником инвазии служит только человек. Яйца, вышедшие вместе с фекалиями, развиваются в почве. При оптимальных условиях (28—30°C) из яйца выходит неинвазионная рабдитовидная личинка. Отличительная особенность строения — наличие двух бульбусов в пищеводе. После линьки она превращается в филяриевидную личинку, имеющую пищевод цилиндрической формы. После второй линьки филяриевидная личинка становится инвазионной. Личинка может активно передвигаться в почве по вертикали и горизонтали.

При соприкосновении кожных покровов человека с почвой филяриевидная личинка привлекается теплом тела и активно внедряется в кожу. Чаще всего заражение происходит, когда человек ходит без обуви или лежит на земле. Проникая в организм, личинки попадают в кровеносные сосуды и начинают миграцию по организму. Сначала они попадают в правое сердце, затем в легочную артерию, капилляр легочных альвеол. Через разрыв стенки капилляров входят в альвеолы, а затем по дыхательным путям проникают в глотку. Вместе со слюной личинки заглатываются и попадают в кишечник, где превращаются в половозрелые формы. В кишечнике живут 5—6 лет.

Если личинка попадает в организм человека через рот с загрязненной пищей или водой, то миграции, как правило, не происходит, а сразу развивается взрослая форма. Однако указанный способ проникновения личинок — пассивное попадание — встречается гораздо реже. Основной путь заражения — активное внедрение через кожу.

Особенно часто страдают анкилостомидозами люди определенной профессии (шахтеры, горнорабочие, землекопы, работники рисовых и чайных плантаций).

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Прогрессирующая анемия (малокровие). Содержание гемоглобина может упасть до 8—10 единиц,

эритроцитов — до 1 000 000 в 1 мкл. Причинами анемии считают кровопотери и интоксикацию. Возможны нарушения со стороны пищеварительной системы.

У детей наблюдается физическое и умственное недоразвитие, у взрослых — потеря трудоспособности. Интенсивность инвазии может быть очень велика (сотни и тысячи экземпляров).

Лабораторная диагностика. Обнаружение яиц в фекалиях.

Профилактика: личная — в очагах анкилостомидоза обязательное ношение обуви и запрещение лежать на земле; для предупреждения заражения через рот — соблюдение правил личной гигиены. Общественная — повышение санитарной культуры населения; выявление и дегельминтизация больных; устройство уборных особого типа с приемником, непроницаемым для личинок; обеззараживание почвы и шахт с помощью хлорида натрия и почвенных хищных грибов; в шахтах — проверка поступающих рабочих на присутствие гельминтов, ежегодное обследование шахтеров.

В СССР к 1960 г. подземные очаги анкилостомидозов полностью ликвидированы.

Угрица кишечная (*Strongyloides stercoralis*). Вызывает заболевание стронгилоидоз. Представляет большой интерес с точки зрения паразитологии, поскольку в цикле развития имеет место смена свободноживущих и паразитирующих поколений.

Локализация. Тонкий кишечник.

Географическое распространение. В основном встречается в странах тропического и субтропического пояса, но обнаруживается и в районах с умеренным климатом. В СССР зарегистрирован в Закавказье, на Украине, в Средней Азии. Единичные случаи известны также в средней полосе РСФСР.

Морфологическая характеристика. Имеет нитевидное тело и мелкие размеры — до 2 мм. Передний край тела закруглен, задний — конический. Личинки выходят из яиц в кишечнике хозяина.

Жизненный цикл. Очень сложный, имеет много общего с циклом развития анкилостомид. Геогельминт. Половозрелые самцы и самки живут в кишечнике человека. Из отложенных яиц развиваются рабдитовидные личинки, которые вместе с фекалиями выносятся наружу, во внешнюю среду. Дальнейшее развитие рабдитовидных личинок может идти по двум направлениям: 1) если рабдитовидная (неинвазионная) личинка, попав в почву, встречает неблагоприятные условия (температура, влажность), она линяет и быстро превращается в инвазионную — филяриевидную личинку, которая активно внедряется в кожу человека и мигрирует по организму. При этом личинка последовательно проникает в вены, правое сердце, легочные артерии, легочные альвеолы, бронхи, трахею, глотку, а затем заглатывается и попадает в кишечник. Во время миграции личинки превращаются в половозрелые особи. Оплодотворение может происходить в легких и в кишечнике; 2) если рабдитовидные личинки во внешней среде находят благоприятные условия, они превращаются в самцов и самок

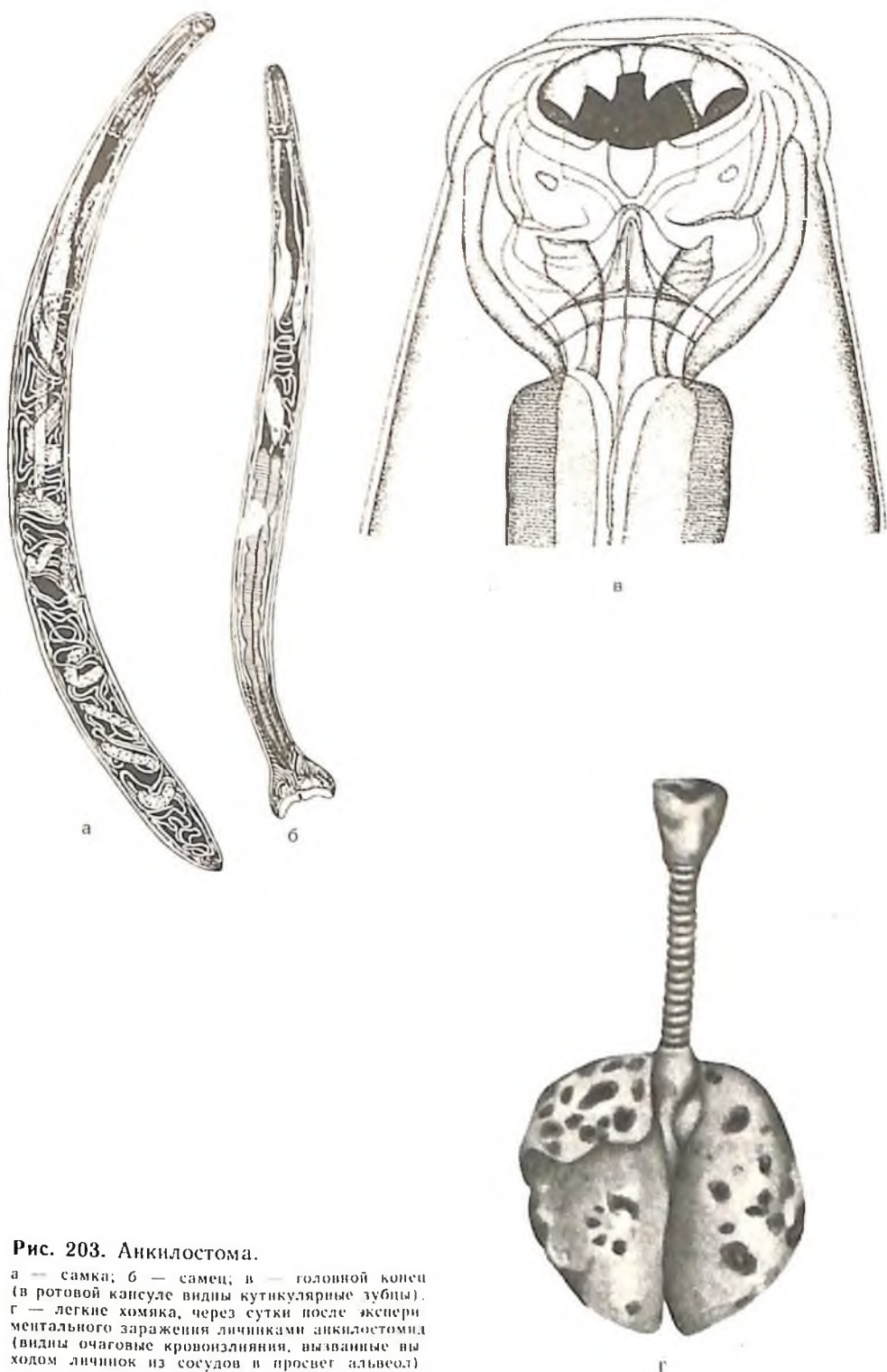


Рис. 203. Анкилостома.

а — самка; б — самец; в — головной конец (в ротовой капсуле видны кутиккулярные зубы).
 г — легкие хомяка, через сутки после экспериментального заражения личинками анкилостома (видны очаговые кровоизлияния, вызванные выходом личинок из сосудов в просвет альвеол)

свободноживущего поколения, которые обитают в почве, питаются органическими остатками. При сохранении благоприятных условий из яиц, отложенных свободноживущими самками, выходят рабдитовидные личинки, которые снова превращаются в свободноживущее поколение.

При изменении условий в неблагоприятном направлении рабдитовидные личинки начинают превращаться в филяриевидные формы, которые дают начало паразитической генерации.

При массовом заражении рабдитовидные личинки могут, не выходя наружу, непосредственно в кишечнике превращаться в филяриевидные, внедряться в кровеносные сосуды и, совершив миграцию, паразитировать в кишечнике.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Кровавый понос, нередко встречается одновременное паразитирование анкилостом с стронгилоидами.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Обнаружение личинок в фекалиях.

П р о ф и л а к т и к а: такая же, как и при анкилостомидозах.

Трихинелла (*Trichinella spiralis*). Вызывает заболевание трихинеллез, относящееся к группе природно-очаговых.

Л о к а л и з а ц и я. Половозрелые формы обитают в тонком кишечнике хозяина, личиночные — в определенных группах мышц.

Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. На всех материках земного шара, кроме Австралии, но имеет не повсеместное, а очаговое распространение. В СССР районы наибольшего поражения наблюдаются в Белоруссии, на Украине, Северном Кавказе, в Приморье.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Имеет микроскопические размеры: самки 3—4 × 0,6 мм, самцы — 1,5—2 × 0,04 мм. Характерными особенностями служат непарная половая трубка у самок и способность к живорождению (рис. 204, а, б).

Ж и з н е н н ы й ц и к л. Биогельминты. Паразитируют у человека, домашних (свиньи, иногда кошки, собаки) и диких животных (дикая свинья, крысы, мыши, медведи, лисы, куницы и др.). Один и тот же вид животных служит и окончательным и промежуточным хозяином.

Половозрелые особи живут в тонком кишечнике всего около четырех недель. Самцы после оплодотворения сразу погибают. Оплодотворенная самка внедряется передним концом в стенку кишечника и отрождает живых личинок (до 2000). Личинки с током крови и лимфы разносятся по телу и останавливаются в скелетной мускулатуре в определенных группах мышц. Наиболее часто поражаются диафрагма, межреберные, жевательные, дельтовидные мышцы. Через некоторое время личинки свертываются в виде спирали (отсюда название). Через 2—2½ мес за счет окружающей ткани вокруг личинки образуется капсула, имеющая форму лимона размером 0,25 × 0,66 мкм. Как правило, в каждой содержится одна личинка, но иногда одновременно находятся 2—3 паразита. Примерно через год стенка капсулы обызвествляется. Внутри капсулы личинка сохраняет жизне-

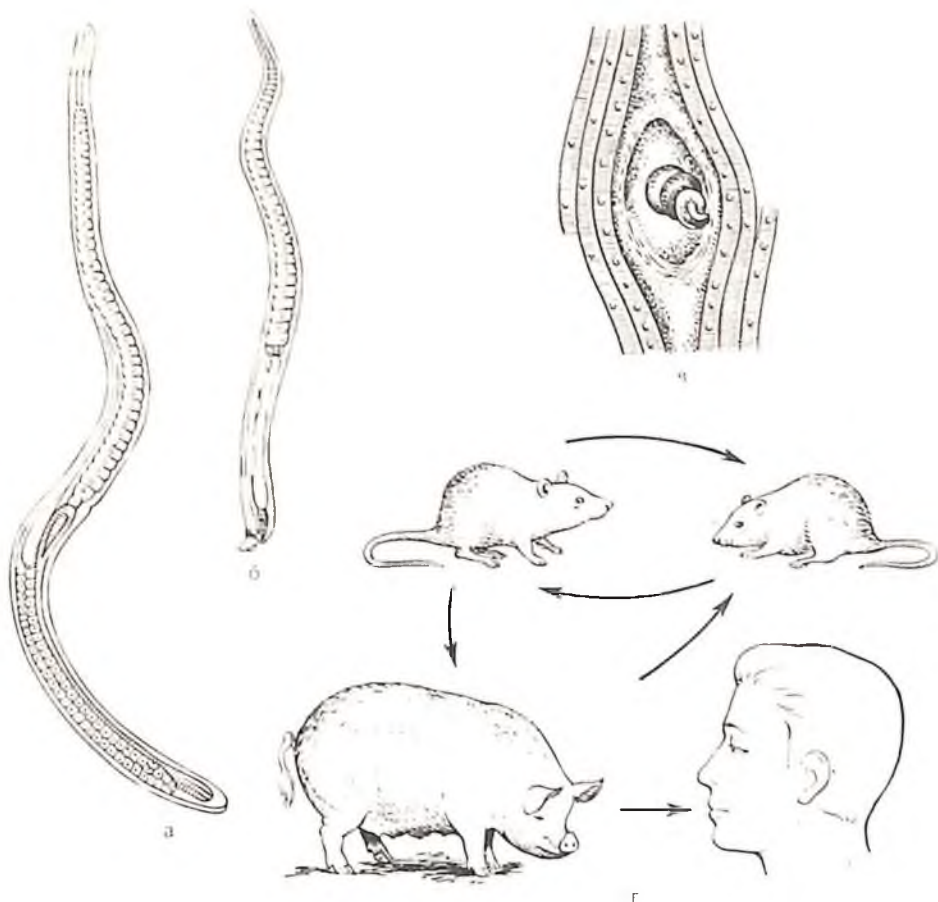


Рис. 204. Трихинелла.

а — самка, б — самец, в — личинка, инкапсулированная в мышечном волокне, г — основной путь циркуляции в природе

способность до 20—25 лет. Личинки, не попавшие в указанные группы мышц, быстро погибают.

Для превращения личинок в половозрелую форму они должны попасть в кишечник другого хозяина. Это происходит в том случае, если мясо животного, зараженного трихинеллезом, будет съедено животным того же или другого вида (см. рис. 204, в, г). Например, мясо трихинеллезной крысы может быть съедено другой крысой или свиньей. В кишечнике второго хозяина капсулы растворяются, личинки освобождаются и в течение 2—3 дней превращаются в половозрелые формы (самцов или самок). После оплодотворения самки отрождают новое поколение личинок. Таким образом, каждый организм, зараженный трихинеллами, сначала становится окончательным хозяином — в нем образуются половозрелые особи, а затем промежуточным — для личинок, отрожденных оплодотворенными самками.

Для полного развития одного поколения гельминтов необходима смена хозяев. Основной формой существования является личиночная или мышечная форма, которая живет до 25 лет.

Трихинеллез относится к природно-очаговым заболеваниям. Природным резервуаром являются дикие плотоядные, всеядные и насекомоядные животные. Немалую роль в распространении трихинеллеза в природе играют насекомые, питающиеся трупами. Жук-мертвоеды служат постоянным составным элементом пищевого рациона различных животных (медведя, куницы, лисицы). Поедая насекомых, трихинеллезом заражаются различные животные, в том числе те, в рационе которых преобладает растительная пища.

От диких животных, чаще всего крыс, заражаются домашние свиньи. Поедая мясо свиней, заражается человек. Кроме того, человек может заражаться и при употреблении в пищу мяса диких животных (кабан, медведь). В распространении трихинеллеза человек не играет существенной роли и служит биологическим тупиком, поскольку после его смерти паразиты также погибают, не передаваясь другим организмам.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Симптомы заболевания появляются через несколько дней после заражения. Начальный период связан с внедрением отрожденных личинок и токсическим действием их продуктов обмена. Характерен отек лица, особенно век, резкий подъем температуры до 40°C, желудочно-кишечные расстройства. Позднее появляются боли в мышцах, судорожное сжатие жевательных мышц (ревматоидный период). При интенсивном заражении возможен смертельный исход. В легких случаях через 3—4 нед наступает выздоровление. Возможные осложнения: поражение сердечной мышцы, пневмония, менингоэнцефалит.

Тяжесть заболевания зависит от количества личинок, попавших в организм. Смертельная доза для человека 5 личинок на 1 кг массы тела заболевшего. Количество мяса, содержащего смертельную дозу, может быть ничтожным — 10—15 г.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Наиболее надежным методом служит обнаружение личинок в мышцах (биопсия) и иммунологические реакции. Наиболее распространена кожно-аллергическая проба. Большое значение имеет опрос больного, так как обычно имеет место групповое заражение.

П р о ф и л а к т и к а. Основное значение имеет общественная профилактика: 1) организация на бойнях и рынках санитарно-ветеринарного контроля, осмотр свиных, медвежьих, кабаньих туш на трихинеллез, для чего от каждой туши берут для микроскопического исследования 2 пробы из ножек диафрагмы; в случае обнаружения трихинелл мясо подлежит обязательному уничтожению или переработке на технические продукты; термическая обработка мяса не эффективна, так как капсулы обеспечивают выживание личинок; 2) зоогигиеническое содержание свиней (предупреждение поедания крыс); 3) борьба с крысами (дератизация).

Личная профилактика состоит в неупотреблении мяса, не прошедшего ветеринарный контроль.

17.3. МЕТОДЫ ОВОГЕЛЬМИНТОСКОПИИ

Основным методом лабораторной диагностики гельминтозов является обнаружение яиц, выделяемых паразитом, в испражнениях, моче, мокроте и других выделениях больного. Поэтому врач должен знать как морфологию яиц основных патогенных для человека гельминтов, так и методы их обнаружения (рис. 205, см. на цвет. вкл.). Поскольку строение яиц гельминтов уже разбиралось, остановимся на методах их обнаружения.

Основная часть паразитических червей обитает в кишечнике человека, поэтому чаще всего врачу приходится проводить микроскопическое исследование фекалий или копрологический анализ (от греч. *kopros* — фекалии).

В настоящее время с целью лабораторной диагностики гельминтозов используются следующие методы.

Метод нативного мазка. С помощью деревянной палочки помещают кусочек фекалий из пробы на предметное стекло, добавляют изотонический раствор хлорида натрия или воду или 50% раствор глицерина, тщательно растирают. Затем делают два мазка, накрывают покровным стеклом и микроскопируют.

Метод несложный, благодаря чему может применяться при обследовании больших контингентов и при массивных инвазиях. Однако этот метод недостаточно эффективен при слабом заражении, поскольку исследуется лишь небольшая часть материала пробы. Отрицательный результат не принимается во внимание.

Более точными являются методы, основанные на концентрации всех яиц, содержащихся в пробе, в небольшом объеме.

Метод Фюллеборна (всплывания). Концентрация достигается за счет всплывания яиц в среде с большей относительной плотностью, чем относительная плотность яиц. В фарфоровый или стеклянный высокий стаканчик помещают небольшой объем фекалий (около 4,5 г) и добавляют 20-кратный объем насыщенного раствора хлорида натрия (небольшими порциями), тщательно перемешивают и оставляют раствор стоять на 45 мин — 1,5 ч. За это время яйца всплывают и находятся в поверхностной пленке. С помощью проводочной петли пленку снимают и стряхивают на предметное стекло, покрывают покровным и микроскопируют.

Метод эффективен для обнаружения яиц мелких цестод и различных нематод, кроме яиц аскариды (более тяжелые).

Наряду с насыщенным раствором хлорида натрия для всплывания яиц можно использовать другие растворы: тиосульфат, сульфат магнезии, насыщенный раствор нитрата натрия (метод Калантаряна). За рубежом широко применяется насыщенный раствор сульфата цинка.

Наряду с методами всплывания яиц используют методы осаждения яиц в среде с меньшей относительной плотностью, что приводит также к концентрации яиц в небольшом объеме и повышает вероятность их выявления.

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (МЕДИЦИНСКАЯ АРАХНОЭНТОМОЛОГИЯ)

Тип Членистоногие (Arthropoda) имеет важное значение с точки зрения медицины, так как многие представители этого типа являются возбудителями заболеваний, переносчиками, промежуточными хозяевами и природным резервуаром болезней человека.

Морфофизиологическая характеристика. Наиболее высокоорганизованные беспозвоночные, которые составляют самый многочисленный тип животных — из 2 млн. видов, существующих в настоящее время на Земле, более 1 млн. относится к членистоногим. Широкое распространение членистоногих определяет многообразие существующих форм.

Тело сегментировано. Сегментация гетерономная, т. е. сегменты разных участков тела имеют неодинаковое строение. Сегменты группируются в отделы тела (голова, грудь, брюшко), которые у некоторых сливаются между собой (головогрудь).

Впервые в процессе эволюции у членистоногих появляются конечности. Их строение (двухветвистый тип) и расположение (у низших посегментное) доказывают их связь с параподиями кольцецов. Конечности состоят из члеников и соединены с телом подвижно, что обеспечивает возможность сложных движений. Функции конечностей многообразны, — они служат не только органами передвижения в разных средах, но и органами чувств, ротовым аппаратом, органами защиты и нападения.

Тело покрыто хитинизированной кутикулой. Хитин образует наружный скелет и служит для защиты от высыхания и механических повреждений.

Прогрессивные изменения происходят в мышечной системе: гладкая мускулатура заменяется поперечнополосатой, сплошные слои кожно-мышечного мешка в связи с появлением скелета разбиваются на отдельные пучки-мышцы, что обеспечивает разнообразие движений. Количество мышц очень велико, у бабочек, например, достигает 1600.

Поперечнополосатые мышцы характеризуются поперечной исчерченностью цитоплазмы, большей быстротой и силой сокращения.

Полость тела — смешанная или миксоцель. В процессе эмбриогенеза сначала закладывается первичная полость, затем вторичная, но в последующем стенки целома частично разрушаются и возникает сообщение с первичной полостью.

Пищеварительная система закладывается из трех отделов — переднего, среднего и заднего. В передней кишке за счет хитиновой выстилки образуется измельчающий аппарат. В средней кишке появляются парные выросты — зачатки пищеварительных желез (печень). Ротовой аппарат представлен тремя парами измененных конечностей.

Кровеносная система незамкнутая, т. е. заполняющая ее гемолимфа часть пути находится вне сосудов, изливаясь в полость тела. Гемолимфа представляет собой жидкость, частично соответствующую настоящей

крови, и частично полостной жидкости. Впервые в процессе эволюции появляется сердце в виде мускульного мешка, расположенного на спинной стороне и имеющего парные отверстия, снабженные клапанами.

Гемолимфа из главных сосудов изливается в полость тела, течет непосредственно между органами, смешиваясь с полостной жидкостью, и затем возвращается в сердце через отверстия, снабженные клапанами. Благодаря появлению сердца убыстряется ток крови и органы в единицу времени получают большее количество пищевых веществ и кислорода, продукты диссимиляции удаляются быстрее.

Органы дыхания разнообразны: у водных — жабры, у наземных — листовидные легкие или трахеи. Появление специальных органов резко увеличивает дыхательную поверхность.

Выделительная система представлена или целомодуктами, гомологичными метанефридам кольчатых, или специфичными для членистоногих мальпигиевыми сосудами — многочисленными слепыми выростами кишечника на границе средней и задней кишки, обращенными в полость тела. Продукты диссимиляции поступают из полости тела (гемолимфы) в просвет мальпигиевых сосудов, затем в кишку и через анальное отверстие выделяются наружу.

Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Характерна концентрация нервных элементов путем слияния нервных узлов соседних сегментов между собой, особенно в переднем отделе тела, что приводит к резкому увеличению объема головного мозга. Нервные реакции отличаются сложностью, особенно у «общественных» насекомых — пчел, муравьев, термитов. Органы чувств прогрессивно развиваются. Имеются органы осязания, обоняния, простые и сложные глаза. У некоторых высших членистоногих зрение цветное.

Большинство членистоногих раздельнополюе.

К л а с с и ф и к а ц и я. Тип членистоногих (Arthropoda) включает следующие подтипы и классы, имеющие медицинское значение: 1. Подтип Жабернодышащие (Branchiata), — класс Ракообразные (Crustacea). 2. Подтип Хелицероносые (Chelicerata), — класс Паукообразные (Arachnida). 3. Подтип Трахейнодышащие (Tracheata) — класс Насекомые (Insecta).

18.1. ПОДТИП ЖАБЕРНОДЫШАЩИЕ (BRANCHIATA) КЛАСС РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)

Ракообразные — водные членистоногие, обитающие в морской и пресной воде и имеющие, как правило, органы дыхания в виде жабер. В пределах класса отмечается большое разнообразие форм.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Тело ракообразных сегментировано. Головные сегменты нечетко обособлены от грудных, образуя головогрудный отдел, задние сегменты образуют брюшко.

У высших раков все сегменты несут по паре конечностей. У низших сегменты брюшка конечностей не имеют. Функции конечностей

разнообразны. Наглядным примером этому могут служить конечности речного рака.

У речного рака насчитывается 19 пар конечностей: 1 — антеннулы (орган осязания и обоняния); 2 — антенны (у большинства орган чувств, иногда орган плавания); 3 — верхние челюсти (имеют вид мощных твердых жевательных пластин); 4—5 — нижние челюсти (придатки листовидной формы, на основании несут жевательные отростки); 6—7 — ногочелюсти (вспомогательный ротовой аппарат, типичные двуветвистые конечности); 9 — клешни (орган защиты и нападения); 10—13 — конечности для передвижения по твердому грунту или ходильные ноги; 14—15 — копулятивный аппарат у самцов, у самки редуцированы. Остальные конечности служат для плавания. Конечности последнего сегмента уплощены и вместе с ним образуют плавательный аппарат (telson), позволяющий передвигаться задом наперед. Как видно, появление конечностей резко увеличивает количество функций организма.

Пищеварительная система имеет наиболее сложное строение у высших раков. Передняя кишка дифференцирована на пищевод и желудок, внутри которого находятся хитиновые выросты и известковые тела, способствующие измельчению пищи. Средняя кишка очень короткая, от нее по бокам отходят сложно разветвленные выросты, выполняющие функцию пищеварительных желез — печени и поджелудочной железы. Задняя кишка заканчивается анусом.

Дыхание у мелких ракообразных происходит через покровы тела (дафнии, циклопы). У остальных имеются кожные жабры, расположенные у основания ног и на боковых стенках тела. Жабры представляют тонкостенные пластинчатые выросты, пронизанные каналами миксоцеля, по которым циркулирует гемолимфа. Кислород из воды диффузно проникает в гемолимфу.

Кровеносная система имеет типичное строение.

Органы выделения представлены одной парой видоизмененных метанефридиев.

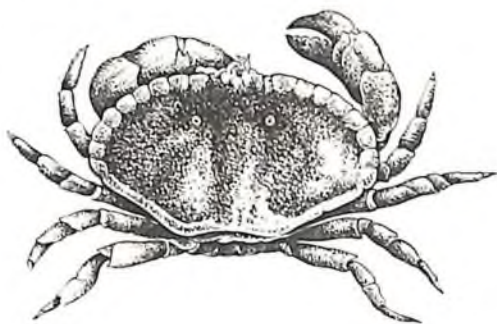
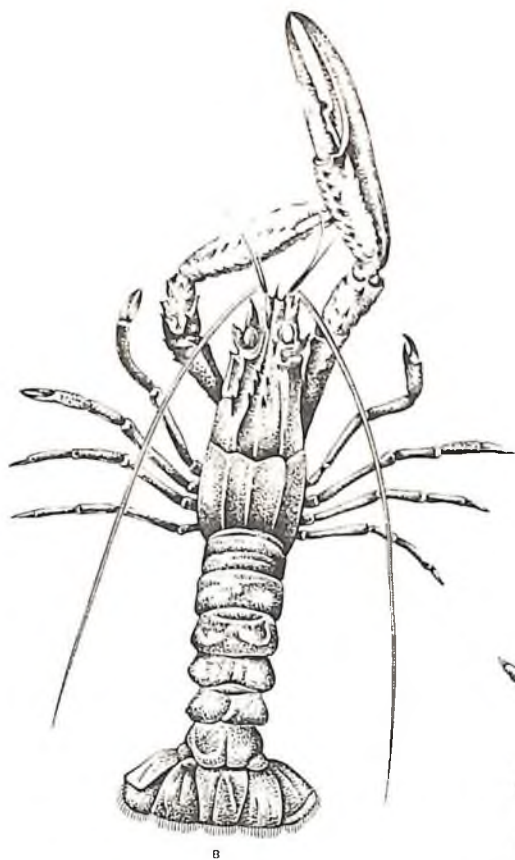
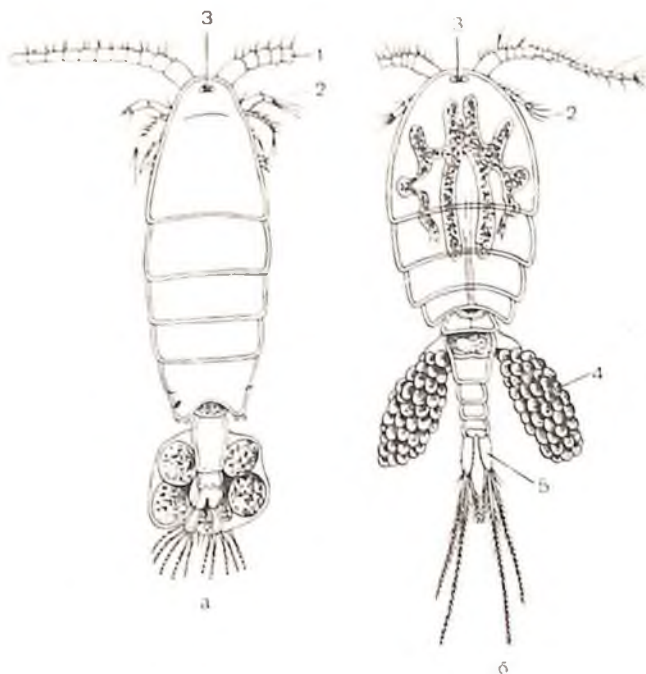
Нервная система состоит из парного головного мозга, от которого отходят два ствола (окологлоточные коннективы), соединяющие его с первой парой узлов брюшной нервной цепочки. Узлы цепочки расположены в сегментах попарно и соединяются между собой и с узлами соседнего сегмента. Продольные стволы, соединяющие узлы соседних сегментов, называются коннективами, поперечные — комиссурами. В процессе эволюции ракообразных произошло сближение парных узлов между собой и, кроме того, слияние узлов соседних сегментов, особенно в головном отделе. Например, подглоточный узел образовался за счет шести пар ганглиев. У крабов все узлы брюшной цепочки слились в единую массу.

Головной мозг имеет довольно сложное строение, состоит из двух или трех парных отделов.

Органы чувств представлены органами осязания (антеннулы и антенны), обоняния или химического чувства (антеннулы), зрения (простые или фасеточные глаза). У высших ракообразных имеются органы равновесия, расположенные в основном членике антеннулы. Они

Рис. 206. Высшие и низшие раки.

а — анатомус (самка), б — циклоп (самка), 1 — антенулы, 2 — антенны, 3 — непарный глаз, 4 — иницие мешки, 5 — овика, 6 — десятиногий рак, 7 — краб



представляют собой полость, в которой находятся мелкие песчинки и на стенке которой расположены чувствительные клетки с волосками. При перемене положения раздражаются клетки разных участков. Полость сообщается с внешней средой отверстием, через которое песчинки набираются внутрь.

Большинство ракообразных раздельнополы.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. У многих низших раков имеет место метаморфоз, для высших характерно прямое развитие.

М е д и ц и н с к о е з н а ч е н и е. Представители подкласса высших раков (Malacostraca) — пресноводные раки и крабы в странах Дальнего Востока служат промежуточными хозяевами легочного сосальщика. Человек заражается, поедая плохо проваренное или прожаренное мясо раков или крабов, зараженных метацеркариями.

Представители подкласса низших раков (Entomostraca), отряда веслоногих циклопы (Cyclops), диаптомусы и эудиаптомусы (Eudiaptomus) являются промежуточными хозяевами широкого лентеца и ришты. Они обитают в водоемах, составляя часть планктона (рис. 206). Отличительными признаками являются сильно развитые антеннулы, которые служат аппаратом для парения в толще воды, отсутствие жабр на грудных конечностях, наличие только непарного простого глаза (отсюда циклопы).

18.2. ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ (CHELICERATA).

КЛАСС ПАУКООБРАЗНЫЕ (ARACHNIDA)

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Тело разделено на головогрудь и брюшко. Степень расчленения отделов неодинакова. У скорпионов сегменты головогруды слиты, а брюшко состоит из 12 сегментов, у пауков слиты и головогрудь и брюшко, у клещей слитное все тело. Имеют шесть пар конечностей: две пары (хелицеры и педипальпы) составляют ротовой аппарат, остальные четыре пары — ходильные конечности (рис. 207).

Органы пищеварения имеют у разных видов различное строение. Обычно глотка имеет мощную мускулатуру, обеспечивающую насасывание полужидкой пищи, твердую пищу паукообразные не употребляют. В переднюю кишку открывается пара слюнных желез. Характерно наличие пищеварительной железы или печени в виде боковых выростов средней кишки.

Выделительная система представлена видоизмененными мета-нефридиями и мальпигиевыми сосудами.

Органы дыхания представлены или легочными мешками, или трахеями, или теми и другими одновременно. В полости легочных мешков имеются многочисленные параллельно расположенные листовидные складки, разделенные узкими щелями. Полость сообщается с внешней средой отверстием (стигма) на наружной поверхности тела. Поступающий воздух проникает в щели между складками, в которых циркулирует гемолимфа.

Считают, что легкие произошли от видоизмененных брюшных жаберных ножек водных паукообразных. В процессе эволюции ко-

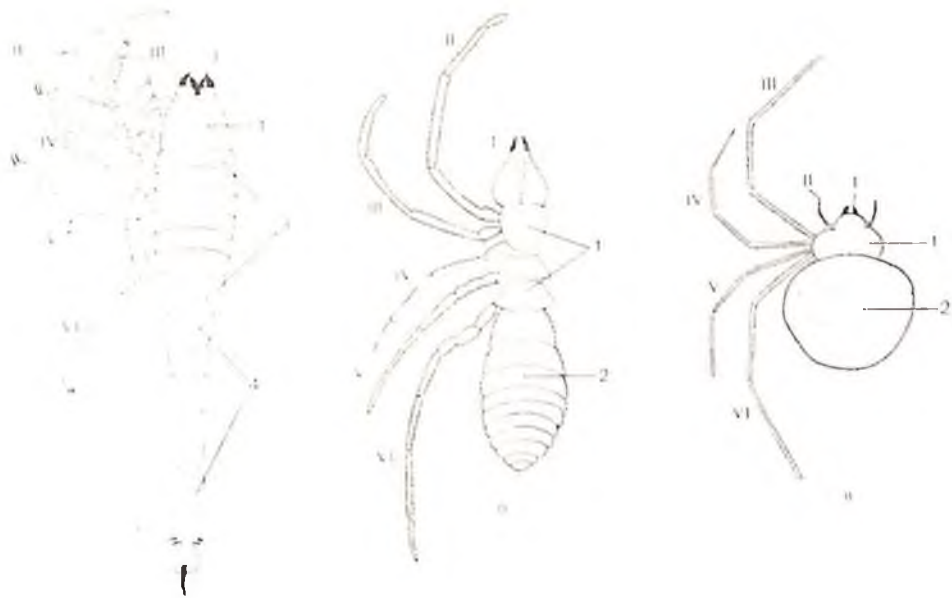
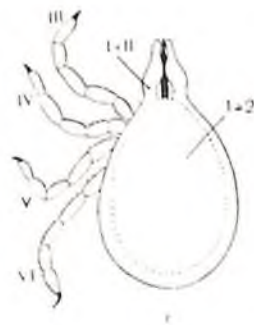


Рис. 207. Внешняя сегментация тела паукообразных.

а — скорпион, б — сольпуга, в — паук, г — клещ. 1 — головогрудь, 2 — брюшко, 3 — передбрюшье, 4 — задбрюшье. I — челющери, II — педипальпы, III—IV — ходильные ноги.



нечность впятилась внутрь тела (гетеротопия), сохранив дыхательную щель. Жаберные пластинки, расположенные на ножке, превратились в легочные складки.

Трахеи представляют собой ветвящиеся или прямые трубки, слепо заканчивающиеся на концах. Они возникли в результате глубокого впячивания эктодермы, выстланы хитином и сообщаются с внешней средой через отверстия (стигмы). У некоторых мелких форм с тонким хитином дыхание происходит диффузно.

Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки, ганглии которой сливаются в той или иной мере.

Органы чувств представлены органами осязания в виде чувствительных волосков, сосредоточенных прежде всего на педипальпах, и органами зрения в виде простых глаз, которых обычно бывает несколько пар.

Кровеносная система имеет типичное строение.

Характерной особенностью этого класса является наличие у многих видов кожных желез — ядовитых и паутинных.

Медицинское значение. Из отрядов класса Паукообразных медицинское значение имеют клещи, скорпионы и пауки. Представители двух последних отрядов являются ядовитыми животными.

18.2.1. Отряд Клещей (Acari).

Медицинское значение клещей многообразно. Они служат природным резервуаром, переносчиками возбудителей заболеваний человека, эктопаразитами и иногда возбудителями заболеваний (чесоточный зудень).

Морфологическая характеристика. Клещи имеют мелкие, некоторые даже микроскопические размеры (от 0,1 до 10 мм). Тело у большинства видов не расчленено и не сегментировано. Хитин кожистый, легко растяжимый, но отдельные участки его уплотнены (щитки). Форма и характер расположения щитков имеет значение для систематики.

Все клещи имеют шесть пар конечностей. Две пары (хелицеры и педипальпы) преобразованы в колюще-сосущий или грызуще-сосущий ротовой аппарат. Остальные четыре пары (ходильные ноги) состоят из нескольких члеников (6—7), первый из которых (основной, тазик или кокса) срашен с телом.

Дыхание осуществляется с помощью трахей. Имеется одна пара стигм, расположенных или у основания хелицер, или у основания ног. Стигмы находятся на небольшом щитке (перитрема).

Органы выделения представлены мальпигиевыми сосудами.

Пищеварительная система кровососущих форм сильно разветвлена, особенно у самок.

Нервная система характеризуется слиянием всех ганглиев нервной цепочки и головного мозга в общую массу. Органы чувств представлены в основном органами осязания и обоняния. Глаза могут отсутствовать.

Клещи раздельнополы. Половое отверстие располагается между основаниями той или иной пары ног. Самки откладывают большое количество яиц.

Жизненный цикл. Развитие в отличие от других паукообразных происходит с метаморфозом, включая яйцо, личинку, нимфу и имаго (половозрелая форма). Личинка имеет три пары ног и дышит через поверхность тела. После линьки она превращается в нимфу (рис. 208). Нимфа имеет четыре пары ног, дышит с помощью трахей (появляются стигмы), но не имеет полового отверстия. Нимфальных стадий может быть несколько. Нимфа после линьки превращается в имаго. Большинство клещей, имеющих медицинское значение, являются кровососущими. Животными — прокормителями клещей служат млекопитающие, птицы и рептилии.

Различают одно-, дву- и треххозяиных клещей. У однохозяиных все стадии развития проходят на одном и том же хозяине. При двуххозяином

типе развития личинка и нимфа кормятся на одном хозяине, а имагинальная форма — на другом. У треххозяиных клещей (таежный клещ) каждая стадия ищет себе нового хозяина. В последнем случае развитие может растягиваться на длительный срок, например, у таежного клеща до 5 лет.

Вместе с кровью хозяина в организм клеща проникают возбудители различных заболеваний, которые при переходе на другого прокормителя могут передаваться ему, что способствует циркуляции возбудителей заболеваний. Срок жизни клещей довольно продолжителен — от 6 мес до 20—25 лет.

Большое значение с точки зрения паразитологии имеет способность клещей к трансвариальной передаче возбудителей заболеваний последующим поколениям, что резко увеличивает продолжительность существования природного очага болезни и имеет важное эпидемиологическое значение.

Наибольшее значение с точки зрения медицины имеют клещи семейства иксодовых и аргазовых, а также чесоточный клещ семейства акариформных.

Иксодовые клещи (Ixodidae). Имеют крупные размеры 4—5 мм. Насосавшиеся крови самки достигают 10 мм и более. У самца на спине находится щиток, закрывающий всю дорсальную поверхность. У самок, нимф и личинок щиток занимает только переднюю часть тела, на остальной поверхности хитин тонкий, легко растяжимый. Это имеет важное значение, так как самка при питании поглощает большое количество крови, в 200—400 раз превышающее ее массу в голодном состоянии. Ротовой аппарат расположен терминально на переднем конце тела. Он состоит из массивного основания педипальп, на котором по бокам расположены четырехчленистые пальпы и посередине хоботок. Его нижняя часть составляет гипостом — вырост основания. Задняя сторона гипостома снабжена острыми зубцами, направленными назад. Сверху к гипостому прилежат футляры, в которых лежат двучленистые хелицеры. Концевой членик хелицер несет крупные, острые зубцы и подвижно соединен с предыдущим. Когда клещ прокалывает кожу жертвы и разводит в стороны подвижные членики хелицер, удалить его ротовой аппарат из кожных покровов невозможно. После насыщения клещ сводит хелицеры и освобождает ротовой аппарат.

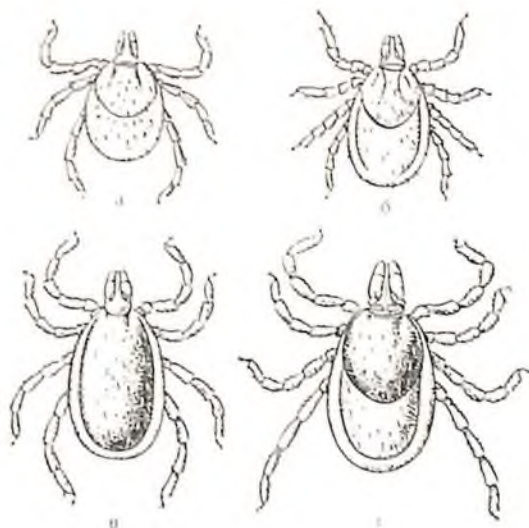


Рис. 208. Стадии развития клещей (таежный клещ).

а — личинка; б — нимфа; в — имаго (самка со спинной стороны); г — имаго (самец со спинной стороны)

Яйца откладываются в почву. В процессе развития образуются личинка, одно поколение нимф и имагинальная форма. Смена стадий происходит только после кровососания. Среди иксодовых есть одно-, двух- и треххозянные клещи. Личиночные стадии обычно питаются на мелких позвоночных (грызуны, насекомоядные), взрослые формы — на крупных животных (рогатый скот, олени) и человеку. Напившись крови, самки откладывают яйца, после чего погибают. Иксодовые клещи — переносчики и природный резервуар многих тяжелых болезней человека.

Таежный клещ (*Ixodes persulcatus*) — переносчик и природный резервуар вирусного весенне-летнего энцефалита. Обитает в таежной полосе СССР, особенно на Дальнем Востоке, а также обнаружен в Европейской части страны.

Размеры самца — 2,5 мм в длину, самки — до 4 мм. Окраска коричневая. Треххозянный клещ. Каждая стадия метаморфоза питается кровью на прокормителях разных видов. Личинка кормится на грызунах, ежах, птицах, уходит в почву и там линяет. Нимфы кормятся на бурундуках, белках, зайцах. Прокормителями взрослых форм служат крупный рогатый скот, лоси, олени (рис. 209). В ряде случаев эти животные могут быть и резервуарами распространяемых клещами заболеваний. Самки способны к трансвариальной передаче возбудителя.

Собачий клещ (*Ixodes ricinus*) — переносчик туляремии, шотландского энцефалита, энцефалита западных районов (схожего с таежным). Распространен в Европейской части СССР, Западной Европе, Северной Африке. Обитает в кустарниках, лиственных и хвойных лесах. По размерам, строению и циклу развития сходен с таежным клещом.

Дермацентор (*Dermacentor pictus*) — резервуар и переносчик таежного энцефалита (рис. 210). Распространен в лесной зоне СССР. У самок обнаружена трансвариальная передача возбудителя внучатому поколению.

Dermacentor marginatus — переносит туляремию, риккетсиозы, а также клещевой бруцеллез от мелкого и крупного рогатого скота. Обитает в степной зоне.

Иксодовые клещи являются не только переносчиками, но и эктопаразитами. Поражая кожные покровы, клещ вводит в ранку слюну, в результате чего развивается воспалительный процесс, иногда в сочетании с явлениями общего характера (лихорадка).

Основное направление профилактики — предохранение от укусов (специальная одежда, отпугивающие средства).

Аргазовые клещи (*Argasidae*). Размеры крупные, цвет серый. В отличие от иксодовых не имеют щитков. Боковые края в средней части тела почти параллельны друг другу, характерно наличие краевого ранта (рис. 211). Ротовой аппарат расположен вентрально и не виден со спинной стороны. Продолжительность жизни 25 лет. Самки откладывают яйца несколько раз в течение жизни. Цикл развития включает несколько стадий нимф (от 2 до 7). Распространены в странах с теплым и тропическим климатом, в полупустынях и в пустынях.

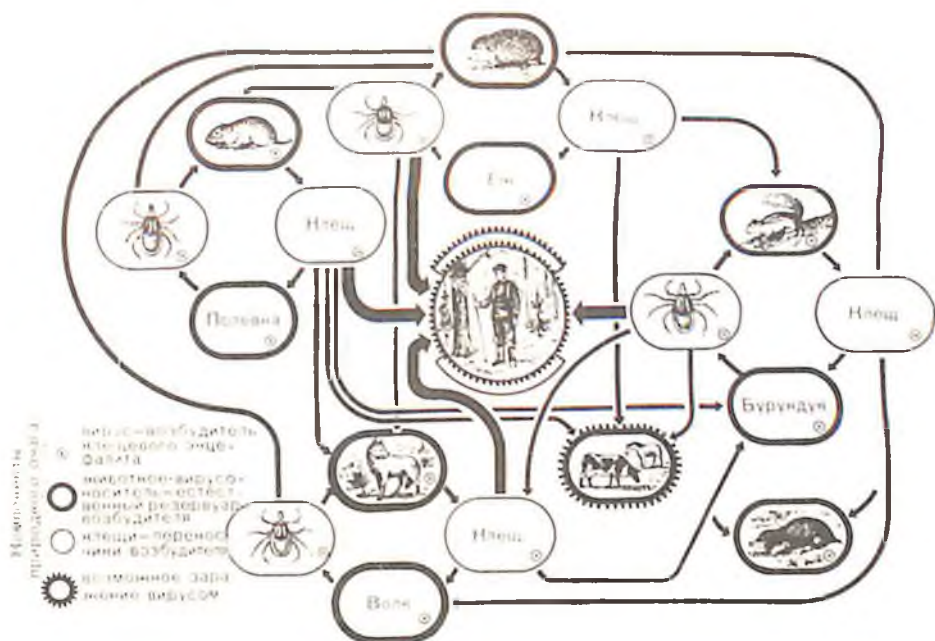


Рис. 209. Циркуляция вируса таежного энцефалита в природе. Переносчики вируса — таежный клещ, дикие млекопитающие и птицы, обитающие в тайге, являются компонентами природного очага. Человек и домашние животные, контактирующие с природным очагом, могут заразиться при укусах зараженными клещами.

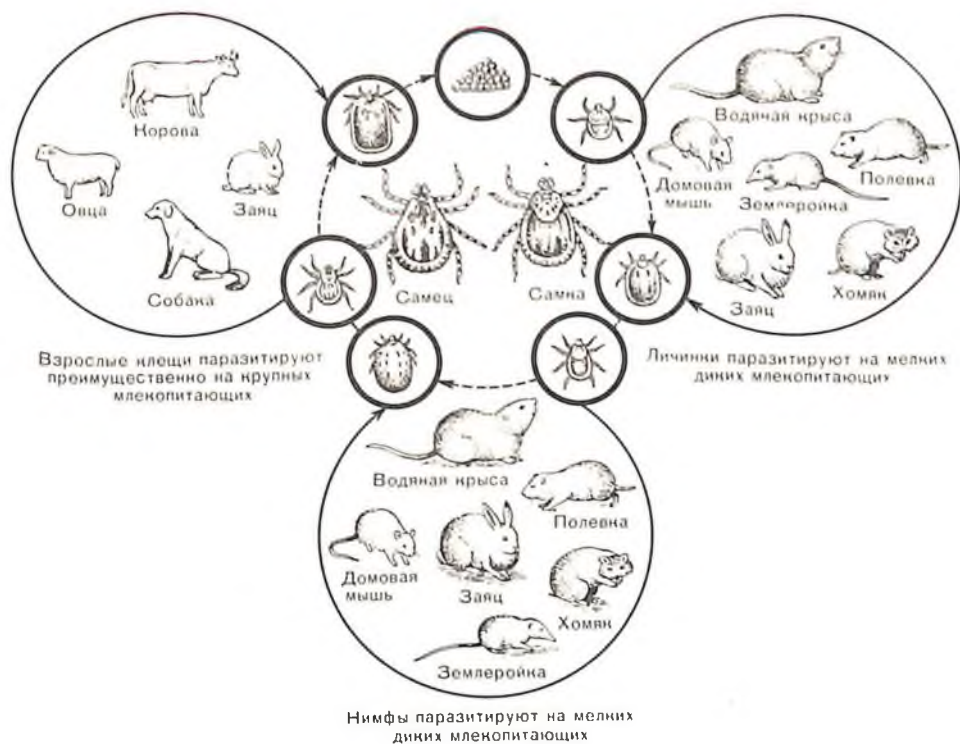


Рис. 210. Цикл развития и хозяева клеща *Dermacentor pictus*.

Яйца откладываются в почву. В процессе развития образуются личинка, одно поколение нимф и имагинальная форма. Смена стадий происходит только после кровососания. Среди иксодовых есть одно-, двух- и треххозяиные клещи. Личиночные стадии обычно питаются на мелких позвоночных (грызуны, насекомоядные), взрослые формы — на крупных животных (рогатый скот, олени) и человеке. Напившись крови, самки откладывают яйца, после чего погибают. Иксодовые клещи — переносчики и природный резервуар многих тяжелых болезней человека.

Таежный клещ (*Ixodes persulcatus*) — переносчик и природный резервуар вирусного весенне-летнего энцефалита. Обитает в таежной полосе СССР, особенно на Дальнем Востоке, а также обнаружен в Европейской части страны.

Размеры самца — 2,5 мм в длину, самки — до 4 мм. Окраска коричневая. Треххозяиный клещ. Каждая стадия метаморфоза питается кровью на прокормителях разных видов. Личинка кормится на грызунах, ежах, птицах, уходит в почву и там линяет. Нимфы кормятся на бурундуках, белках, зайцах. Прокормителями взрослых форм служат крупный рогатый скот, лоси, олени (рис. 209). В ряде случаев эти животные могут быть и резервуарами распространяемых клещами заболеваний. Самки способны к трансвариальной передаче возбудителя.

Собачий клещ (*Ixodes ricinus*) — переносчик туляремии, шотландского энцефалита, энцефалита западных районов (схожего с таежным). Распространен в Европейской части СССР, Западной Европе, Северной Африке. Обитает в кустарниках, листовых и хвойных лесах. По размерам, строению и циклу развития сходен с таежным клещом.

Дермацентор (*Dermacentor pictus*) — резервуар и переносчик таежного энцефалита (рис. 210). Распространен в лесной зоне СССР. У самок обнаружена трансвариальная передача возбудителя внучатому поколению.

Dermacentor marginatus — переносит туляремию, риккетсиозы, а также клещевой бруцеллез от мелкого и крупного рогатого скота. Обитает в степной зоне.

Иксодовые клещи являются не только переносчиками, но и эктопаразитами. Поражая кожные покровы, клещ вводит в ранку слюну, в результате чего развивается воспалительный процесс, иногда в сочетании с явлениями общего характера (лихорадка).

Основное направление профилактики — предохранение от укусов (специальная одежда, отпугивающие средства).

Аргазовые клещи (*Argasidae*). Размеры крупные, цвет серый. В отличие от иксодовых не имеют щитков. Боковые края в средней части тела почти параллельны друг другу, характерно наличие краевого ранта (рис. 211). Ротовой аппарат расположен вентрально и не виден со спинной стороны. Продолжительность жизни 25 лет. Самки откладывают яйца несколько раз в течение жизни. Цикл развития включает несколько стадий нимф (от 2 до 7). Распространены в странах с теплым и тропическим климатом, в полупустынях и в пустынях.

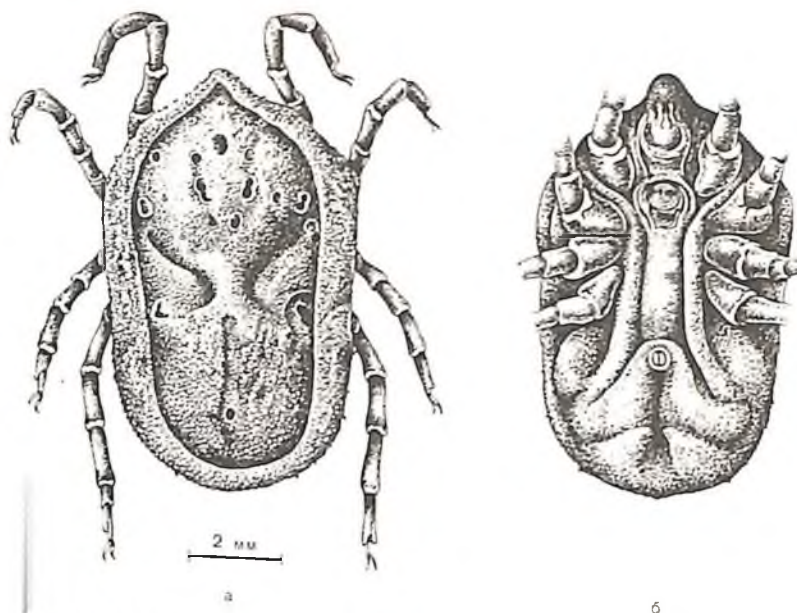


Рис. 211. Поселковый клещ (самка).
а — со спинной стороны, б — с брюшной стороны.

В СССР — в Средней Азии, Закавказье. Обитают в естественных (пещерах) или искусственных (жилища) убежищах, причем каждый вид связан с убежищем определенного типа (нора грызуна, пещера с летучими мышами и т. д.). Аргазиды неохотно покидают убежище и не отыскивают активно прокормителя. В соответствии с этим у них выработалась способность к длительному голоданию до 10 и более лет. Наибольшее медицинское значение имеет поселковый клещ.

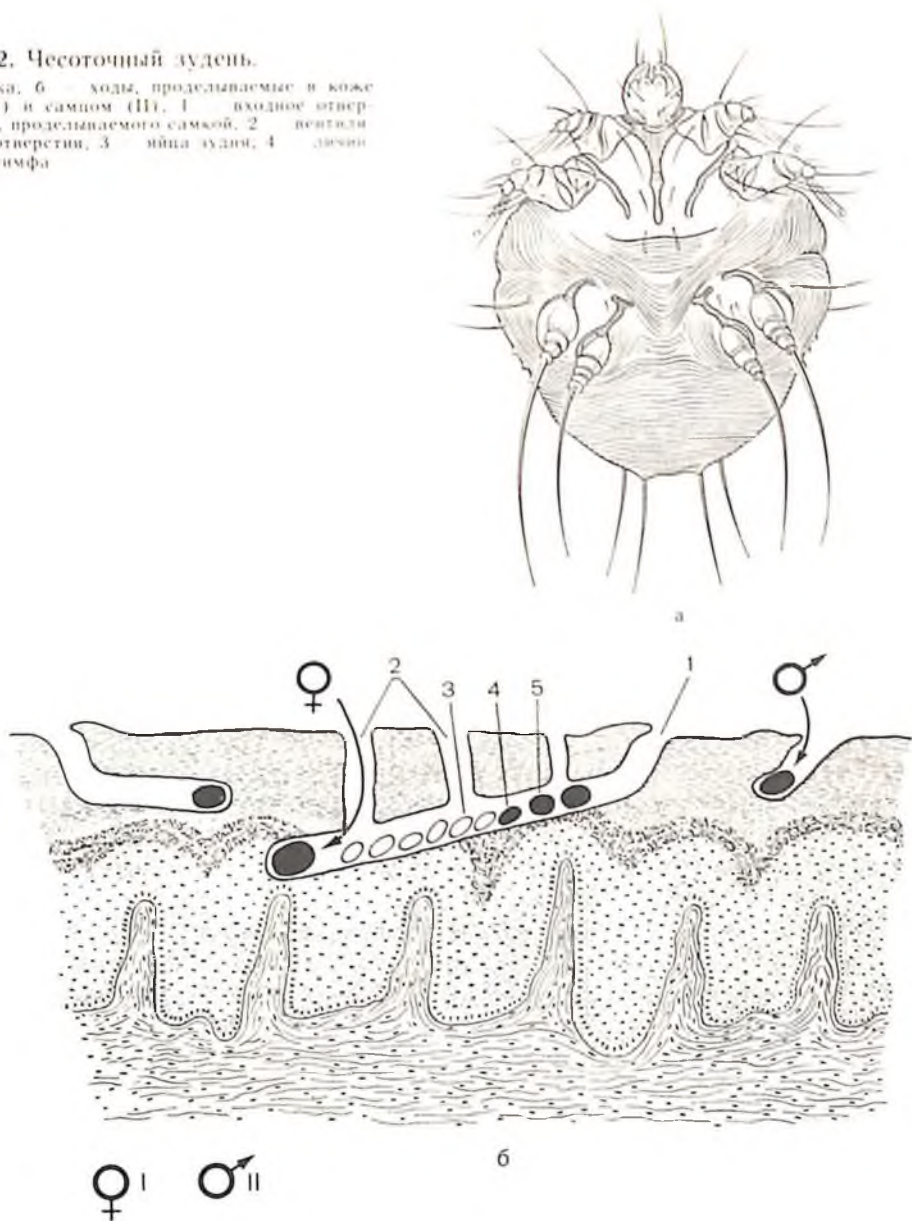
Поселковый клещ (*Ognithodorus papillipes*) — переносчик и резервуар возвратного клещевого тифа. Распространен в Средней Азии. Резервуарами возбудителей заболевания — спирохет могут быть различные млекопитающие, служащие прокормителями клещей (шакалы, дикообразы, крысы, песчанки, землеройки). Обитает в жилищах человека, в том числе в покинутых развалинах, постройках для скота, а также в естественных пещерах, в которые заходит скот, в норах грызунов и др. Клещи нападают ночью. Способны к длительному голоданию — более 10 лет, сохраняя способность к передаче заболевания. Самки способны к трансвариальной передаче возбудителя. Одновременно поселковый клещ является эктопаразитом.

К семейству акариформных (*Acariformes*) относится чесоточный клещ (*Sarcoptes scabiei*). Специфический паразит человека, возбудитель заболевания чесотки.

Тело широкоовальное, размеры 0,3—0,4 × 0,2—0,3 мм. На поверхности тела много коротких шипиков и длинных щетинок. Ноги сильно укорочены, что связано с внутрикожным образом жизни. Две пары ног расположены по бокам ротового аппарата, две отнесены к заднему

Рис. 212. Чесоточный зудень.

а — самка, б — ходы, проделываемые в коже самкой (I) и самцом (II), 1 — входное отверстие хода, проделываемого самкой, 2 — вентиляционные отверстия, 3 — яйца зудя, 4 — личинка, 5 — нимфа



концу тела. Глаз нет. Дыхание происходит через поверхность тела. Продолжительность жизни 4—5 нед. Самка прогрызает узкие ходы в толще рогового слоя кожи длиной до нескольких сантиметров, которые сообщаются отверстиями с поверхностью кожи (рис. 212). Через них в каналы проникают самцы, живущие на поверхности, и оплодотворяют самок. Передвигаясь по ходу канала, самки откладывают яйца (до 50 шт. в течение жизни). Цикл развития включает личинку, нимфу и имаго.

Клещи могут поражать любые участки кожи, но чаще всего встречаются на тыльной поверхности кистей, в межпальцевых простран-

ствах, подмышечных впадинах, промежности. Ходы видны на коже в виде прямых или извилистых линий беловато-грязноватого цвета.

Клещи вызывают сильный зуд, усиливающийся по ночам. Человек расчесывает пораженные места, в расчесы попадает микробная инфекция, присоединяется нагноение, воспалительные процессы.

Профилактические мероприятия — соблюдение чистоты (кипячение белья, дезинфекция одежды), выявление и лечение больных.

18.3. ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ (TRACHEATA). КЛАСС НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

Подтип Трахейнодышащие включает два класса. Из них медицинское значение имеет только один — насекомые.

Наиболее многочисленный класс типа Членистоногих, количество видов свыше 1 млн., что составляет 70% от общего числа существующих в природе видов животных. Это определяет практическое значение насекомых, как полезное, так и вредное.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а.
Тело четко разделено на три отдела: голову, грудь, брюшко. Три пары ног расположены попарно на трех сегментах груди, отсюда другое название класса — шестиногие, или Hexapoda.

Голова обычно соединена с грудью подвижно. На голове расположена пара усиков или сяжков, ротовой аппарат, по бокам находятся два крупных сложных глаза. Ротовой аппарат состоит из трех пар конечностей: верхние челюсти, нижние челюсти, нижняя губа (сросшаяся вторая пара нижних челюстей) и верхняя губа, которая не является конечностью, а представляет собой вырост хитина. К ротовому аппарату относится также хитиновое выпячивание дна ротовой полости — язык или гипофаринкс.

В зависимости от условий питания различают следующие типы ротового аппарата: грызуще-жующий, колюще-сосущий, лижущесосущий. Соответственно типам ротового аппарата его элементы могут иметь вид коротких твердых пластинок (грызуще-жующий) или вытянутых в длину волосовидных щетинок (колюще-сосущий) или трубчатых образований (лижущесосущий).

Некоторые виды не имеют крыльев. Различают первичнобескрылых (древние насекомые, например, ногохвостки) и вторичнобескрылых, которые утратили крылья в связи с паразитическим образом жизни (вши, блохи).

Пищеварительная система представлена передней кишкой, начинающейся с ротовой полости и подразделяющейся на глотку и пищевод, задний отдел которого расширяется, образуя зоб и жевательный желудок (не у всех). К передней кишке относятся и слюнные железы (до трех пар). Секрет слюнных желез выполняет пищеварительную функцию, содержит ферменты, смачивает пищу. У кровососущих содержит вещество, препятствующее свертыванию крови. У пчел секрет одной пары желез смешивается в зобе с цветочным нектаром и образует мед. У рабочих пчел слюнные железы, проток которых открывается в глотку (глоточный), выделяет особые белковые вещества («молочко»), которыми выкармливают личинок, превращающихся в маток. Средняя

кишка насекомых лишена выростов в виде пищеварительных желез, задняя заканчивается анальным отверстием (рис. 213).

Органы выделения представлены мальпигиевыми сосудами (от 2 до 200) и жировым телом, которое выполняет функцию «почек накопления».

Органы дыхания — трахеи. Стигмы расположены по сегментно (до 10 пар). От стигм начинаются крупные основные стволы (трахеи), которые разветвляются на более мелкие трубочки (рис. 214). Каждая трахея заканчивается концевой клеткой с радиально расходящимися отростками, внутри которых находятся конечные канальцы трахеи (трахесолы). Последние проникают даже внутрь отдельных клеток. Таким образом, трахейная система подменяет функции кровеносной системы в снабжении тканей кислородом.

Кровеносная система в соответствии с особенностями органов дыхания развита сравнительно слабо. Сердце трубковидное, состоит из многих камер.

Нервная система достигает исключительно высокого уровня развития. Состоит из головного мозга, окологлоточных коннектив, брюшной нервной цепочки. Головной мозг состоит из трех отделов — переднего, среднего, заднего и имеет очень сложное гистологическое строение. Ни более важную роль играет такая структура, как грибовидные тела — ассоциативный центр. Особенно сложно строение головного мозга у общественных насекомых — муравьев, пчел, термитов.

Органы чувств достигают исключительно высокого уровня развития, что соответствует высокому уровню общей организации насекомых. Представители этого класса имеют органы осязания, обоняния, зрения, вкуса и слуха.

В основе всех органов чувств лежит один и тот же элемент — сенсилла, состоящая из одной клетки или группы чувствительных рецепторных клеток, имеющих два отростка. Центральный отросток идет в центральную нервную систему, а периферический — в наружную часть, представленную различными кутикулярными образованиями. Строение кутикулярного футляра зависит от типа органов чувств.

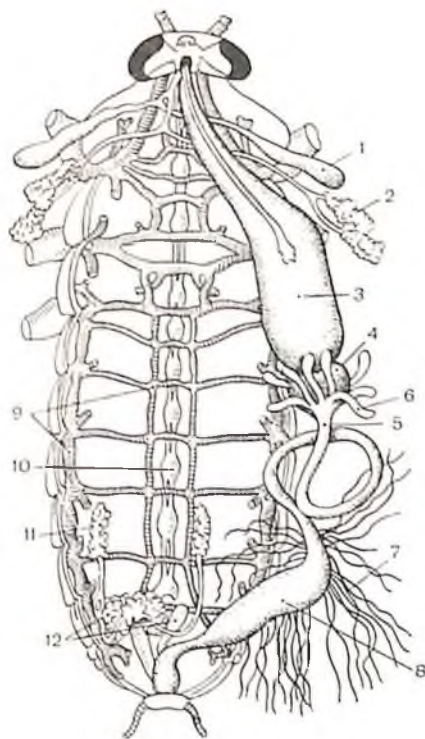


Рис. 213. Внутреннее строение самки черного таракана (со спишной стороны).

1 — резервуар слюнной железы; 2 — слюнная железа; 3 — лоб; 4 — жевательный желудок; 5 — средняя кишка; 6 — пилорические выросты; 7 — мальпигиевы сосуды; 8 — задняя кишка; 9 — трахейная система; 10 — брюшная нервная цепочка; 11 — семенники; 12 — придаточные железы половой системы.

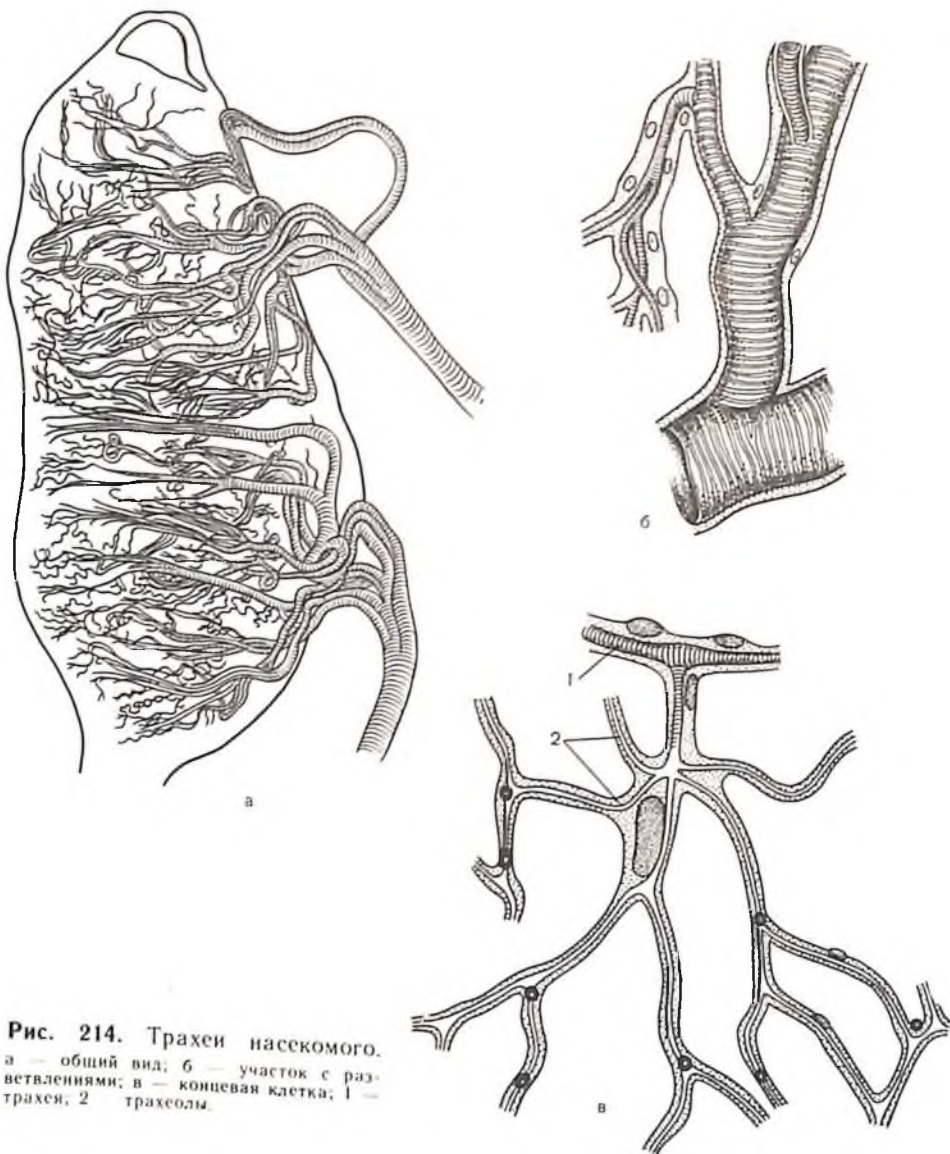


Рис. 214. Трахеи насекомого.
 а — общий вид; б — участок с раз-
 ветвлениями; в — концевая клетка; 1 —
 трахея, 2 — трахеолы.

Органы осязания представлены чувствительными волосками, разбросанными по всему телу. Органы обоняния расположены на усиках и нижнечелюстных щупиках.

Органы зрения играют ведущую роль для ориентации во внешней среде наряду с органами обоняния. Насекомые имеют простые и сложные (фасеточные) глаза. Сложные глаза состоят из огромного числа отдельных призм, или омматидиев, разделенных светонепроницаемым слоем. Такое строение глаз дает «мозаичное» зрение.

Высшие насекомые имеют цветное зрение (пчелы, бабочки, муравьи), но оно отличается от зрения человека. Насекомые восприни-

мают в основном коротковолновую часть спектра: зелено-желтые, синие и ультрафиолетовые лучи.

Насекомым свойственны очень сложные формы поведения, в основе которых лежат инстинкты. Особенно сложные инстинкты характерны для так называемых общественных насекомых — пчел, муравьев, термитов.

Насекомые — раздельнополые организмы, у них хорошо выражен половой диморфизм.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. В классе Насекомых встречаются различные типы постэмбрионального развития: прямое (у низших), неполный метаморфоз (у более высоко организованных), полный метаморфоз (у высших). При неполном метаморфозе из яйца выходит личинка, во многом еще похожая на взрослое насекомое. Условия обитания ее сходны со взрослыми формами. После линьки она превращается в имаго. Полный метаморфоз включает стадии яйца, личинки, куколки и имаго. Личинка резко отличается по строению и по среде обитания от взрослых форм. Так, личинка комаров живет в воде, а имагинальные формы в воздушной среде. Куколки не питаются, на этой стадии происходит замена личиночных органов органами взрослых насекомых.

М е д и ц и н с к о е з н а ч е н и е. Медицинское значение насекомых состоит прежде всего в том, что они служат переносчиками опасных, охватывающих большие массы населения (эпидемических) заболеваний, кроме того, среди них широко представлены эктопаразиты и ядовитые формы.

18.3.1. Отряд Таракановые (Blattoidea)

Тараканы — крупные насекомые, достигающие размера 3—6 см. Тело сплющено в дорсовентральном направлении, имеет две пары крыльев: верхние — кожистые и нижние — тонкие перепончатые. У самок иногда крылья недоразвиты. Ротовой аппарат грызущего типа. На конце брюшка имеются придатки — церки, гомологичные конечностям. Яйца откладывают в кокон, который самка носит с собой 14—15 дней. Развитие с неполным превращением.

Для тараканов характерна ночная активность. Обитают в жилищах человека, особенно кухнях, мусоропроводах. Питаются пищей человека (пищевыми отбросами), а также его выделениями (фекалии, мокрота). Часто встречаются на предприятиях пищевой промышленности, в булочных, столовых, в местах скопления пищевых отходов. Днем тараканы прячутся в щели, ночью выходят на поиски пищи.

Обитателями жилищ человека (синантропные виды) являются рыжий таракан (*Blatta germanica*), черный таракан (*Blatta orientalis*), обитающие повсеместно, и американский таракан (*Periplaneta americana*), распространенный в тропических странах.

М е д и ц и н с к о е з н а ч е н и е. Тараканы служат механическими переносчиками возбудителей различных заболеваний, прежде всего желудочно-кишечных. Исследования экскрементов тараканов показали, что они могут переносить возбудителей брюшного тифа,

дизентерии, яйца гельминтов, а также возбудителей туляремии, дифтерии и др.

Профилактика и меры борьбы. Соблюдение чистоты в помещениях, уборка пищевых остатков, пищевых продуктов в недоступные для тараканов емкости.

Для уничтожения тараканов применяются различные ядохимикаты.

18.3.2. Отряд Вши (*A poptura*)

Вши — мелкие бескрылые насекомые. Каждый вид паразитирует только на определенном хозяине и не переходит на особей другого вида. Паразитами человека являются головная, платяная и лобковая вши.

Головная вошь (*Pediculus humanus capitis*). Локализуется на волосистой части головы. Размеры 2—3 мм. Тело сплющено в дорсо-вентральном направлении. Голова маленькая, хорошо отграничена от груди. На голове имеются пара усиков, пара простых глаз (иногда отсутствуют), колюще-сосущий ротовой аппарат. В покое ротовой аппарат втянут внутрь головы и не виден снаружи. Грудные сегменты слиты, грудь несет три пары ног. Последний членик лапки имеет сильно развитый коготок, который вместе с выростом предпоследнего членика образует захлопывающееся устройство, наподобие клешни. С помощью этого устройства вошь прочно удерживается на волосах. Крыльев нет (рис. 215, а—г).

Брюшко несколько шире грудного отдела, состоит из 10 члеников. У самцов в конце брюшка виден копулятивный аппарат. На боковых сторонах грудных и брюшных сегментов расположены стигмы.

Развитие с неполным метаморфозом. Отложенные яйца (см. рис. 215д) приклеиваются к волосам секретом клеевых желез (гниды). Все развитие происходит на теле человека. Из яйца выходит личинка, похожая по основным признакам на взрослую особь. После линек она превращается в имаго. Питаются кровью. Максимальная продолжительность жизни 38 дней.

Медицинское значение. При определенных условиях (массовость заражения) может переносить возбудителей сыпного тифа, являясь специфическим переносчиком. Эктопаразит. Слюна, вводимая в ранку, вызывает огрубление кожи, пигментацию, иногда колтун на голове (педикулез).

Профилактика и меры борьбы. Для предупреждения вшивости необходимо регулярное мытье тела с одновременной сменой белья, поддержание чистоты одежды и жилища. Меры общественной профилактики заключаются в контроле за содержанием и поддержанием санитарного состояния в местах массового пребывания людей: вокзалы, пристани, гостиницы, поезда, пассажирские суда и т. д.

Для уничтожения головных вшей используют инсектицидное мыло, для уничтожения гнид — специальные средства.

Платяная вошь (*Pediculus humanus humanus*). Живет на нательном белье и одежде, при сосании крови переходит на тело. По внешнему виду и развитию очень сходна с *P. humanus*. В настоящее время их относят к разным подвидам вида *P. humanus*. Имеет более крупные размеры, до

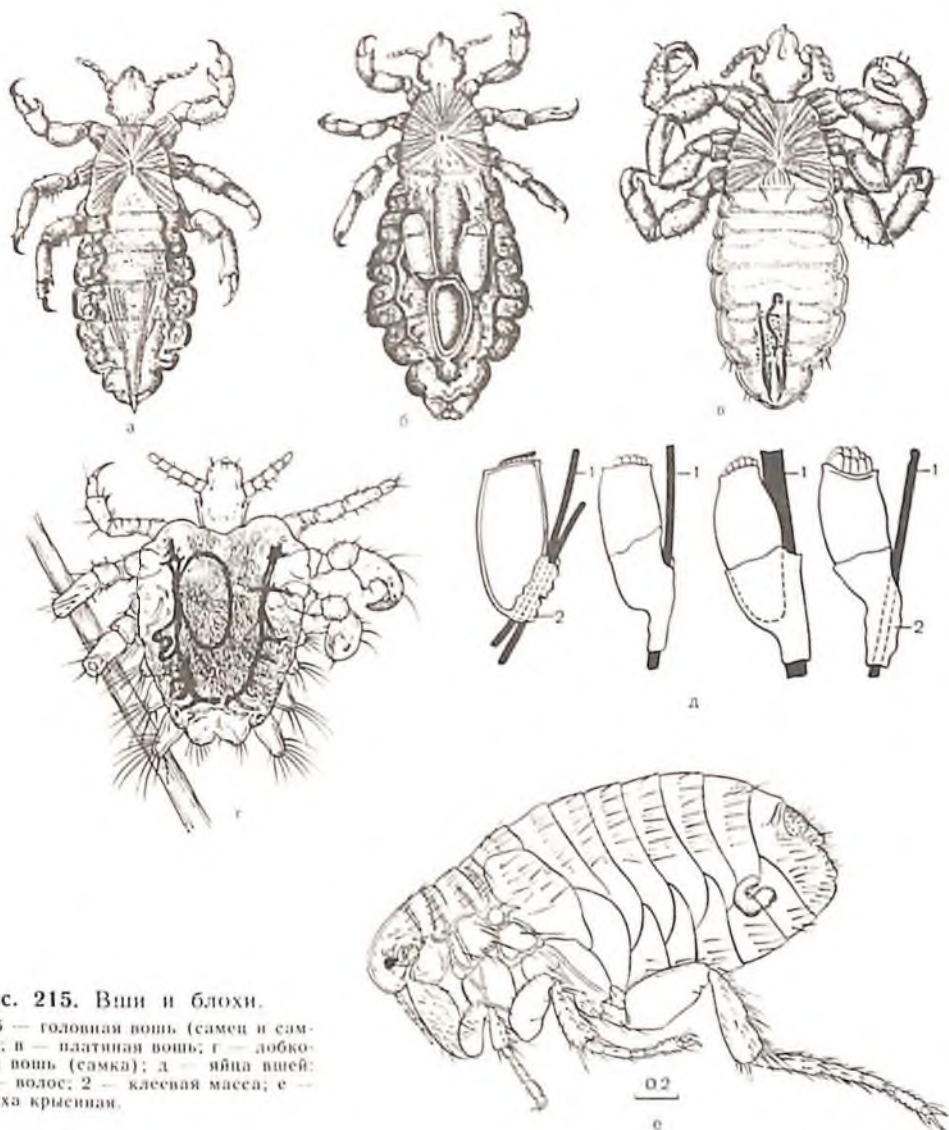


Рис. 215. Вши и блохи.

а, б — головная вошь (самец и самка); в — платиновая вошь; г — лобковая вошь (самка); д — яйца вшей; 1 — волос; 2 — клеевая масса; е — блоха крысиная.

4,7 мм. Отличительный внешний признак — менее глубокие вырезки по краю брюшка и менее выраженная пигментация боковых частей сегментов брюшка. Яйца откладывает на волосках одежды. Весь цикл развития происходит на человеке. Продолжительность жизни до 48 дней. Подвижна, при температуре 27°C проползает 35 см в минуту.

Медицинское значение. Эктопаразит и специфический переносчик возбудителей тяжелых заболеваний с высокой смертностью (сыпной тиф, возвратный тиф), которые могут принимать эпидемический характер, охватывая большие массы людей.

Резервуаром обоих заболеваний служит только человек. При

сосании крови больного человека возбудители попадают в кишечник вши, где проходят сложный цикл развития. Возбудители сыпного тифа рикеттсии Провачека развиваются в клетках стенки кишечника вшей, вместе с погибшими клетками попадают в полость кишки и выносятся с фекалиями. Укус вши не опасен, поскольку в слюне ее возбудители отсутствуют. Заражение происходит при втирании фекалий насекомого в ранку от укуса или в расчески и ссадины на теле.

Возбудители возвратного тифа спирохеты Обермейера из кишечника вши проходят в гемолимфу насекомого. Заражение происходит при раздавливании вши и попадании гемолимфы в ранку от укуса или в расчески.

Оба заболевания относятся к категории облигато-трансмиссивных заболеваний.

Профилактика и меры борьбы. Те же, что и по отношению к *R. capitis*.

Лобковая вошь (*Phthirus pubis*). Локализуется на волосяном покрове в области лобка, иногда бровей и ресниц.

Размеры — 1—1,5 мм. Тело укороченное, широкое, суженное кзади. Граница между грудью и брюшком не выражена. Продолжительность жизни до 26 дней.

Медицинское значение. Только эктопаразит, возбудителей заболеваний не переносит.

Профилактика и меры борьбы. Те же, что и при других видах вшей.

18.3.3. Отряд Блохи (*Aphaniptera*)

Типичным представителем является человеческая блоха (*Pulex irritans*). Тело блохи сплющено с боков, крылья отсутствуют. Голова несет короткие усики, пару простых глаз, колюще-сосущий аппарат. Конечности сильно развиты, особенно последняя пара, которая значительно длиннее и служит для прыгания. Брюшко состоит из десяти сегментов, у самцов конец брюшка загнут кверху. Характерны разнообразные придатки кутикулы — щупики, зубчики, щетинки, имеющие значение для систематики.

Развитие с полным превращением. Яйца откладывают в помещениях в щелях, трещинах пола, в сухом мусоре. В природных условиях — в норах грызунов. Из яйца выходит безногая червеобразная личинка белого цвета. Питается разлагающимися органическими веществами. Через некоторое время личинка образует кокон, а затем превращается в куколку. Взрослые насекомые питаются кровью.

Каждый вид блохи живет на хозяине определенного вида: крысиная блоха — на крысах, собачья — на собаках, сусличья — на сусликах. Некоторые виды могут переходить на животных другого вида. Это определяет значение блох как переносчиков заболеваний человека.

Медицинское значение. В качестве эктопаразитов блоха служит причиной зуда, расчесов, присоединения вторичной инфекции, нагноений и т. д. Но главное значение блох определяется тем, что они переносят особо опасное заболевание — чуму.

Природными резервуарами чумы являются различные грызуны — суслики, крысы, тарбаганы, сурки и др. Животные болеют чумой и умирают. После смерти хозяина блохи переходят на других особей этого же вида или другого и заражают их.

Возбудители чумы активно размножаются в желудке блохи, образуя пробку, закрывающую его просвет, или «чумной блок». Когда блоха пытается пить кровь, блок мешает прохождению крови, блоха отрыгивает его в ранку и благодаря этому вносит в организм прокормителя огромное количество бактерий.

В настоящее время считают, что заражение через укусы возможно только при образовании блока. У разных видов блох частота образования блока при сосании неодинакова. Наиболее высокий показатель у крысиной блохи — 63%, в то время как у других видов он значительно ниже — от 43 до 5%.

Возможно заражение и через фекалии блох, содержащие возбудителей чумы при попадании их в ранки при расчесах.

В качестве переносчика чумы наиболее опасны крысиная блоха *Xenopsylla cheopis* (см. рис. 215, е), паразитирующая на крысах, песчанках и легко переходящая на человека, и блоха сурка (*Oropsylla silantievi*). Человеческая блоха также может быть переносчиком чумы.

Человек может заразиться чумой не только через переносчиков, но и путем контакта с животными (например, при снятии шкурки) или с больным человеком, особенно легко передается легочная форма чумы.

Кроме чумы, блохи могут переносить туляремию.

Профилактика и меры борьбы. Мерами профилактики служат обычные санитарно-гигиенические мероприятия: поддержание чистоты в помещениях, влажная уборка, ликвидация таких мест выплода блох, как щели, трещины в полу и т. д.

Для уничтожения блох в помещениях или на одежде используются инсектициды.

В полевых условиях уничтожают грызунов в норах с помощью соответствующих ядохимикатов (хлорпикрин) и тем самым ликвидируют блох.

18.3.4. Отряд Двукрылые (Diptera)

Отряд включает наибольшее количество видов, имеющих медицинское значение. Представители отряда имеют одну (переднюю) пару перепончатых прозрачных или окрашенных крыльев. Задняя пара превратилась в небольшие придатки-жужальца, выполняющие функцию органов равновесия. Голова шаровидная или полушаровидная, соединена с грудью тонким мягким стебельком, что обуславливает большую подвижность.

Некоторые виды мух тесно связаны с человеком (синантропные), к ним относятся комнатная муха, домовая муха, осенняя жигалка.

Комнатная муха (*Musca domestica*). Распространена по всему Земному шару.

Довольно крупное насекомое темного цвета. Голова полушаровидная, по бокам несет крупные фасеточные глаза, спереди — ротовой

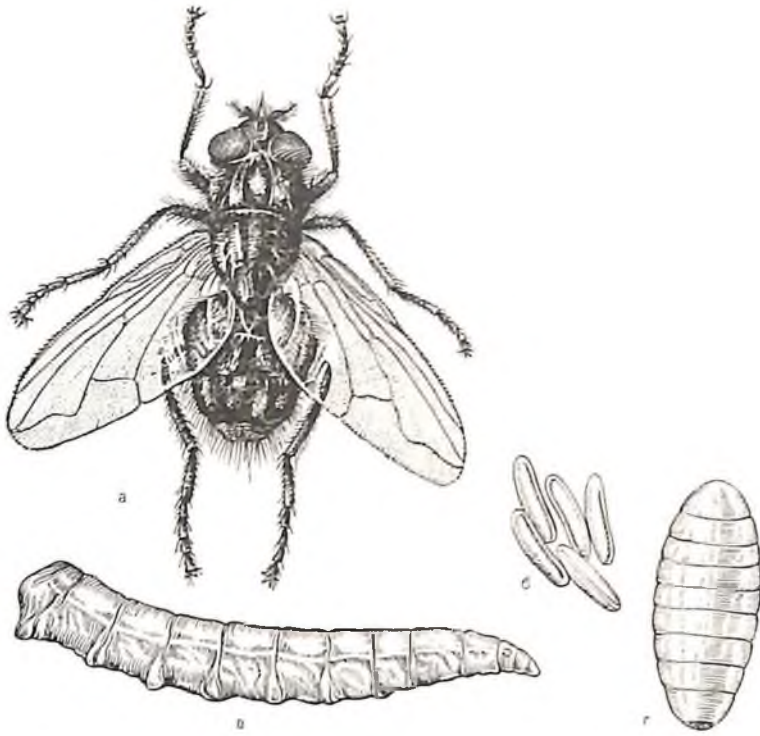


Рис. 216. Комнатная муха.

а — общий вид; б — яйца; в — личинка; г — куколки

аппарат. На лапках имеются коготки и клейкие лопасти, позволяющие мухе передвигаться по любым плоскостям.

Ротовой аппарат — лижуще-сосущий. Нижняя губа превращена в хоботок, на конце которого имеются две сосательные дольки, между ними расположено ротовое отверстие. Верхние челюсти и первая пара нижних челюстей атрофированы. Верхняя губа и язык расположены на передней стенке хоботка. Слюна мух содержит ферменты, растворяющие твердые вещества. После того как пища разжижена, муха слизывает ее. Питается муха пищей человека, различными органическими веществами.

Муhy откладывают яйца. Одна кладка содержит до 100—150 яиц. Превращение полное. Размножаться при благоприятных условиях могут круглый год.

Яйца муhy откладывают в гниющие вещества растительного или животного происхождения. В поселках городского типа это скопления пищевых отходов на помойках, мусороприемниках, свалках, отходах пищевой промышленности. В сельской местности местами выплода служат скопления навоза домашних животных, человеческие фекалии, испражнения человека на почве. Из яйца выходит членистая червеобразная личинка белого цвета без ног и обособленной головы

(рис. 216). Личинка питается жидкой пищей, в основном разлагающимися органическими веществами. Личинки влаголюбивы и термофильны, оптимальная температура для развития 35—45°C, влажность — 46—84%. Такие условия создаются в навозных кучах, так как фекалии содержат много белковых веществ, при гниении которых выделяется большое количество энергии и одновременно создается повышенная влажность.

Куколка неподвижна, снаружи покрыта толстой кутикулой коричневого цвета (пупарий). Выходящая из пупария муха проходит через довольно толстый слой грунта. Продолжительность жизни около 1 мес. За это время самка откладывает яйца 5—6 раз.

Медицинское значение. Комнатная муха — механический переносчик в первую очередь кишечных инфекций — холеры, дизентерии, брюшного тифа и др. Распространение именно этой группы заболеваний определяется тем, что мухи питаются зараженными фекалиями и заглатывают возбудителей кишечных инфекций или загрязняют ими поверхность тела, после чего переносят их на продукты питания человека. С пищей возбудитель попадает в кишечник человека, где находит благоприятные условия. В экскрементах мух бактерии остаются живыми в течение суток и более. Кроме кишечных заболеваний, комнатная муха может переносить возбудителей и других заболеваний, например, дифтерии, туберкулеза и т. д., а также яйца гельминтов и цисты простейших.

Домовая муха (*Muscina stabulans*). Распространена повсеместно. Тело окрашено в бурый цвет, ноги и шупики желтого цвета. Кoproфаг. Питается фекалиями, а также пищей человека. Основные места выплода — фекалии человека в неканализованных уборных и на почве. Кроме того, может развиваться в фекалиях домашних животных и пищевых отходах. Взрослые мухи обитают в дворовых уборных.

Медицинское значение. Механический переносчик кишечных заболеваний.

Борьба с мухами. Проведение санитарных мероприятий, обеспечивающих сбор отходов, их своевременное удаление, не реже одного раза в три дня. Приемники для отходов (помойки) и навоза должны закрываться герметически и быть удобны для чистки, что предохраняет отбросы от заражения яйцами и исключает последующее развитие личинок. Неканализованные уборные также должны герметически закрываться. Недопустимо загрязнение почвы фекалиями человека. Для уничтожения личинок в местах выплода мух и для уничтожения открытенных форм используют инсектициды.

Вольфартова муха (*Wohlfahrtia magnifica*). Возбудитель миаза — заболевания человека, вызываемого паразитированием личинок мух в тканях и органах человека.

В СССР распространена на Кавказе, в Средней Азии, но может встречаться и в более северных районах.

Крупная муха, светло-серого цвета, на брюшке расположены черные круглые пятна. Живородяща. Привлеченная запахом разлагающихся тканей (раны, гнойные выделения) муха налету выпрыскивает в ткани животного или человека личинки, которые сразу внедряются в мягкие

ткани и питаются там ими. Перед окукливанием личинки покидают хозяина и уходят в почву. За одну кладку муха отрождает до 120 личинок. Взрослые формы питаются нектаром цветов.

М е д и ц и н с к о е з н а ч е н и е. От миазов особенно страдают дети. В тяжелых случаях возможно полное уничтожение мягких тканей глазницы, мягких тканей головы и т. д. Известны случаи миазов с летальным исходом.

Комары (Culicidae). Кровососущие насекомые. Распространены от зоны тундры до оазисов пустыни. На территории СССР наиболее часто встречаются три рода — *Anopheles*, *Culex*, *Aedes*.

Имагинальные формы насекомых имеют небольшие размеры. Голова несет крупные фасеточные глаза, усики и ротовой аппарат. Тело узкое и вытянутое. Кровососущими являются только самки, имеющие колюще-сосущий аппарат. Он состоит из нижней губы в форме желоба, верхней губы в виде пластинки, замыкающей желоб сверху, пары нижних и пары верхних челюстей в виде щетинок (колющий аппарат) и языка (гипофаринкс), внутри которого проходит канал слюнной железы. Все колющие части лежат в футляре, образованном нижней и верхней губой. Придатками нижних челюстей служат нижнечелюстные шупики.

У самцов аппарат сосущий, колющие части редуцированы. Они питаются нектаром цветов. По бокам ротового аппарата лежат усики, состоящие из 14—15 члеников, у самцов они покрыты длинными волосками, у самок — короткими.

Развитие с полным превращением: яйцо, личинка, куколка, имаго. Яйца откладываются в воду или влажную почву, местами выплота в зависимости от рода комаров могут быть естественные и искусственные водоемы (лужи, пруды, канавы, ямы с водой, оросительные и осушительные каналы, бочки с водой, рисовые поля, дупла деревьев и т. д.).

До окукливания личинка активно питается и несколько раз линяет. Тело личинки четко подразделяется на голову, грудь и брюшко. Голова округлой формы, несет усики, глаза и веерообразные опахала. Двигаясь, опахала загоняют в рот личинки воду с содержащимися в ней частицами. Личинка заглатывает любые частицы определенного размера, независимо от того, являются они пищевыми или нет. На этом основано применение ядохимикатов, распыляемых в водоемах. Органами дыхания служат трахеи и трахейные жабры.

Куколка имеет форму запятой благодаря массивной головогрудки и узкому брюшку, не питается, передвигается с помощью быстрых взмахов брюшка.

Вылупившиеся самки и самцы обитают поблизости от водоемов, питаются нектаром. После оплодотворения самке необходимо выпить крови для развития яиц. Она ищет добычу и сосет кровь животных или человека. Во время переваривания крови происходит созревание яиц (гонотрофический цикл), которое продолжается 2—3 дня, но в зависимости от условий может задерживаться. У некоторых видов комаров только один гонотрофический цикл за лето (моноциклические), у других может быть несколько циклов (полициклические).

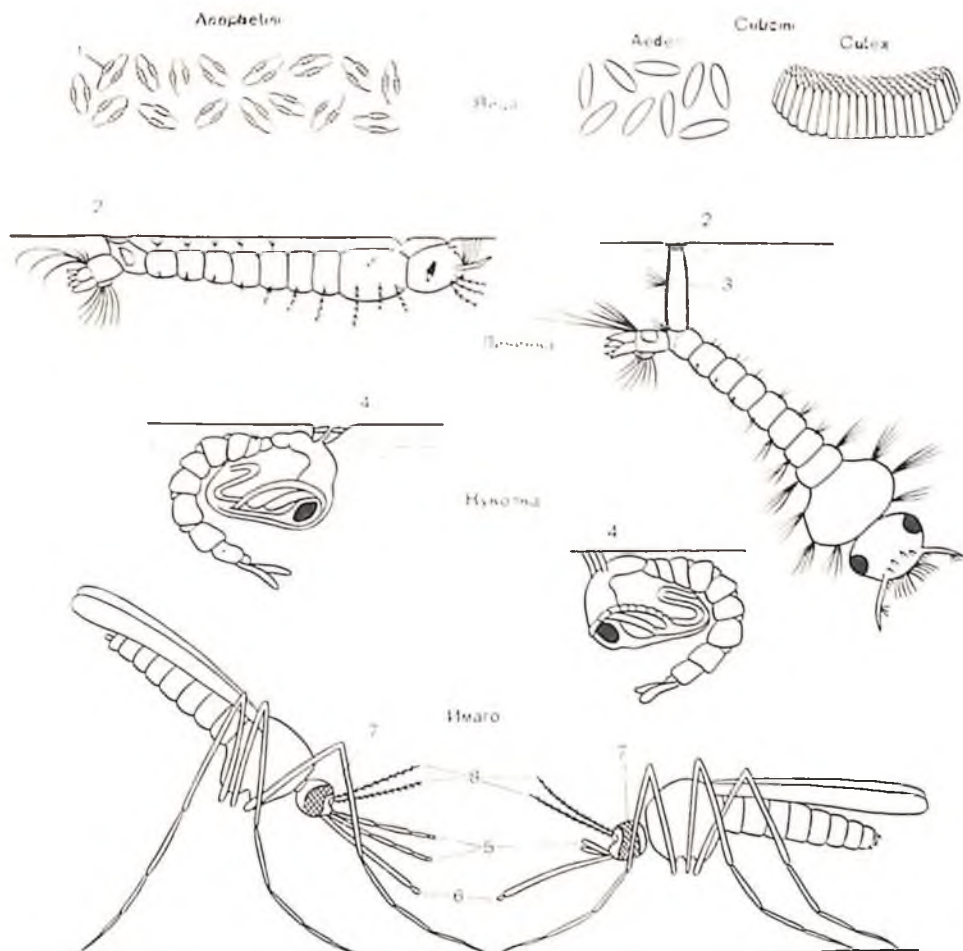


Рис. 217. Главные отличительные признаки малярийных и немалярийных комаров. 1 — полавки яиц анофелес; 2 — стигма; 3 — дыхательный сифон; 4 — дыхательные сифоны куколки; 5 — пищеварительные щупики; 6 — хоботок; 7 — глаза; 8 — усики

Продолжительность жизни самки в теплое время года до 3 мес. Самцы живут 10—15 дней, осенью и в начале зимы самцы погибают.

На зиму личиночные и имагинальные формы самок впадают в состояние диапаузы. Диапауза — торможение развития на одной из стадий жизненного цикла, приспособленной к зимовке. Большинство видов рода Анофелес и Кулекс зимуют в состоянии имаго (самка), Аёлес — в состоянии яйца.

Каждый вид комаров имеет свои особенности экологии, поэтому организация мер борьбы требует точного определения рода, присутствующего в данной местности. Для этого необходимо остановиться на признаках, имеющих значение для дифференциальной диагностики различных родов комаров. Отличия существуют на всех стадиях цикла (рис. 217).

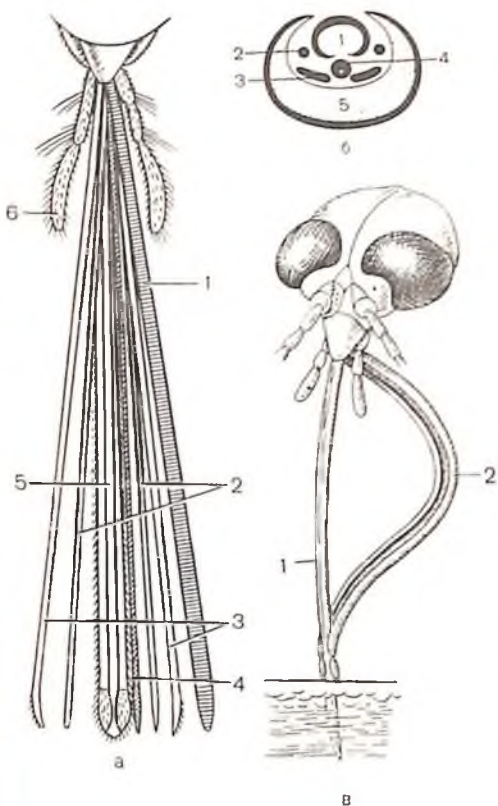


Рис. 218. Ротовой аппарат самки малярийного комара.

а — ротовые части, извлеченные из хоботка; б — поперечный срез через хоботок; 1 — верхняя губа; 2 — верхняя челюсть; 3 — нижняя челюсть; 4 — язык (гипофаринкс); 5 — нижняя губа (хоботок); 6 — нижнечелюстной щупик; в — положение колющих частей и хоботка при прокалывании кожи: 1 — колющие части; 2 — хоботок.

ловогруды они имеют пару дыхательных сифонов или трубочек. С их помощью куколка подвешивается к поверхностной пленке воды.

Отличительным признаком разных родов комаров служит форма дыхательных сифонов. У комаров рода Кулекс и Аедес сифоны имеют цилиндрическую форму, а у рода Анофелес — воронкообразную.

Окрыленные формы. Различия проявляются в строении придатков головы, окраске крыльев и посадке (рис. 218).

У самок анофелес нижнечелюстные щупики равны по длине хоботку, у самок кулекс — они короче хоботка и составляют примерно $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ его длины. На крыльях малярийного комара расположены темные пятна, которых не имеют комары рода Кулекс. При посадке брюшко комаров рода Анофелес приподнято и находится под углом к поверхности, у рода Кулекс — брюшко параллельно поверхности.

Медицинское значение. Комары — временные эктопа-

Кладка яиц. У комаров рода Кулекс яйца при откладке склеиваются и образуют «лодочку», которая плавает в воде. Яйца комаров рода Анофелес окаймлены вогнутым пояском, снабжены воздушными камерами и плавают отдельно. Комары рода Аедес откладывают яйца по одному на дно пересыхающих водоемов.

Личиночные формы. Личинки комаров рода Кулекс и Аедес имеют на предпоследнем членике брюшка дыхательный сифон в виде узкой трубочки со стигмой на свободном конце. Благодаря этому личинки располагаются под углом к поверхности воды. Могут жить в сильно загрязненных водоемах.

Личинки комаров рода Анофелес не имеют сифона, у них на спинной стороне предпоследнего членика имеется пара стигм, в связи с чем личинки располагаются строго параллельно поверхности воды. Удерживаться в таком положении им помогают волоски, расположенные на сегментах. Живут исключительно в чистых или почти чистых водоемах.

Личинка аедес живет во временно пересыхающих водоемах, лужах, канавах, дуплах деревьев, сосудах с водой, может жить в сильно загрязненных водоемах.

Куколки. Куколки комаров легче воды. На спинной стороне голо-

разиты человека и переносчики различных болезней. Как установлено в настоящее время, комары могут переносить свыше 50 вирусных, бактериальных и паразитарных заболеваний. Так, комары рода *Анофелес* переносят малярию — самую распространенную болезнь земного шара. Комары рода *Аedes* — переносчики туляремии, японского энцефалита, желтой лихорадки, лимфоцитарного хориоменингита, лихорадки Денге, сибирской язвы. Некоторые виды *Кулекс* также переносят японский энцефалит, туляремию.

Профилактика и меры борьбы. Личная — защита от укусов комаров. Общественная профилактика: основные мероприятия — уничтожение личиночных форм и мест выплода. Куколки, поскольку они не питаются и защищены толстым хитином, не восприимчивы к различного рода воздействиям.

Борьба с личинками складывается из ряда мероприятий: 1) уничтожение всяких мелких заброшенных резервуаров с водой; 2) распыление в водоемах, служащих местами выплода, ядохимикатов; 3) нефтевание водоемов, препятствующее поступлению кислорода; 4) изменение типа растительности в водоеме или изменение степени зарастания его; 5) осушение местности, мелiorативные работы; 6) биологические меры борьбы применяются в основном в водоемах, в которых растут сельскохозяйственные культуры, например рисовые поля, где разводят живородящих рыбок — гамбузий, питающихся личинками комаров; 7) зоофилактика — при проектировании поселков между потенциальными местами выплода комаров и жилыми домами располагают животноводческие фермы, так как комары охотно питаются кровью животных; 8) распыление инсектицидов в помещениях, где зимуют комары: подвалы, чердаки, скотные дворы, надворные постройки. Все инсектициды применяют так, чтобы не нанести урон животному и растительному миру.

Москиты (*Phlebotomus*). Медицинское значение имеют только москиты рода *Phlebotomus*.

Распространены в теплых и жарких зонах Земного шара. Северная граница распространения проходит между 45° и 50° северной широты. В СССР обитают в Средней Азии, Закавказье, Крыму, на Северном Кавказе, юге Украины и в Молдавии.

Мелкие насекомые — длина тела 1,5—3,5 мм. Окраска коричнево-серая или светло-желтая. Голова небольшая, несет короткий колюще-сосущий аппарат, усики и фасеточные глаза. Самая широкая часть тела — грудь, брюшко состоит из десяти сегментов, из которых два последних видоизменены и представляют наружные части полового аппарата. Ноги длинные и тонкие. Тело и крылья сильно опушены волосками (рис. 219).

Развитие с полным метаморфозом. Яйца удлинненно-овальной формы, через некоторое время после откладки приобретают коричневую окраску. Лицинка безногая с округленной головой, покрытая волосками, живет в почве. Питается органическими веществами. Куколка булавовидная, не питается.

Самцы питаются соком растений. Кровь пьют только самки, хотя они могут питаться и сахаристыми жидкостями. Так же как самки ко-

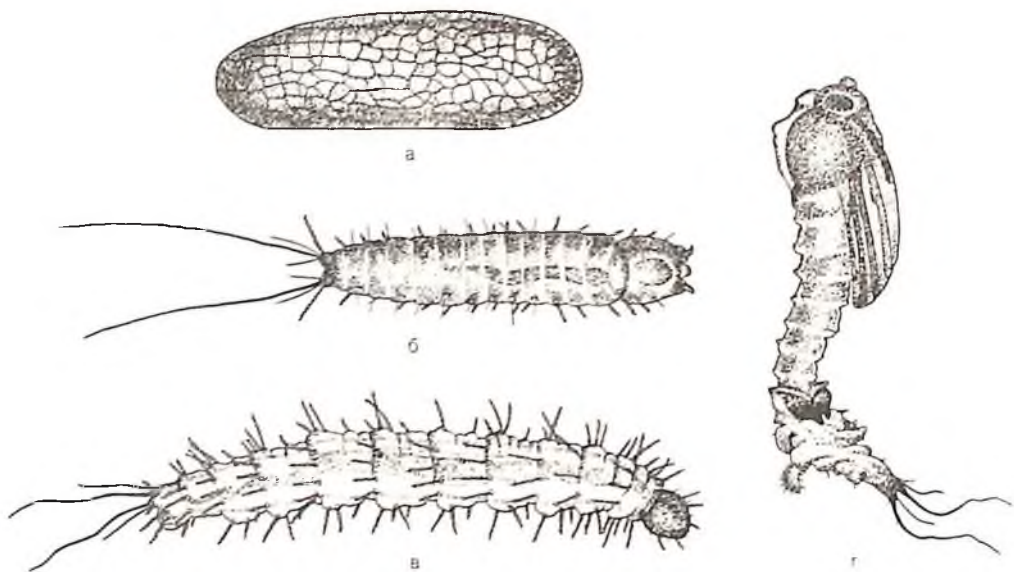


Рис. 219. Москит.

а — яйцо; б, в — личинки; г — куколка; д — имаго.



В дикой природе местом вывлада являются норы грызунов (песчанки, суслики и т. д.), гнезда птиц, логова шакалов, лисиц, пещеры, трещины, дупла деревьев. Из нор москиты летят в поселки, расположенные на расстоянии до 1,5 км, что имеет важное значение для распространения заболеваний.

Медицинское значение. Москиты — специфический переносчик лейшманиоза (кожного и висцерального), лихорадки

паппатачи. Кроме того, москиты являются эктопаразитами. Укусы их болезненны, на месте укуса образуются волдыри, появляется зуд.

Профилактика и меры борьбы. В поселках применяют обработку жилых помещений инсектицидами, в природных условиях уничтожают грызунов в норах.

Глава 19

ВОПРОСЫ ТРОПИЧЕСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ

Зона тропического климата на земном шаре наиболее благоприятна для существования паразитов. Отсутствие сезонных понижений температуры окружающей среды в сочетании во многих районах со значительной влажностью способствуют более высокой выживаемости паразитических видов. Поэтому паразитофауна тропической зоны наиболее разнообразна и многочисленна. Многие виды паразитических простейших, гельминтов и членистоногих характерны только для этой зоны и почти не встречаются за ее пределами.

В этой главе будут рассмотрены наиболее важные с точки зрения медицины паразиты, свойственные тропическому поясу.

19.1. ПРОСТЕЙШИЕ

Паразитами человека, специфическими для тропической зоны, являются представители простейших из класса жгутиковых, относящиеся к семейству трипаносомовых роду *Trypanosoma* и роду *Leishmania*. Патогенные формы распространены в Африке, Южной и Центральной Америке.

19.1.1. Трипаносомы

Болезни, вызываемые трипаносомами, называются трипаносомозами.

На африканском континенте для человека патогенны представители вида *Trypanosoma brucei*; *Tr. brucei gambiense* и *Tr. brucei rhodesiense*, вызывающие тяжелое заболевание, известное под названием сонной болезни, на американском — *Tr. cruzi*.

***Trypanosoma brucei gambiense*.** Локализация. Кровь, лимфа, лимфатические узлы, спинномозговая жидкость, ткань спинного и головного мозга, серозные полости.

Географическое распространение. Ряд районов Западной Африки.

Морфологическая характеристика. Образует трипаносомную, критидиальную и метациклическую формы. Основная форма — трипаносомная.

Жизненный цикл. Паразитирует у человека и млекопитающих (овцы, козы, свиньи, иногда собака). Переносчиком служит муха це-це (*Glossina palpalis*).

При сосании мухой крови больного трипаносомы попадают в ее

желудок, где активно размножаются, после чего продвигаются в хоботок и слюнные железы. Здесь трипаносомные формы превращаются в критидиальные, которые размножаются и переходят в метациклические. Полный цикл развития в организме мухи трипаносомы проходят около 20 дней.

Кусая человека, муха передает ему со слюной трипаносом. В организме человека вновь образуются трипаносомные формы. Паразиты размножаются в крови и лимфе, затем проникают в лимфатические узлы, после чего переходят в спинномозговую жидкость, откуда могут поступать в ткань головного и спинного мозга.

Основной переносчик *Glossina palpalis* тесно связан с поселениями человека и предпочитает питаться его кровью. В соответствии с этим основным резервуаром возбудителей, как установлено в последнее время, является человек. Значение диких животных (антилоп) для этого заболевания оспаривается. Домашние животные (козы, овцы, свиньи) могут играть роль дополнительного резервуара.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Вызывает тяжелые нарушения со стороны нервной системы. Болезнь развивается постепенно и длится 6—10 лет. В конечной стадии заболевания развиваются мышечная слабость, истощение, умственная депрессия, нарастающая сонливость, больной постоянно находится как бы в состоянии полудремоты, не реагирует на окружающие воздействия (отсюда название — сонная болезнь).

Заболевание заканчивается смертью больного, хотя известны случаи выздоровления.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Микроскопия мазков крови больного. Используются также исследование спинномозговой жидкости и серологические реакции. Наиболее достоверным методом считается заражение лабораторных животных.

П р о ф и л а к т и к а. Основной метод — уничтожение мухи це-це и мест ее выплода. В последнее время с целью профилактики используют введение здоровым людям лекарственных препаратов против сонной болезни. Препарат, введенный в организм, циркулирует в крови и предохраняет человека от заражения. По данным ВОЗ, проведение массовых инъекций населению в некоторых странах Африки привело к значительному снижению заболеваемости.

Trypanosoma brucei rhodesiense. Распространена в основном в восточной части Африки. Морфологически кровяные формы этого подвида трипаносом не отличимы от *Tr. gambiense*, но значительно более патогенны, чем предыдущий вид.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. Переносчиком служат также мухи рода це-це и другие виды. Основной переносчик — *Glossina morsitans*. Цикл развития в организме мухи ничем не отличается от цикла развития предыдущего подвида трипаносом. Заражение происходит через укус. Отличие состоит в том, что основным резервуаром для этого вида трипаносом служат дикие животные, прежде всего некоторые виды антилоп (*Tragelaphus scriptus*, *Tragelaphus spekei*) и др. Человек как резервуар не играет роли, что объясняется особенностями жизненного цикла мухи, которая обитает в засушливых степных районах (саваннах)

и питается кровью диких животных. Заражение человека происходит при переездах по необжитой территории, на охоте и т. д.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Симптомы заболевания в основном те же, но болезнь протекает в острой форме, длится всего 3—7 мес, заканчиваясь, как правило, смертельным исходом.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Та же, что и при *Tr. gambiense*.

П р о ф и л а к т и к а. Основная мера борьбы — уничтожение переносчика — трудно осуществима, поскольку мухи обитают в местах, не обжитых человеком. В целях профилактики используют распыление инсектицидов на территории обитания мухи с самолетов или другими способами; истребление диких животных, которые служат источником питания мух (антилопы, буйволы, носороги, гипопотамы), что при соблюдении определенных условий является рациональным; лечение больных и введение лекарственных препаратов здоровому населению для предупреждения заболевания.

***Trypanosoma cruzi*.** Вызывает трипаносомоз, известный под названием болезни Чагаса.

Л о к а л и з а ц и я. В клетки внутренних органов (сердечная мышца, центральная нервная система, надпочечники, скелетная мускулатура, клетки ретикулоэндотелиальной системы).

Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Южная и Центральная Америка (Мексика, Панама, Аргентина, Бразилия, Гватемала).

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. В отличие от африканских трипаносом, кроме трипаносомной, критидиальной и метациклической, имеет еще лейшманиальную безжгутиковую внутриклеточную форму, которая является основной формой существования.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. Паразитирует у триатомовых клопов, являющихся переносчиками, различных млекопитающих (диких и домашних животных, а также у человека). Природным резервуаром служат различные млекопитающие: броненосцы (основной резервуар), опосумы, муравьеды, грызуны, некоторые виды обезьян. Из домашних животных восприимчивы собаки, кошки, свиньи. Распространение возбудителя среди диких животных значительно шире, чем среди людей.

При укусе клопом зараженного животного или человека трипаносомы попадают в его пищеварительный тракт. Сначала в средней кишке они превращаются в критидиальные формы и быстро размножаются, а затем перемещаются в заднюю кишку и там образуют метациклические формы. Последние вместе с фекалиями выделяются наружу.

Заражение человека происходит при сосании клопом крови. Клоп оставляет на коже фекалии. Трипаносомы, содержащиеся в них, проникают в ранку от укуса или в место расчеса. Трипаносомы, попавшие на слизистую или конъюнктиву глаза, могут проникать через неповрежденную оболочку.

Попав в организм человека, трипаносомы в клетках различных органов превращаются в лейшманиальную безжгутиковую форму,

которая быстро размножается. После разрушения пораженной клетки лейшманиальные формы свободно лежат между клетками. Здесь они превращаются в критидиальные, а затем трипаносомные, которые переходят в кровь. Из крови трипаносомы вновь проникают в клетки и вновь превращаются в лейшманиальные формы. В крови трипаносомные формы не размножаются.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Болезнь поражает в основном детей младшего возраста, причем протекает остро. Смертность довольно высокая — у детей до 1 года составляет примерно 30%. При укусе в области глаз возникает ограниченный отек одного или обоих глаз. Затем увеличиваются лимфатические узлы, а также печень и селезенка. Иногда присоединяются явления энцефалита и менингоэнцефалита. Смерть может наступить через 3—4 нед или болезнь переходит в хроническую форму.

В старшем возрасте, как правило, болезнь носит хронический характер. Симптомы разнообразны, в зависимости от того, в какой системе органов преимущественно локализуются трипаносомы.

Наиболее часто встречаются поражение сердечной мышцы и связанные с этим нарушения сердечной деятельности. Электрокардиограмма при болезни Чагаса имеет характерные отклонения. В конце заболевания присоединяются симптомы поражения нервной системы. Нередко развивается увеличение отдельных участков кишечника.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. При острой форме и на ранних стадиях болезни трипаносом можно обнаружить в крови. При хронических и подострых формах используют заражение лабораторных животных. Наиболее эффективным методом служит ксенодиагностика — кормление незараженных клопов на больных. В кишечнике насекомого трипаносомы интенсивно размножаются, и на 10—20-й день их можно обнаружить. Применяются также методы иммунодиагностики.

П р о ф и л а к т и к а. Основное значение имеет общественная профилактика, направленная на улучшение социальных условий.

19.1.2. Лейшмании

Leishmania brasiliensis. Вызывает заболевание кожно-слизистый лейшманиоз. Морфологически сходна с *L. tropica* и *L. donovani*.

Л о к а л и з а ц и я. Кожа и слизистые оболочки.

Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Основной очаг — Южная и Центральная Америка.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. Не отличается от *L. tropica* и *L. donovani*.

Переносчики — различные виды moskitov рода *Phlebotomus*. Паразитирует у человека, домашних и диких животных. Существование природного резервуара пока еще точно не установлено. Сходная болезнь обнаружена у собак и грызунов (агути). В Колумбии считают главным резервуаром возбудителей собак. Экспериментально могут заражаться и обезьяны.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Человек заражается при укусе moskitov. Болезнь начинается в виде небольшой язвы на коже или

слизистой, которая заживает, оставляя характерный рубец. Позднее, через несколько недель или месяцев, появляются множественные язвы на слизистых оболочках носовой полости, рта, глотки и гортани. Возникшие язвы увеличиваются в размерах и постепенно разрушают не только мягкие ткани, но и хрящи (например, нос). Одновременно появляются разрастания ткани. В результате через несколько лет возникают обширные разрушения в носоглоточной области. У больного затруднено носовое дыхание (нос тапира), возникает кашель, нарушение глотания и дыхания. Благодаря огромной язвенной поверхности легко присоединяется микробная флора и больные погибают от вторичной инфекции. Характерным признаком служит безболезненность язв.

Поражаются, как правило, люди, работающие в зоне влажных тропических лесов, при добыче каучука или строительстве дорог через лесную зону и др.

Лабораторная диагностика. Микроскопия мазков из отделяемого язв.

Профилактика. Поскольку природный резервуар не выявлен, основная мера — индивидуальная защита от укусов москитов.

19.2. ГЕЛЬМИНТЫ

19.2.1. Кровяные сосальщики (шистозомы)

Вызывают заболевание шистозоматоз, которое широко распространено среди трематодозов и одновременно среди паразитарных заболеваний вообще. Количество больных составляет свыше 150 млн. человек.

Локализация. Просвет кровеносных сосудов.

Географическое распространение. Страны с тропическим и субтропическим климатом. В СССР зарегистрированы только завозные случаи.

Морфофизиологическая характеристика. Шистозомы в отличие от остальных трематод разнополы. Тело узкое, цилиндрической формы. Самец значительно короче и шире самки. На его брюшной стороне проходит желоб — гинекофорный канал, в котором помещается самка при оплодотворении. Особенность пищеварительной системы состоит в том, что два кишечных канала на середине тела соединяются в один непарный, который слепо заканчивается у заднего конца тела.

Половая система самца и самки состоит из элементов, характерных для класса трематод. Отличительный признак — большее количество семенников — 3—8 и более.

Жизненный цикл. Окончательный хозяин — человек и различные млекопитающие, промежуточный — пресноводные моллюски. Характерные отличия состоят в развитии двух поколений спорозист (I и II порядка), стадия редий отсутствует; церкарий является инвазионной стадией; заражение происходит путем активного внедрения церкария

через кожу или слизистые при соприкосновении с водой. Яйца снабжены шипом. Разные виды шистозом имеют свои особенности морфологии и экологии.

Schistosoma naematobium. Вызывает мочеполовой шистозоматоз.

Локализация. Вены кишечника, мочевого пузыря, сосуды матки.

Географическое распространение. Африка, страны Ближнего Востока, Центральной и Южной Америки (зона Панамского канала).

Морфологическая характеристика. Размеры самца — 10—15 мм в длину, самки — до 20 мм. Тело покрыто шипами.

Жизненный цикл. Окончательный хозяин — человек, обезьяна, промежуточные — моллюски рода *Bullinus*, *Planorbis*. Половозрелые особи размножаются в основном в венах мочевого пузыря. Оплодотворенная самка покидает гинекофорный канал самца и откладывает в мелких венулах яйца. Стенки венулы, сокращаясь, сжимают яйцо. Яйцо, имеющее на полюсе острый шип, прокалывает стенку сосуда и выходит в ткани. Продвижению яйца через ткани помогают литические ферменты зародыша, находящегося в яйце. Попав в полость мочевого пузыря, яйца вместе с мочой выделяются наружу. Для дальнейшего развития яйцо должно попасть в воду, где из него выходит мирацидий, который внедряется в тело моллюска, где развиваются два поколения спороцист и церкарии.

Заражение человека происходит во время пребывания в воде в результате активного внедрения церкарий в кожу при купании, стирке белья, обработке рисовых полей и т. д. По лимфатическим и кровеносным сосудам церкарии через правый желудочек сердца по легочной артерии попадают в легкие, а затем в вены печени. Половозрелые формы мигрируют в вены брыжейки, стенок кишечника, мочевого пузыря. Возможно заражение и при питье воды.

Патогенное действие. Яйца, снабженные острыми шипами, разрушают ткани пораженных органов, развивается воспалительный процесс, язвы, полипозные разрастания. Продолжительность жизни в организме хозяина до 40 лет.

Лабораторная диагностика. Обнаружение яиц в моче.

Профилактика: личная — в очагах шистозоматоза нельзя купаться в зараженных водоемах, пить сырую воду и умываться нефilterованной водой; общественная — охрана водоемов от загрязнения мочой, уничтожение моллюсков. Большое значение имеет санитарно-просветительная работа, поскольку в ряде стран распространению шистозоматоза способствуют религиозные обряды, требующие омовения после мочеиспускания и дефекации. Благодаря этому происходит интенсивное заражение прибрежной полосы воды и населения, пользующегося ею.

Schistosoma mansoni. Вызывает кишечный шистозоматоз.

Локализация. Вены брыжейки, кишечника и система воротной вены.

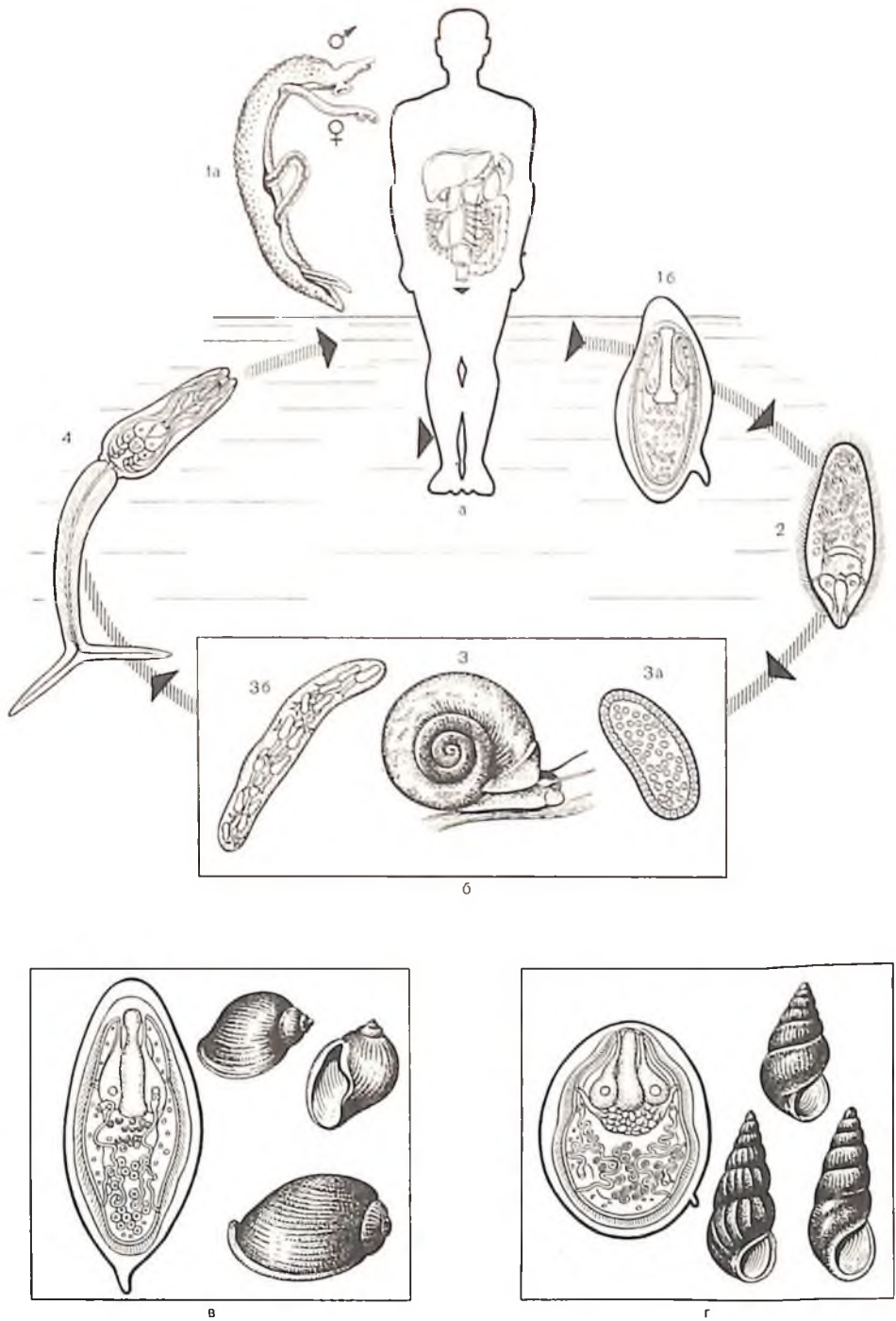


Рис. 220. Жизненный цикл возбудителей шистозоматозов (на примере *S.mansoni*).
 а — окончательный хозяин; 1а — копулирующие самец и самка; 1б — инвазионное яйцо *S.mansoni*;
 2 — мирицидий; б — фрагмент цикла развития; 3 — моллюск из рода *Planorbis*; 3а — спороциста
 1-го возраста; 3б — спороциста 2-го возраста; 4 — церкарий; в — яйцо *S.haematobium* и моллюск из
 рода *Bullinus*; г — яйцо *S.japonicum* и моллюски из родов *Schistosomophora*, *Oncomelania*, *Katayama*.

Географическое распространение. Африка и Южная Америка (особенно Бразилия).

Морфологическая характеристика. По строению сходен с *Sch. haematobium*. Размеры несколько меньше: самец — до 10 мм в длину, самка — до 15 мм. Кутикула несет более крупные шипы. Яйцо имеет крупный шип, который расположен не на полюсе, а сбоку.

Жизненный цикл. Окончательный хозяин — человек, промежуточные хозяева — моллюски рода *Planorbis* и *Bullinus*, т. е. те же, что и у *Sch. haematobium* (рис. 220).

Половозрелые самки откладывают яйца в мелких венах кишечника, откуда те проходят в полость кишки и выносятся с фекалиями.

Патогенное действие. Яйца разрушают стенку кишечника, образуются язвы, полипозные разрастания. Тяжелое осложнение позднего периода болезни — поражение печени заносящимися туда яйцами.

Лабораторная диагностика. Обнаружение характерных яиц в фекалиях.

Профилактика. Та же.

Schistosoma japonicum. Вызывает японский шистозоматоз.

Локализация. Вены кишечника, брыжейки, система воротной вены.

Географическое распространение. Китай, Южная Япония, Филиппинские острова.

Морфологическая характеристика. Отличается от других шистозом, патогенных для человека, гладкой поверхностью тела, лишенной шипов. Размеры самца — до 20 мм, самки — до 26. Яйцо имеет округлую форму, рудиментарный шип в виде бугорка, расположенную сбоку.

Жизненный цикл. Окончательные хозяева — человек, а также домашние и дикие животные (крупный рогатый скот, лошади, свиньи, собаки, крысы и др.). Однако основной источник инвазии — человек. Промежуточный хозяин — моллюск рода *Oncomelania*. Развитие не имеет существенных отличий от других шистозом.

Патогенное действие. По сравнению с другими видами шистозоматозов (болезнь Катаямы) отличается злокачественным течением и высокой летальностью.

Лабораторная диагностика. Обнаружение яиц в фекалиях.

Профилактика. Та же, что и при других шистозоматозах.

19.2.2. Ришта (*Dracunculus medinensis*).

Вызывает заболевание дракункулез.

Локализация. Самка паразитирует в подкожной жировой клетчатке, поражая в основном нижние конечности. Располагается обычно около крупных суставов. Самцов у человека обнаружить не удается.

Географическое распространение. Африка, Юго-Западная Азия, Южная Америка.

Морфологическая характеристика. Одна из самых крупных нематод, паразитирующих у человека. Форма тела нитевидная. Самка достигает 30—150 см в длину и 0,5—1,7 мм в ширину. Живородящая. Наружное половое отверстие замкнуто, поэтому личинки выходят через разрыв матки и кутикулы на головном конце.

Размеры самца 12—29 мм в длину и 0,4 мм в ширину. В организме человека самцы, очевидно, погибают на ранних этапах миграции, поэтому их строение долгое время (до 1949 г.) оставалось неизвестным. В настоящее время материал получают путем экспериментального заражения собак.

Жизненный цикл. Типичный биогельминт — развитие происходит со сменой хозяев. Дефинитивный хозяин — человек, в некоторых странах, кроме того, животные: собаки (Китай), обезьяны. Промежуточный хозяин — пресноводные рачки рода *Cyclops* или *Eucyclops*.

Оплодотворенная самка живет в подкожной клетчатке нижних конечностей. Из яиц в матке развиваются мелкие личинки размером 0,5—0,7 мм (микрофилярии). В период созревания личинок червь приближается головным концом к поверхности кожи, где образуется водянистый пузырь 2—7 см в диаметре, который быстро разрывается. В образовавшуюся ранку высовывается головной конец самки. Если на ранку попадает вода (человек купается, входит в воду или моется), то стенка тела червя и матки лопается и через разрыв во внешнюю среду выбрасываются личинки. Для дальнейшего развития личинки обязательно должны попасть в воду, где обитает промежуточный хозяин. Попав в организм циклопа, личинка проходит сначала в его кишечник, а затем в полость тела рачка.

Заражение человека происходит при питье воды, содержащей зараженных циклопов. Вместе с водой личинка попадает в кишечник, освобождается из тела циклопа, пробуравливает стенку кишечника и по кровеносным и лимфатическим сосудам мигрирует к месту окончательной локализации — в подкожную клетчатку нижних конечностей. Путь миграции личинок точно не известен. От момента проглатывания личинок до полного созревания проходит около года (9—14 мес). Предполагают (на основании экспериментов), что превращение в половозрелые формы происходит очень быстро и оплодотворение осуществляется на ранних стадиях миграции, после чего самцы погибают. Во всяком случае в подкожной клетчатке человека обнаруживаются только самки (рис. 221, а). Во всей мировой литературе по дракункулезу описан только один случай обнаружения у человека самца ришты.

Обычно у больного присутствует только один экземпляр паразита, реже — несколько. Как исключение описан случай дракункулеза, где одновременно обнаружили 17 экземпляров. В настоящее время обнаружены морфологически сходные паразиты у некоторых животных: обезьян, леопардов, лошадей. Возможно, что они идентичны возбу-

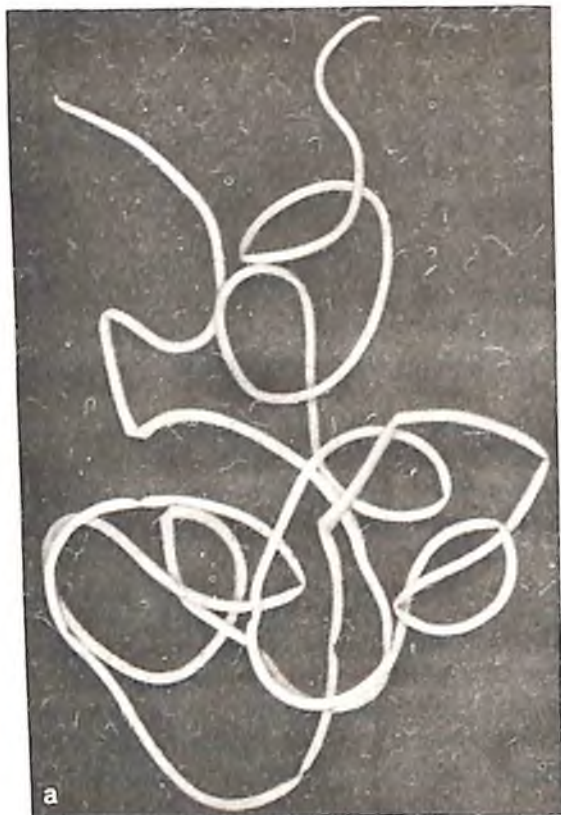


Рис. 221. Ришта.

а — половозрелая самка, б — извлечение ришты.

телю заболевания у человека и способствуют распространению заболевания.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. В период некротизации кожи на месте головного конца паразита у больного появляются зуд, кожные высыпания типа крапивницы, иногда тошнота, рвота. После разрыва пузыря эти симптомы исчезают. На коже образуются ранки, которые часто становятся местом проникновения вторичной инфекции. У больного в этом периоде возникают гнойные абсцессы, и т. д. (для гнойных процессов характерно глубокое распространение в тканях по ходу, проделанному паразитом). Поскольку червь часто локализуется около крупных суставов, нередко развиваются тяжелые артриты, которые приводят к потере подвижности сустава. Среди населения распространен способ удаления червя путем постепенного наматывания его на тонкую палочку (см. рис. 221, б). В настоящее время применяется также способ хирургического извлечения паразитов.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Специальных методов исследования обычно не требуется, поскольку червь хорошо заметен через кожные покровы.

П р о ф и л а к т и к а. Основное значение имеет общественная профилактика. Очаги дракункулеза чаще всего встречаются там, где население использует одни и те же водоемы и для питья, и для бытовых

целей (мытьё, стирка, купание). В этом случае происходит постоянное заражение водоема большими при купании или омовении и последующее распространение дракункулеза через питьевую воду среди здорового населения. Поэтому в общественной профилактике важную роль играет выделение специальных водоемов для забора питьевой воды и охраны их от загрязнения. Кроме того, необходимо проводить уничтожение циклопов, лечение больных, санитарно-просветительную работу.

При одновременном проведении всего комплекса перечисленных мероприятий можно добиться полного уничтожения этого гельминтоза в отдельных очагах, как это показал опыт работы проф. Л. М. Исаева в нашей стране.

До Великой Октябрьской социалистической революции старая Бухара представляла постоянный очаг дракункулеза в Средней Азии. Зараженность среди населения города этим гельминтом доходила до 90%. При советской власти доктором Л. М. Исаевым была организована планомерная работа по ликвидации этого гельминтоза. В результате через несколько лет очаг в старой Бухаре был полностью ликвидирован.

19.2.3 Филярии (*Filaria*)

Под этим названием объединяется целая группа возбудителей заболеваний человека, имеющих широкое распространение в странах с тропическим и субтропическим климатом.

Главный внешний признак, объединяющий филярий, — нитевидная форма тела (от греч. *filus* — нить). Относятся к биогельминтам, обычно имеют промежуточного хозяина и переносчика — кровососущих насекомых. Личинки совершают суточную миграцию в периферической крови. Самки рожают живых личинок — микрофилярий.

Wuchereria bancrofti и *Wuchereria malaja*. Вызывают вухерериоз человека. Очень сходны по строению и циклу развития. До недавнего времени оба возбудителя относились паразитологами к одному роду.

Локализация. Взрослые черви паразитируют в лимфатической системе, соединительной ткани, личинки — в кровеносной.

Географическое распространение. Азия: Китай, Япония, страны Индокитайского полуострова, Индия, Цейлон, Филиппины, Индонезия; некоторые районы Африки, а также остров Мадагаскар; некоторые страны Южной Америки: Бразилия, Гвиана, Панама и др., кроме того, острова Океании.

Морфологическая характеристика. Самка имеет тонкое волосовидное тело белого цвета, достигая в длину 5—10 см, в ширину — 0,2—0,3 мм. Размеры самца — 2,5—4 см в длину и 0,1 мм в ширину. Обычно самцы и самки переплетаются между собой, образуя клубок, из которого трудно выделить отдельные экземпляры. Самка рождает живых личинок размером 0,3×0,01 мм (микрофилярий).

Жизненный цикл. Происходит со сменой хозяев. Дефинитивный хозяин — только человек, промежуточный — комары родов *Culex*, *Anopheles*, *Aedes*, *Mansonia*.

В организме больного взрослые черви обитают в лимфатических сосудах и узлах. Здесь самка рождает микрофилярий, которые переходят из лимфатической системы в кровеносную. При этом днем личинки находятся в крупных кровеносных сосудах (аорта, сонная артерия) и сосудах внутренних органов или мышц, а ночью они выходят в периферические кровеносные сосуды.

При укусе больного человека комаром личинки вместе с кровью могут попасть в желудок насекомого. Из пищеварительного тракта комара они мигрируют в грудные мышцы, а затем в хоботок. Продолжительность цикла развития в комаре в зависимости от температурных условий колеблется от 8 до 35 дней.

В момент укуса комаром человека микрофилярии разрывают оболочку хоботка, попадают на кожу и активно внедряются в нее. Затем они заносятся в какой-либо отдел лимфатической системы и там развиваются в половозрелые формы. Самцы и самки, как уже было сказано, обычно образуют в тканях клубок. Продолжительность жизни в организме человека около 17 лет.

Поскольку личинки выходят в периферическую кровь ночью, их называют *Microfilaria nocturna* (ночные). Суточную миграцию объясняют синхронизацией циклов паразита и переносчика. Наиболее распространенный переносчик нападает на человека преимущественно в ночные часы.

П а т о г е н н о е д е й с т в и е. Иногда заболевание протекает бессимптомно, в других случаях присутствие паразита вызывает тяжелые последствия.

Паразитируя в лимфатических сосудах, черви могут закупоривать их просвет, что нарушает нормальный отток лимфы. В результате объем пораженного органа резко увеличивается, достигая иногда громадных размеров. В связи с этим симптом вухерериоза известен еще под названием «слоновой болезни», или элифантиаза. Наиболее часто поражаются нижние конечности, реже верхние, а также наружные половые органы, у женщин — молочные железы (рис. 222). Иногда болезнь осложняется присоединением вторичной инфекции.

Л а б о р а т о р н а я д и а г н о с т и к а. Основным методом служит обнаружение микрофилярий в крови. Кровь берут ночью. В последнее время применяются иммунологические реакции (кожные пробы).

П р о ф и л а к т и к а. Уничтожение комаров на всех стадиях развития; индивидуальная защита от укуса комаров.

Следует отметить, что в ряде районов земного шара вухерериоз является преимущественно болезнью городского населения. В Южной Америке, по данным ВОЗ, этот гельминтоз регистрируется в основном только в крупных городах. Это объясняется тем, что расширение жилищного и городского строительства (урбанизация) создает благоприятные условия для размножения комаров, поскольку появляются новые места для вылода — искусственные водоемы. Такими излюбленными местами комаров в городах и поселках различных стран мира служат помойные и выгребные ямы, загрязненные водные резервуары, цистерны для хранения воды, неисправные или заброшенные систе-

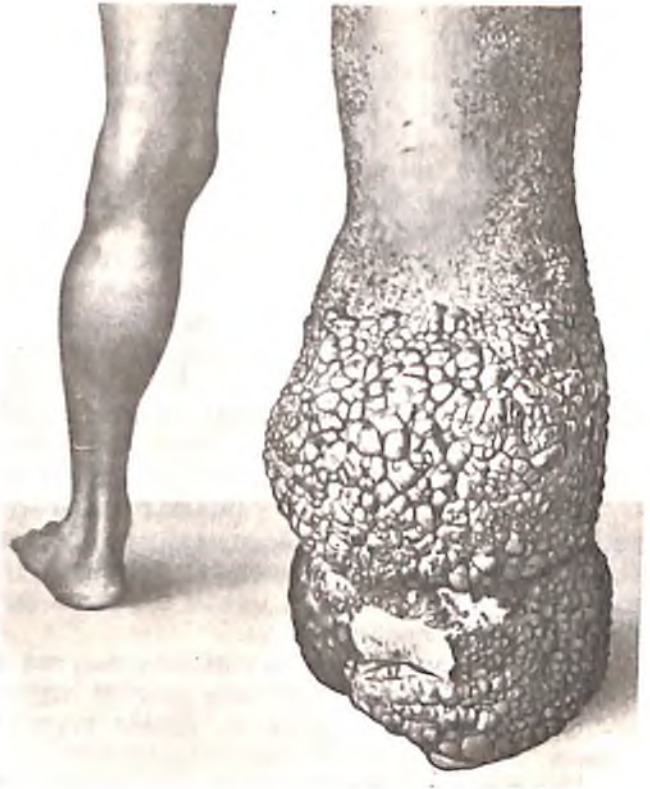


Рис. 222. Слоновость

мы водоснабжения и канализации, запущенные дренажные системы, оросительные каналы и т. д. В связи с этим, по данным ВОЗ, в настоящее время во многих развивающихся странах Азии и Африки, где строительство городов и поселков происходит особенно интенсивно, отмечается тенденция к повышению зараженности населения филяриатозами. Для предотвращения опасности такого рода необходимо при строительстве планировать мероприятия, препятствующие распространению комаров.

***Brugia malaji*.** Очень сходна с *W. bancrofti* по строению. Отличается несколько большими размерами — до 5 см.

Географическое распространение. Более ограничено, встречается только в странах Азии (Индонезия, Индия, Шри-Ланка, Вьетнам и др.).

Жизненный цикл. Почти ничем не отличается от *W. bancrofti*. Дефинитивный хозяин также человек, но могут быть кошки, собаки и обезьяны. Промежуточные хозяева — те же виды комаров, но чаще комары рода *Mansonia*.

Личинки обнаруживаются в периферической крови также преимущественно ночью, но в другие часы.

Лабораторная диагностика. Для дифференциального диагноза имеет значение строение заднего конца тела микрофилярий. Под кутикулой просвечивает слой хорошо красящихся ядер. Расположение этих ядер у различных видов филярий неодинаково.

Профилактика. Та же.

***Onchocerca volvulus* и *Onchocerca coecutiens*.** Поражают покровные ткани с образованием соединительнотканых узлов под кожей. Вызывают заболевание онхоцеркоз.

Патогенными для человека являются два вида, весьма сходные по морфологии, циклу развития и действию на организм хозяина. Основанием для выделения двух самостоятельных видов служат некоторые отличия в строении, различная локализация поражений и т. д. *O. volvulus* имеет распространение в странах Африки, *O. coecutiens* — в Америке. Часть паразитологов считает выделение последнего в самостоятельный вид недостаточно обоснованным, предполагая, что паразит завезен в Америку из Африки во времена работорговли.

Локализация. Взрослые паразиты находятся в узлах, расположенных под кожей, размером от горошины до голубинового яйца. При онхоцеркозе, вызываемом *O. volvulus*, узлы располагаются обычно в подмышечной впадине, около суставов (коленный, бедренный), на ребрах, около позвоночника.

При американском онхоцеркозе узлы, как правило, локализируются на голове, нередко в надкостнице костей черепа. Личинки обоих видов распространяются в коже и, кроме того, могут поражать органы зрения.

Морфологическая характеристика. Имеют нитевидное тело белого цвета, заостренное на обоих концах. Самки, как у всех филярий, значительно больших размеров — до 50 см в длину, самцы — 2,5—4 см. Самки отрождают мелких микрофилярий (до 0,03 мм в длину).

Жизненный цикл. Дефинитивный хозяин — человек, промежуточный — мошка рода *Simulium*.

Взрослые особи находятся в подкожных соединительнотканых узлах. В каждом узле содержится обычно несколько особей (самок и самцов), переплетенных в клубок. Самки после оплодотворения отрождают личинок, которые располагаются по периферии узла или распространяются в поверхностных слоях кожи, а также могут проникать в лимфатические узлы (рис. 223).

При укусе больного в пищеварительный тракт мошки вместе с кровью поступают микрофилярии. Отсюда они проникают в грудные мышцы насекомого, а затем продвигаются в хоботок. В момент укуса личинки активно разрывают оболочку нижней губы мошки, попадают на кожу и внедряются в нее.

Патогенное действие. Симптоматика во многом зависит от локализации узлов и интенсивности инвазии. У одного больного бывает 1—3 узла, но может быть и значительно больше (до 50). В ряде случаев жалобы отсутствуют. Иногда узлы бывают болезненными, нередко наблюдается сильный зуд.

Тяжелым осложнением служит поражение органов зрения,

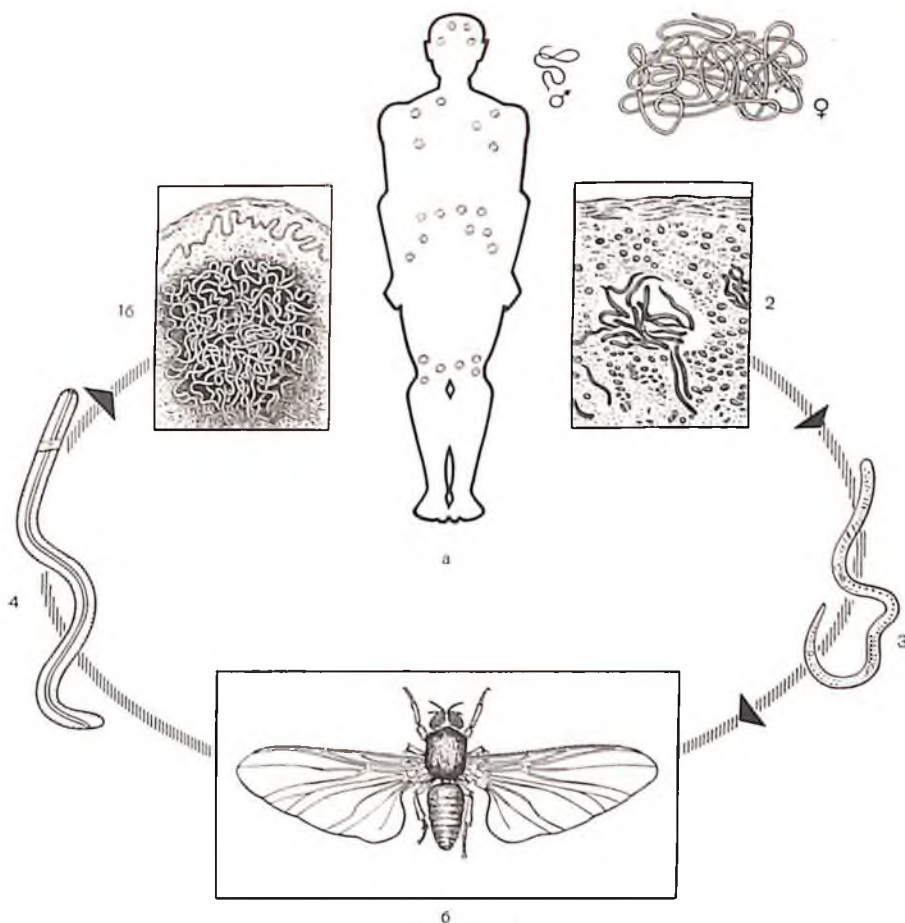


Рис. 223. Жизненный цикл *O. Volvulus*.

а — окончательный хозяин — человек, справа сверху — самец и самка паразита; 16 — разрез подкожного узла; содержащего онхоцерки; 2 — микрофилярия из подкожной соединительной ткани; 3 — микрофилярия в крови; 6 — промежуточный хозяин — мошка *Simulium damnosum*; 4 — инвазионные личинки из хоботка промежуточного хозяина.

вызываемое проникновением личинок, которое часто приводит к полной потере зрения. Американский онхоцеркоз характеризуется более злокачественным течением по сравнению с африканским: чаще наступает слепота, в связи с расположением узлов в надкостнице возможна перфорация костей черепа, нарушения со стороны нервной системы. Лечение хирургическое.

Лабораторная диагностика. Если диагноз на основании внешнего осмотра затруднителен, проводят иссечение и гистологическое исследование узла.

Профилактика. Основной путь — уничтожение переносчика. С этой целью используют инсектициды в местах вылета мошек. Чаще всего это порожистые горные ручьи с быстрым течением.

19.3. НАСЕКОМЫЕ

19.3.1. Мухи це-це

Мухи це-це относятся к роду *Glossina*, переносят африканские трипаносомозы. Распространены только в определенных районах африканского континента.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Имеет крупные размеры — от 6,5 до 13,5 мм (включая длину хоботка). Отличительными признаками служат выступающий вперед сильно хитинизированный хоботок, темные пятна на спинной стороне брюшка и характер складывания крыльев в покое.

Самки живородящи, откладывают только одну личинку, уже способную окукливаться. За всю жизнь (3—6 мес) самка откладывает 6—12 личинок. Личинки откладываются непосредственно на поверхность почвы, в которую тут же вбуравливаются и превращаются в куколок. Через 3—4 нед выходит имагинальная форма.

Питаются кровью диких и домашних животных, а также человека. Влаго- и тенелюбивые.

***Glossina palpalis*.** Г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Западные районы африканского материка.

М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Крупное насекомое, размеры более 1 см. Окраска темно-коричневая. На спинной стороне брюшка расположено несколько узких поперечных полосок желтого цвета и посередине одна продольная. Между поперечными полосками расположено по два крупных темных пятна.

Обитает поблизости от жилища человека по берегам рек и озер, заросших кустарником и деревьями, а также на лесных дорогах в местах с высокой влажностью почвы. Питается преимущественно кровью человека, предпочитая ее крови любых животных, поэтому человек служит основным резервуаром трипаносомоза, передаваемого мухой. Иногда нападает на диких животных, а также домашних (свиньи). Кусает только движущегося человека или животное.

Зараженность мух в природе составляет примерно 1%. После заражения муха сохраняет паразитов в течение 2—3 мес.

М е р ы б о р ь б ы. С целью уничтожения личинок в местах выплода вырубают кустарники и деревья (в прибрежной зоне, вокруг поселков, на переходах через реки, в местах забора воды и вдоль дорог). Для уничтожения взрослых мух применяют инсектициды и ловушки.

***Glossina morsitans*.** М о р ф о ф и з и о л о г и ч е с к а я х а р а к т е р и с т и к а. Размеры меньше 10 мм. Окраска соломенно-желтая. Поперечные полоски на спинной стороне брюшка широкие, очень светлой, почти белой окраски. Темные пятна меньшего размера. Менее тене- и влаголюбива. Обитает в саваннах и саванновых лесах. Предпочитает питаться кровью диких животных — крупных копытных (антилопы, буйволы, носороги и др.). На человека нападает редко, только во время остановок, обычно на охоте, при передвижении на необжитой местности.

М е р ы б о р ь б ы. см. 19.1.1.

19.3.2. Триатомовые (поцелуйные клопы)

Относятся к семейству Reduviidae, родам *Triatoma*, *Panstrongylus*, *Eratyrgus*, *Rhodnius*. Служат основным переносчиком *Tg. cruzi*, возбудителя болезни Чагаса.

Имеют крупные размеры от 1,5 до 3,5 см и характерную окраску тела, крылья в сложенном состоянии занимают центральную часть тела (рис. 224). Кровососущие, ведут ночной образ жизни. Обитают в норах диких животных и гнездах птиц, некоторые виды тесно связаны с человеком, заселяют глинобитные дома, тростниковые и камышовые хижинны или крыши, постройки для скота и птицы, норы домашних грызунов. Такие виды играют основную роль в передаче заболевания человеку.



Рис. 224. Поцелуйный клоп.

Питаются кровью на всех стадиях развития. Нападая на человека, клопы кусают его около глаз или в губы на месте перехода кожи в слизистую оболочку (отсюда название). Напившись крови, клоп поворачивается на 180° и выпускает на место укуса каплю фекалий, содержащую трипаносом, которые внедряются или в ранку от укуса, или в места расчесов. Зараженность клопов в очагах составляет 50%.

Основная мера профилактики — улучшение социально-бытовых условий (постройка домов улучшенного типа, замена соломенных и тростниковых крыш другими материалами). Уничтожение природного резервуара затруднено, поскольку клопы паразитируют на животных различных видов.

19.3.3. Мошки

Относятся к семейству Simuliidae. Распространены в различных районах земного шара, но переносчиками заболеваний являются только в Африке, Южной и Центральной Америке, где переносят возбудителей онхоцеркозы. Размеры мелкие, от 1,5 до 5 мм. Окраска темная или темно-коричневая. Тело толстое и короткое, ножки и усики также короткие. Хоботок короткий и толстый, его длина значительно меньше диаметра головы. Кровососущие только самки, которые нападают на открытом воздухе в светлое время суток.

Развитие происходит в быстро текущих, порожистых реках и речках. Яйца приклеиваются к водным растениям или камням, погруженным в воду. Личинки обитают в воде. Имеют червеобразную форму, развитые органы прикрепления к подводным предметам в виде

выростов, снабженных крючьями. Куколки находятся внутри коконов, плотно прикрепленных к подводным предметам.

М е р ы б о р ь б ы — обработка протекающей воды жидкими инсектицидами.

19.3.4. Песчаная блоха

Распространена в тропической Африке, Южной и Центральной Америке.

Размеры до 1 мм в длину. Окраска желтовато-серая. Обитает в сухой траве, в помещениях животных, в хижинах. Самец и неоплодотворенные самки являются эктопаразитами. Оплодотворенные самки нападают на человека и животных (собака, свинья, грызуны) и, внедряясь в толщу эпидермиса, становятся внутрикожными паразитами. Размеры самки увеличиваются вследствие развития большого числа яиц (до нескольких сотен). После созревания яйца выбрасываются наружу, а самка погибает на месте внедрения и вместе с поврежденными тканями отторгается.

Г л а в а 20

ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)

Важное медицинское значение имеют представители некоторых классов подтипа Позвоночных типа Хордовых (костные рыбы, птицы, млекопитающие), поскольку они способствуют распространению целого ряда паразитарных и природно-очаговых заболеваний.

Хордовые представляют наиболее высокоорганизованный тип животных. Отличительными признаками, характерными только для этой группы животных, являются:

1. Осевой скелет, или хорда, представляющая собой тяж, который тянется от переднего конца тела к заднему. У низших хордовых она существует в течение всей жизни, у высших — только в эмбриональном периоде, а затем заменяется позвоночником.

2. Центральная нервная система в виде трубки, внутри которой находится полость (невроцель).

3. Жаберные щели расположены в стенке глотки, посредством которых полость глотки сообщается с внешней средой. У низших (водных) хордовых жаберные щели сохраняются в течение всей жизни, у высших — только в эмбриональном периоде.

4. Определенный порядок расположения осевых органов в дорсо-вентральном направлении: сначала идет нервная трубка, под ней расположена хорда, затем — пищеварительная трубка, ниже — сердце или орган, его заменяющий.

Наряду со специфическими только для хордовых признаками они имеют признаки, общие с другими типами, что свидетельствует об их историческом родстве с более низко организованными животными. К таким признакам относятся: 1) билатеральная симметрия; 2) метаме-

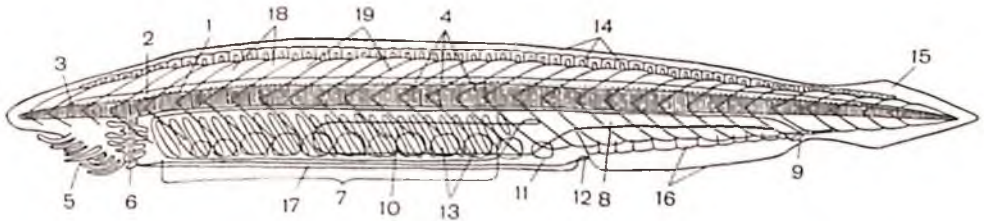


Рис. 225. Ланцетник.

1 — хорда, 2 — нервная трубка, 3 — непарный глаз, 4 — глазки Гессе; 5 — околоротовые щупальца, 6 — парус; 7 — глотка с жаберными щелями, 8 — кишечник; 9 — анальное отверстие; 10 — печеночный вырост; 11 — околожаберная полость, 12 — атриопор; 13 — гонады; 14—16 — плавники; 17 — метаплевральные складки; 18 — миомеры, 19 — миосепты.

рия, особенно ярко выраженная в эмбриональном периоде; 3) вторичная полость тела; 4) вторичный рот.

Из подтипов, относящихся к типу хордовых, будут рассмотрены подтипы Бесчерепных и Позвоночных.

Подтип Бесчерепные (Acrania). Низшие хордовые ведут пассивный образ жизни и имеют примитивную организацию.

Представителем этого подтипа является ланцетник (*Branchiostoma lanceolatum*) — небольшое морское животное длиной до 10 см, обитающее на морских отмелях. Большую часть времени проводит, зарывшись в песок, оставляя свободным лишь передний конец тела. Тело покрыто однослойным цилиндрическим эпителием, под ним лежит зачаток кутиса.

В мышечной системе хорошо выражена метамерия. Мышечные сегменты (миомеры) разделены соединительнотканными перегородками (миосептами). Граница миомеров правой и левой стороны не совпадают, что увеличивает подвижность.

Внутренний скелет представлен хордой. Нервная система в виде трубки, имеющей полость, — невроцель и небольшое расширение на переднем конце — мозговой пузырек. От трубки отходят периферические нервы. Органы чувств устроены очень просто. На переднем конце тела со спинной стороны имеется обонятельная ямка. Светочувствительные органы в виде так называемых глазков Гессе, расположены в выстилке невроцеля по всей длине нервной трубки.

Органы пищеварения представлены слабо дифференцированной пищеварительной трубкой. Она начинается ротовой воронкой, окруженной щупальцами, на дне которой находится рот, ведущий в глотку. Последняя составляет примерно половину длины пищеварительного тракта и выполняет одновременно функцию органа дыхания, поскольку ее стенки пронизаны жаберными щелями (свыше 100 пар). Глотка окружена околожаберной (атриальной) полостью, ее выходное отверстие (атриопор) находится на брюшной стороне тела у заднего края полости (рис. 225).

Глотка переходит в кишечник, не дифференцированный на отделы, длина его меньше длины тела. От начальной части собственно кишечника отходит направленный вперед трубчатый слепой вырост,

гомологичный печени более высокоорганизованных хордовых. Стенки печеночного выроста состоят из железистой ткани. Кишечник заканчивается анальным отверстием.

Ланцетник питается пассивно. Ток воды, создаваемый движением околоротовых шупалец, приносит в глотку взвешенные частицы пищи. На дне глотки находится желобок, выстланный железистым и мерцательным эпителием-эндостиль, играющий важную роль в процессах питания. Пища оседает на дно глотки, обволакивается слизью и с помощью мерцательного эпителия продвигается в кишечник, где происходит переваривание и всасывание.

Органами дыхания служат перегородки между жаберными щелями, в которых проходят кровеносные сосуды. Дыхание также происходит пассивно. Вода, попадающая в глотку, содержит кислород, который через жаберные щели поступает в кровь; после этого вода через отверстие околожаберной полости (атриопор) выделяется наружу.

Органами выделения служат нефридии, сидящие на межжаберных перегородках (до 90 пар). Один конец нефридиальной трубочки представляет воронку (нефростом), открывающуюся в целом, другой конец открывается в околожаберную полость. В стенке целома рядом с нефростомами находятся клубочки капилляров, из них продукты диссимиляции поступают в целом, а затем в нефридии.

Кровеносная система замкнутая, имеет один круг кровообращения, сердца нет, его функцию выполняет брюшная аорта.

Ланцетники раздельнополые. Семенники и яичники сходны по внешнему виду и расположению — около 25 пар расположено метамерно на стенках целома в области глотки. При созревании половых продуктов они выносятся в атриальную полость через временные половые протоки, открывающиеся в стенке целома.

Подтип Позвоночные (Vertebrata s. Craniota). Позвоночные — высшие хордовые. В отличие от низших они ведут активный образ жизни, что обеспечивается прогрессивными изменениями их организации.

Активный образ жизни выражается в перемещениях, вызванных поисками более благоприятных условий обитания, пищи, особей другого пола или бегством от врагов. Позвоночные активно разыскивают и захватывают пищу. Формы приспособительных реакций к изменениям условий среды разнообразны.

Указанные особенности образа жизни находятся в прямой зависимости от прогрессивных изменений строения и функций. Возможность активных перемещений связана с изменениями скелета.

У подавляющего большинства позвоночных хорда вытесняется позвоночником, создающим более прочную опору для тела и органов передвижения. Одновременно он служит футляром для спинного мозга. Позвоночник развивается из скелетогенной соединительной ткани, окружающей хорду. У них появляются парные конечности, представленные парными плавниками рыб и пятипалыми конечностями наземных форм. К прогрессивным изменениям скелета относятся появление черепа, связанное с дальнейшим усложнением

нервной системы, и подвижного челюстного аппарата для захвата пищи.

В связи с частой сменой условий среды и разнообразием воздействующих факторов на переднем конце тела развиваются органы чувств, а передний отдел нервной трубки превращается в головной мозг. Появление черепа предохраняет формирующиеся органы от повреждений.

Активный образ жизни связан с повышением энергетических затрат, которые покрываются за счет изменений в органах дыхания и кровообращения. Площадь органов дыхания (жабры, легкие) значительно увеличивается. В кровеносной системе появляется сердце, что обеспечивает большее поступление крови к органам в единицу времени. Сочетание указанных изменений органов дыхания и кровообращения повышает уровень окислительных процессов и энергетический обмен.

В выделительной системе нефридии низших хордовых заменяются почками, обеспечивающими выведение из организма увеличивающегося количества продуктов распада.

Перечисленные морфофизиологические преобразования способствовали широкому распространению позвоночных и их последующей эволюции. Подтип позвоночных подразделяется на две группы: низших позвоночных (Anamniota), объединяющих круглоротых, рыб и амфибий, и высших позвоночных (Amniota), к которым относятся рептилии, птицы и млекопитающие.

Основные отличия между анамниями и амниотами касаются строения яиц и зародышевого развития.

Анамнии — первичноводные животные, ведут водный образ жизни постоянно или только на ранних стадиях онтогенеза. Отложенные яйца развиваются в воде.

Амниоты — первичноназемные животные, полностью утратившие связь с водной средой. Яйца развиваются на суше, имеют оболочку, защищающую от высыхания и проникновения микробов, увеличенное количество белка, обеспечивающего запас воды, необходимый для развития зародыша. Последний окружен водной оболочкой или амнионом (отсюда название амниоты, не имеющие амнион), защищающей зародыш от высыхания и механических повреждений.

В подтипе позвоночных медицинское значение имеют представители класса костных рыб, птиц и млекопитающих.

20.1. КЛАСС КОСТНЫЕ РЫБЫ (OSTEICHTHYES)

Многие виды рыб служат промежуточными хозяевами различных гельминтов человека.

Морфофизиологическая характеристика. Водные позвоночные. Тело обтекаемой формы, покрыто костной чешуей. Имеются парные конечности в виде грудных и брюшных плавников, а также непарные плавники. Органами дыхания служат жабры (4 пары), расположенные на стенках жаберных щелей глотки. Пищеварительный тракт слабо дифференцирован, подвижные челюсти, снабженные зубами, обеспечивают захват пищи. За счет роста

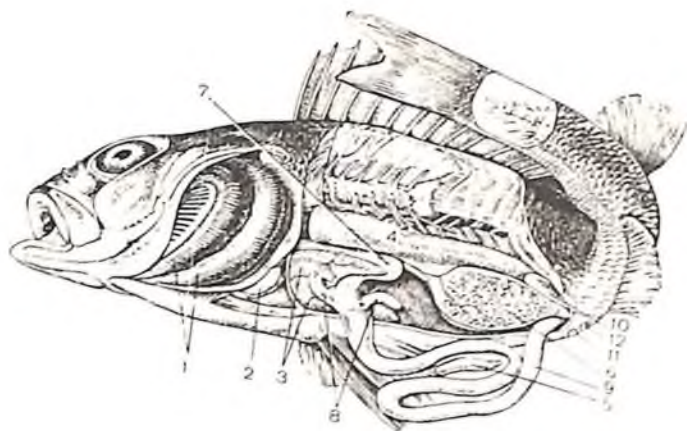


Рис. 226. Внутреннее строение рыбы.

4 — жабры, 2 — сердце, 3 — печень, 1 — плавательный пузырь, 5 — селезенка, 6 — кишечник, 7 — желудок, 8 — пищеварительные придатки кишки, 9 — кишка, 10 — мочевой пузырь, 11 — анальное отверстие, 12 — половое отверстие

спинной стенки глотки образуется плавательный пузырь — гидростатический аппарат. Головной мозг ихтиопсидного типа. Имеются органы осязания, обоняния, зрения, слуха. Специфичным для рыб органом чувств является боковая линия. Она представляет собой канал, идущий в кожных покровах на боковых стенках тела, сообщающийся многочисленными отверстиями с внешней средой. Стенки канала богаты чувствительными клетками. С помощью боковой линии рыбы ощущают направление тока воды, присутствие препятствий и т. д.

Кровеносная система имеет один круг кровообращения, сердце двухкамерное.

Органы выделения представлены туловищными почками. Раздельнополые. Оплодотворение, как правило, внешнее (рис. 226).

Медицинское значение. Участвуют в распространении гельминтов в качестве промежуточных хозяев. Некоторые рыбы ядовиты (см. 21.3).

Промежуточным хозяином (вторичным или дополнительным) кошачьего сосальщика служат представители семейства карповых: язь, чебак, плотва, европейская вобла, линь, красноперка, сазан, жерех, лещ и др. К промежуточным хозяевам (второй) представителя ленточных червей — широкого лентеца относятся многие преимущественно пресноводные рыбы: щука, налим, судак, окунь, ерш, озерный и проходной лосось, форель и др.

20.2. КЛАСС ПТИЦЫ (AVES)

Морфофизиологическая характеристика. В организации появляется ряд изменений как прогрессивного, так и приспособительного характера. Последние связаны с адаптацией к обитанию в воздушной среде.

Появляется перьевой покров, который предохраняет от потери тепла и механических повреждений. Контурные перья образуют летательную поверхность крыльев и рулевую плоскость хвоста. Скелет облегчен за счет пневматизации костей, отсутствия зубов и одновре-

менно более прочен благодаря срастанию групп костей между собой (череп, поясничные позвонки, крестец и др.).

Для пищеварительной системы характерно наличие двух отделов желудка (железистый и мускульный), компенсирующих отсутствие зубов, пары слепых отростков на границе тонкого и заднего отделов кишечника, клоаки, а также удлинение тонкого и укорочение заднего отдела пищеварительного тракта, не дифференцированного на толстую и прямую кишку.

К прогрессивным изменениям в кровеносной системе относится появление четырехкамерного сердца и полное разделение артериального и венозного кровообращения. Отмечается увеличение объема сердца и повышение частоты сердцебиений (до 75—79 ударов в минуту). Появляется двойное дыхание, частота дыханий увеличивается. Изменения в органах дыхания и кровообращения приводят к резкому усилению окислительных процессов и энергетического обмена. Отражением этого служит высокая температура тела — 41—42°C. Почки имеют большой объем. Мочевой пузырь у взрослых особей отсутствует (у зародышей имеется закладка мочевого пузыря), мочеточники открываются непосредственно в клоаку.

Нервная система достигает сравнительно высокого уровня развития. Головной мозг зауропсидного типа. Нервно-рефлекторная деятельность, приспособительные реакции разнообразны и сложны.

Из органов чувств очень хорошо развиты органы зрения, играющие ведущую роль при ориентировке в окружающей среде. Характерна совершенная двойная аккомодация. Обоняние развито слабо.

Яйцекладущие. У самок развиты половые органы только левой половины тела.

Птицы делятся на выводковых и гнездовых (птенцовых). У первых птенец, выйдя из яйца, способен к самостоятельному существованию, у вторых птенцы беспомощны и вскармливаются родителями.

М е д и ц и н с к о е з н а ч е н и е. Некоторые заболевания птиц могут передаваться человеку. Такие заболевания получили название орнитозов и пситтакозов.

Возбудителями орнитозов и пситтакозов служит группа мельчайших микроорганизмов, занимающих промежуточное положение между вирусами и бактериями, широко распространенных в природе среди многих видов птиц.

Пситтакоз — заболевание попугаев, обнаруженное у 31 вида этих птиц. Оно широко распространено в Южной Америке, где основными резервуарами служат несколько видов попугаев семейства Psittacidae, в Австралии, где основным резервуаром служат волнистые попугайчики (*Melopsittacus undulatus*) и какаду (*Psephotus*).

Заболевание проявляется в форме тяжелой пневмонии и нередко заканчивается смертью больного.

Распространение пситтакоза связано с разведением попугаев в питомниках, зоопарках или домашних условиях. Обычно встречаются единичные случаи заболевания, иногда — мелкие вспышки. Наряду с этим известны крупные эпидемии. Например, эпидемия в 1929—1930 г.

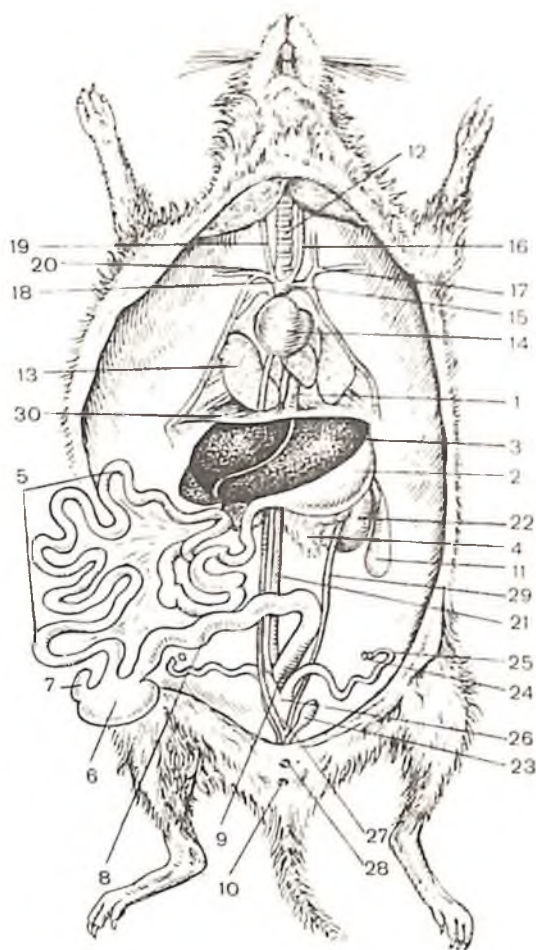


Рис. 227. Внутреннее строение крысы.

1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — печень; 4 — поджелудочная железа; 5 — тонкая кишка; 6 — 7 — слепая кишка; 8 — толстая кишка; 9 — прямая кишка; 10 — анальное отверстие; 11 — селезенка; 12 — трахея; 13 — легкие; 14 — сердце; 15 — аорта; 16 — левая сонная артерия; 17 — левая подключичная артерия; 18 — безымянная артерия; 19 — правая подключичная артерия; 20 — правая сонная артерия; 21 — задняя полая вена; 22 — почка; 23 — мочевой пузырь; 24 — яичники; 25 — маточная труба; 26 — матка; 27 — влагалище; 28 — половое отверстие; 29 — мочеточник; 30 — диафрагма.

в Европе и в Америке, откуда попугаи импортировались в 12 стран, где, в свою очередь, возникли вспышки заболевания.

Названием орнитозы объединяют группу заболеваний, поражающих различные виды птиц, в том числе и домашних (куры, утки, гуси, индейки). Заражение людей может происходить при контакте с птицами при уходе за ними и при обработке тушек во время массового забоя для пищевых целей.

Некоторые виды птиц служат промежуточными хозяевами токсоплазм, другие — природным резервуаром вирусов таежного весенне-летнего энцефалита (рябчик, поползень), японского энцефалита и др.

20.3. КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (МАММАЛИА)

Наиболее высокоорганизованная группа позвоночных. Во всех системах органов имеют прогрессивные изменения.

Морфологическая характеристика. Тело покрыто волосным покровом. В коже развиваются разнообразные железы — сальные, млечные, потовые. Кожные покровы играют важную роль в поддержании постоянной температуры тела: волосной по-

кров защищает от потери тепла, потовые железы, благодаря испарению пота, — от перегревания, кроме того, терморегуляция осуществляется за счет изменения кожного кровообращения.

Происходят преобразования скелета в области жаберных дуг, позвоночника, поясов конечностей.

В пищеварительной системе появляется гетеродонтная зубная система, дифференцируется и удлиняется кишечник, пищеварительные

железы достигают более совершенного развития, что повышает усвояемость пищи. Кишечник заканчивается анусом.

Дыхательная поверхность резко увеличивается за счет появления альвеол (в 50—100 раз больше поверхности тела). Сердце четырехкамерное, артериальная и венозная кровь полностью разделена, дуга аорты левая. Характерен высокий уровень энергетических процессов.

Почки тазовые, мочеточники впадают в мочевой пузырь, моченспускательный канал открывается самостоятельным отверстием.

Центральная нервная система достигает наивысшего развития. Головной мозг маммального типа. Приспособительные реакции совершенны. Органы чувств достигают исключительного развития.

Органы половой системы дифференцируются. Живородящие. Плод развивается в матке, детеныш вскармливается молоком (млечные железы — гомологи половых желез), что повышает его выживаемость (рис. 227).

Совокупность перечисленных морфофизиологических преобразований обеспечила млекопитающим широкое расселение. В настоящее время они распространены повсюду, кроме Антарктиды.

М е д и ц и н с к о е з н а ч е н и е. Среди млекопитающих медицинское значение имеют отряды Грызунов, Хищников, Парнокопытных и Приматов.

20.3.1. Отряды Грызуны (Rodentia)

Наиболее многочисленный и широко распространенный отряд млекопитающих. Обитают на всех континентах.

Имеют средние или мелкие размеры. Наиболее характерно строение зубов. Резцы развиты очень сильно, имеют долотообразную форму, лишены корней и растут в течение всей жизни. Клыков нет, между резцами и коренными зубами имеется широкий промежуток. Коренные зубы имеют широкую жевательную поверхность и служат для перетирания твердой пищи. Питаются грызуны в основном растительной пищей. В соответствии с этим кишечник длинный, хорошо развита слепая кишка, особенно у травоядных. Передний мозг имеет сравнительно небольшой объем, поверхность полушарий гладкая, извилин нет.

Биологической особенностью грызунов служит способность быстро размножаться, что связано с ранним половым созреванием и большой плодовитостью. Быстрое увеличение численности популяций в благоприятные годы приводит к возникновению эпизоотий (массовой заболеваемости), сопровождающихся множественной гибелью животных.

Важное медицинское значение имеют представители семейства беличьих и мышинных (рис. 228).

Семейство Беличьи (Sciuridae). Включает, кроме собственно белок, бурундуков, сусликов и сурков.

Б у р у н д у к и служат природным резервуаром таежного весенне-летнего энцефалита. Широко распространены в сибирской тайге. Образ жизни наземно-древесный.



Рис. 228. Представители отряда грызунов — природный резервуар возбудителей болезней человека.

а — бурундук; б — суслик; в — тарабаган; г — пестчатозубая крыса.

Суслики и сурки — природный резервуар чумы, туляремии, клещевых сыпнотифозных лихорадок. Суслики распространены в степных и горных районах. Мелкие животные, живут колониями в норах, питаются травой и семенами злаковых. Размножаются один раз в году. Обитают в степях Казахстана, полупустынях Средней Азии, степях Европейской части СССР, Закавказья, на Кавказе.

Сурки распространены в Сибири, степях Казахстана и Забайкалья, Средней Азии, Юго-Восточной Европе. Имеют более крупные размеры. Относятся к промысловым животным (мех и сало).

К этому же семейству относится тонкопалый суслик, служащий природным резервуаром кожного лейшманиоза. Распространен в Средней Азии.

Семейство Мышиные (Muridae). Самая многочисленная группа грызунов. Распространены по всему земному шару. Большинство имеет мелкие размеры, живет в норах, питается растительной пищей. Обладают высокой плодовитостью — некоторые виды размножаются в течение всего года.

Медицинское значение имеют мыши, крысы, полевки, песчанки. К наиболее распространенным мышиным относятся: домовая мышь (*Mus musculus*), обыкновенная полевка (*Apodemus agrarius*), домовая серая крыса, или пасюк (*Rattus norvegicus*).

Многие мышевидные грызуны служат промежуточными хозяевами альвеококка (особенно полевка), резервуарами туляремии (домовая

мышь), крысиных сыпно-тифозных лихорадок, геморрагических нефрозо-нефритов.

В пустынях Средней Азии распространены песчанки (*Rhombomys opimus*) — природный резервуар чумы, лейшманиоза, клещевого возвратного тифа.

Наиболее опасны с точки зрения медицины и подлежат полному и повсеместному уничтожению крысы, являющиеся природным резервуаром особо опасного заболевания — чумы, а также трихинеллеза и туляремии. В настоящее время существуют два рода чумных очагов: природные, где резервуаром являются крысы, не связанные с человеком, и очаги городского типа, связанные с крысами, перешедшими из природных условий в населенные пункты, преимущественно в портовые города. В очагах последнего типа в нашей стране главную роль играют серая крыса, или пасюк (*R. norvegicus*), и черная крыса (*R. rattus rattus*).

Профилактика заключается в эпидемиологическом наблюдении за территориями, угрожаемыми по чуме, истреблении грызунов и их паразитов (в нашей стране для этого существует сеть противочумных станций). Для предотвращения завоза чумы в порты и города проводятся карантинные мероприятия, предусмотренные международной конвенцией.

Из других отрядов класса млекопитающих медицинское значение имеют представители отряда Хищных (*Carnivora*) — волки, собаки, лисицы, песцы, шакалы, распространяющие эхинококкоз и альвеококкоз.

Представители отряда Парнокопытных (*Artiodactyla*): крупный рогатый скот — промежуточные хозяева бычьего цепня и эхинококка; мелкий рогатый скот (овцы, козы) — промежуточные хозяева эхинококка; свиньи и кабаны — резервуар трихинеллеза; представители отряда Приматов (*Primates*): обезьяны, которые в ряде районов тропиков служат источником заражения желтой лихорадкой, малярией.

Глава 21

ЯДОВИТЫЕ ЖИВОТНЫЕ

Ядовитыми называют животных, в организме которых вырабатывается вещество, способное вызывать при попадании в другой организм быстрое нарушение его жизнедеятельности или смерть.

Различают активнаядовитых и пассивнаядовитых животных. Животные первой группы имеют специальные железы, вырабатывающие ядовитый секрет, и приспособления — зубы, шипы, жало — для активного введения его в тело добычи или врага.

Пассивнаядовитые животные не имеют специальных желез, ядовитые вещества вырабатываются у них в различных органах, например у рыб могут содержаться в печени, брюшине, половых и кожных железах. Яд попадает в организм человека при употреблении рыб в пищу или попадании выделений на кожу или слизистые. Эти

животные могут быть опасными в течение всей жизни или только в отдельные периоды (размножение).

К активновядовитым животным относятся многие виды змей, рыб, два вида ящериц, представители перепончатокрылых насекомых, паукообразных, многоножек и кишечнополостных.

В группу пассивновядовитых животных входят некоторые виды моллюсков, земноводных, насекомых и рыб.

Яд любого животного оказывает на организмы разных видов неодинаковое действие. Например, укусы паука каракурта не опасны для овец, а у человека вызывает тяжелое заболевание, иногда заканчивающееся смертью. Исходя из этого вопрос о патогенности того или иного животного нельзя рассматривать в общей форме, а необходимо решать по отношению к тому или иному конкретному виду организмов.

21.1. КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

Кишечнополостные (Coelenterata) — низшие многоклеточные. Ядовитыми в основном являются медузные формы.

Строение медуз различных классов кишечнополостных в принципе одинаково. Тело имеет форму перевернутого колокола или зонтика, диаметром от нескольких сантиметров до 2 м. Спинная сторона выпуклая, брюшная — вогнутая. По краю колокола расположены многочисленные щупальца, длина которых иногда достигает 30 м. В эктодерме расположены клетки различных типов, в том числе стрекательные, служащие для защиты и нападения. Стрекательная клетка содержит капсулу с крышечкой, внутри которой находится свернутая в спираль нить, выделяющая ядовитое вещество. На поверхности клетки имеется чувствительный волосок, при прикосновении к которому нить выбрасывается и вводит в тело добычи или врага ядовитую жидкость, поражая его. Наибольшее количество таких клеток находится на щупальцах вокруг ротового отверстия.

Гонионема, или «крестовичок» (*Gonionemus vertens agassiz*), встречается у побережья Приморского края и Сахалина.

Морфологическая характеристика. Небольшая медуза диаметром 17—25 мм. Колокол уплощен, в центре брюшной стороны расположен хоботок, на конце которого находится ротовое отверстие с четырьмя бахромчатыми губами. По краю колокола расположены довольно длинные щупальцы. Внутри тела медузы видны четыре крестообразно расположенных темных канала, вдоль которых лежат половые железы, также окрашенные в темный цвет. Они хорошо выделяются на фоне зеленовато-желтого колокола, за что медуза получила название крестовичок. Гонионемы обитают на мелководье в прибрежной зоне в зарослях водорослей, хорошо прогреваемых.

У берегов дальневосточных морей массовое появление половозрелых медуз приходится на середину июня, в конце августа — начале сентября они исчезают. Особенно много медуз в годы с жарким летом и небольшим количеством осадков.

Патогенное действие. При соприкосновении с медузой

человек испытывает ощущение ожога. На месте поражения развивается покраснение, зуд, отек (через 20 мин). Через 30—40 мин развиваются общие явления: боли в пояснице, конечностях, суставах, судорожные подергивания мышц. Появляются общая слабость, удушье, затруднение дыхания. Общее тяжелое состояние длится от 2 до 5 дней.

Профилактика. Не купаться в зонах обитания медуз в утренние и вечерние часы. При массовом появлении медуз купание в этих районах вообще запрещается. Нельзя вылавливать медуз руками во время купания.

Опасна также медуза хиропсальмус, распространенная в Индийском океане и у берегов Северной Австралии, и карибдея. Последняя встречается в тропических районах Тихого, Атлантического и Индийского океанов.

21.2. ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Ядовитые формы встречаются в классе паукообразных и насекомых.

21.2.1. Паукообразные

К числу активоядовитых паукообразных относятся скорпионы и некоторые виды пауков.

Скорпионы (отряд Scorpionidae). Обитают в районах с жарким и геплым климатом. На территории СССР встречаются 5 видов, в основном в Крыму, на Кавказе, большинство в Средней Азии.

Морфологическая характеристика. Длина тела от 4 до 17 см. Тело расчленено на головогрудь, широкое сегментированное переднебрюшье и узкое также сегментированное заднебрюшье (рис. 229). На последнем сегменте заднебрюшья расположена пара ядовитых желез, протоки которых проходят в игловидный конец сегмента. Скорпионы — ночные хищники.

Патогенное действие. Уколы скорпионов вызывают болезненные явления обычно местного характера: боль, интенсивное покраснение, отек, который может распространиться на значительное расстояние, иногда появление пузырей. Болевые ощущения могут длиться несколько часов. При тяжелых отравлениях общетоксические явления развиваются в течение первого часа: судороги, затруднение речи, дыхания, глотания. Появляется лихорадка, тошнота, одышка, сердцебиение, головокружение, подергивание мышц, потливость. Известны случаи, когда при нарастающих симптомах сердечной слабости наступает смерть пострадавшего. В качестве противоядия применяют специфическую сыворотку.

Профилактика. При ночевке в палатках, шалашах необходимо внимательно осматривать постель, обувь, встряхивать платье. Рекомендуется спать на шерстяной кошке.

Пауки (отряд Aranei). Каракурт (*Latrodectus tetricus*). Распространен в СССР на юге Украины, в Средней Азии, Молдавии, степных зонах Крыма и Кавказа. Обитает в полынных степях и полупустынных районах.

Морфологическая характеристика. Тело разделено на головогрудь и несегментированное брюшко. У основания хелицер расположены ядовитые железы, протоки которых открываются на конечном подвижном членике хелицер. В тело жертвы паук вводит слюну, содержащую ферменты, растворяющие ткани, а затем всасывает полужидкую пищу. Самки много крупнее самцов. Для человека имеют значение тарантул и каракурт. передвижения. Самки много крупнее самцов. Для человека имеют значение тарантул и каракурт.

Самки каракурта достигают в длину 1,5—2 см. Брюшко округлой или овальной формы, черного цвета, у среднеазиатского каракурта на черном фоне видны пунцово-красные пятнышки. Самцы значительно меньше — до 1 см. Яд самцов менее токсичен, чем у самок, и для человека практически не опасен. После оплодотворения самцы обычно поедаются самкой, уцелевшие особи быстро погибают.

Самка откладывает яйца в кокон шаровидной формы, диаметром 1,5 см, желтого цвета, образуя до 5—6 коконов. Кокон содержит до 300—400 яиц и помещается в гнезде, которое представляет собой комок паутины. Гнезда самки строят на поверхности земли около крупных камней, под низким кустарником и обычно находятся рядом с ними в укрытии. Молодь выходит из яиц внутри кокона, но не покидает его до весны. Половой зрелости достигают в июне, и в это время широко мигрируют, расселяясь по территории. Вторая миграция связана с расселением после копуляции. В соответствии с двумя миграциями наблюдаются две волны укусов в сельской местности.

Патогенное действие. В момент укуса ощущается глущая боль, которая усиливается и быстро распространяется по всему телу, концентрируясь в эпигастрии. Через 5—30 мин развивается картина общей интоксикации. Появляются боли в суставах конечностей, судороги групп мышц. Развивается ощущение онемения в конечностях. Характерно общее возбуждение, чувство страха, иногда галлюцинации. Четко выражены симптомы «острого живота»: острые схваткообразные боли, которые продолжаются в течение 2—3 сут. Температура до 38°, озноб. Сердечно-сосудистые нарушения. Дыхание частое, речь затруднена. Возможен летальный исход.

Считают, что токсичность яда каракурта значительно выше токсичности яда гремучей змеи.

Для лечения используется специфическая антитоксическая противокаракуртовая сыворотка, которая быстро прекращает интоксикацию, независимо от срока введения. Кроме этого, применяют симптоматическую терапию.

Диагностические ошибки, вызванные недостаточным знанием симптоматики укусов каракурта, приводят нередко к неоправданным оперативным вмешательствам на органах брюшной полости и задержке специфической неотложной помощи, что ведет к тяжелым последствиям.

Профилактика. Для предохранения от укусов следует избегать ночевки под открытым небом в районах обитания каракуртов, особенно в период миграции. При ночевке следует использовать

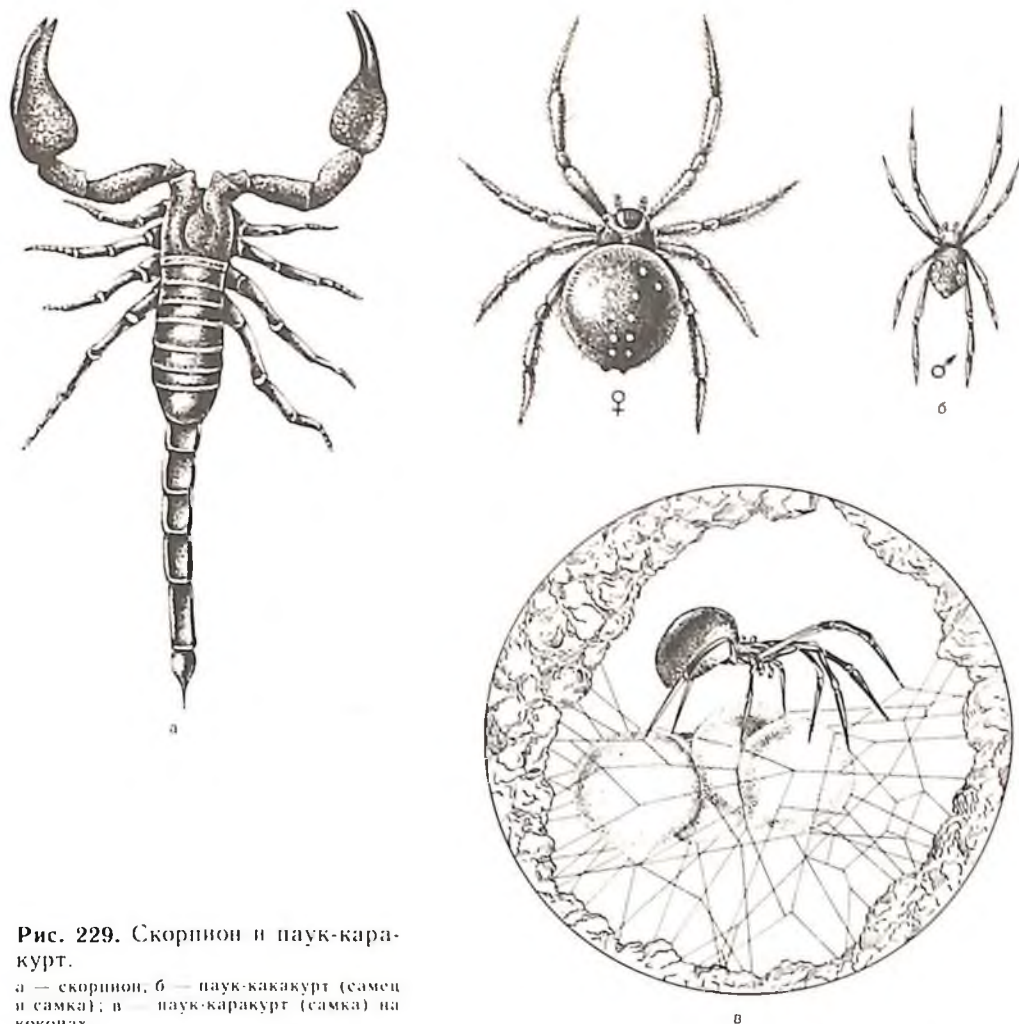


Рис. 229. Скорпион и паук-каракурт.

а — скорпион, б — паук-каракурт (самец и самка); в — паук-каракурт (самка) на коконах.

противомоскитный полог. В целях уничтожения каракуртов осенью и ранней весной собирают и сжигают коконы с зимующими паучками, выжигают растительность. Практикуется выпас на пастбищах, зараженных каракуртами овец, которые вытаптывают и поедают пауков. Для овец яд каракуртов неопасен.

Тарантул (*Lycosa singoriensis*). Обитает в южных и центральных районах Европейской части СССР и Средней Азии. Крупный паук, достигающий 6 см в длину, темно-бурой окраски. Живет в земляных норах. Укус болезнен, но для человека опасности не представляет. Яд тарантула, обитающего в Бразилии, вызывает некроз тканей в области поражения.

21.2.2. Насекомые

Пчелы и осы (отряд Hymenoptera). Среди пчел наиболее опасна медоносная пчела, среди ос — европейский и азиатский шершень.

Морфофизиологическая характеристика. См. 18.3.

Патогенное действие. Как правило, опасны множественные укусы (когда на человека нападает рой). В то же время известны случаи, когда смерть пострадавшего наступает через несколько минут от единичного укуса вследствие аллергии к яду. Общие явления заключаются в появлении сильного зуда, крапивницы, отека, иногда одышка, острые нарушения кровообращения. Лечение симптоматическое.

Профилактика. При работе с пчелами необходимо использовать защитные сетки. Нельзя сбивать, разорять осиные гнезда. При уничтожении ос следует пользоваться защитной одеждой.

21.3. РЫБЫ

Большинство активнаяядовитых рыб вводят яд, вырабатываемый ядовитыми железами, при уколах лучами плавников или шипами, расположенными на основании жаберных крышек, на хвосте или у основания спинного плавника.

Скаты-хвостоколы. Распространены в Атлантическом, Индийском, Тихом океанах. В СССР встречаются в прибрежной зоне Черного моря, в западной части Азовского, у берегов морей Дальнего Востока.

Крупные придонные рыбы до 2—2,5 м в длину. Тело уплощенное, по бокам расположены веерообразные плавники. Хвост длинный, несет один или несколько шипов с мелкими зубчатыми краями, расположенными ближе к основанию. Шипы могут достигать 28 см в длину (рис. 230, а). Ядовитые железы расположены в бороздках, проходящих вдоль шипов, имеют вид губчатой ткани сероватого цвета.

При испуге или прикосновении хвостоколы наносят хвостом удары и вонзают шип в тело человека.

Морские драконы, скорпионы или змейки встречаются в Атлантическом океане, Средиземном, Черном и Балтийском морях. Наиболее ядовитые рыбы зоны умеренного климата.

Небольшие рыбы длиной около 30—45 см, тело сильно сжато с боков, глаза находятся на спинной поверхности головы, сильно сближены между собой. Ядовитыми являются лучи первого спинного плавника и шипы жаберных крышек. Рыбы обитают, как правило, в заливах и бухтах с ровным дном, ведут придонный образ жизни, зарываясь в песок до уровня глаз. Схваченные рукой человека, сильно изгибаются и могут нанести удар оттопыренными жаберными крышками. Яд содержит нейро- и гемотоксины.

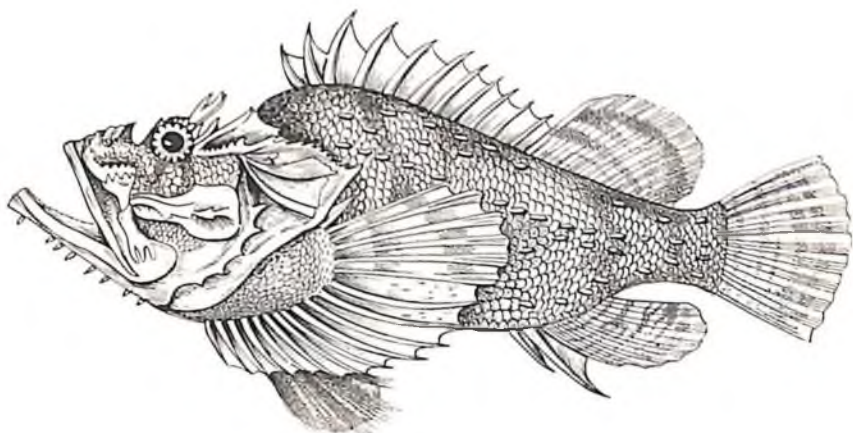
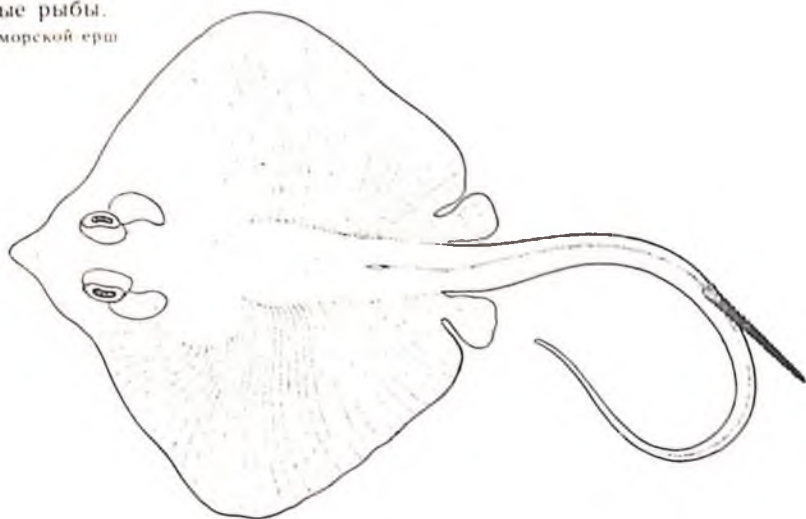
Морские ерши. Имеют длину около 25 см. Голова большая, тело сжатое с боков. Живут среди камней и водорослей, малоподвижны. Ядовиты лучи плавников (см. рис. 230, б).

Морской окунь. Обитает в толще воды. Относится к промысловым рыбам.

Патогенное действие ядовитых рыб. В момент укола ощущается резкая боль, быстро распространяющаяся. Появля-

Рис. 230. Ядовитые рыбы.

а — хвостокол, б — морской ерш

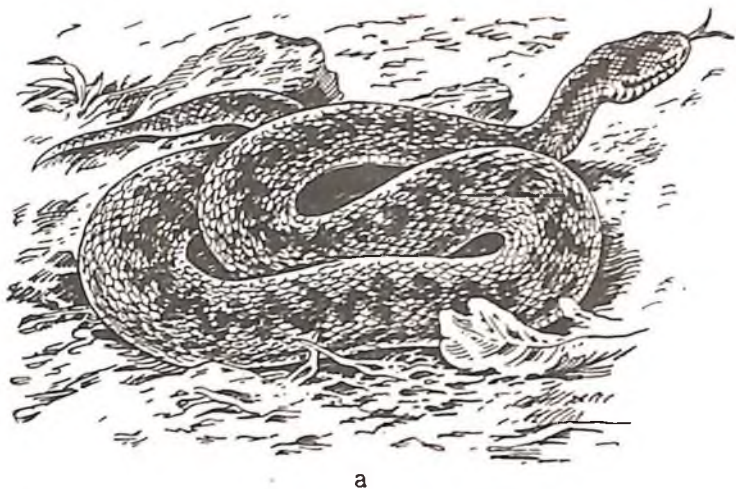


ется чувство страха, слабость, иногда человек теряет сознание. Обычно появляется лихорадка, тошнота, рвота, иногда сильные судороги. Пораженные конечности отекают. На месте укула возникает покраснение, возможен некроз тканей, образование язв.

В случае тяжелого отравления возможен смертельный исход в течение суток, при легких формах отравления все симптомы проходят через 2—3 дня.

21.4. АМФИБИИ

У земноводных ядовиты кожные железы. Наиболее сильно действующий яд у африканских древесных лягушек и жаб.



а

Рис. 231. Ядовитые змеи.
а — обыкновенная гадюка, б — гадюка рогатая.



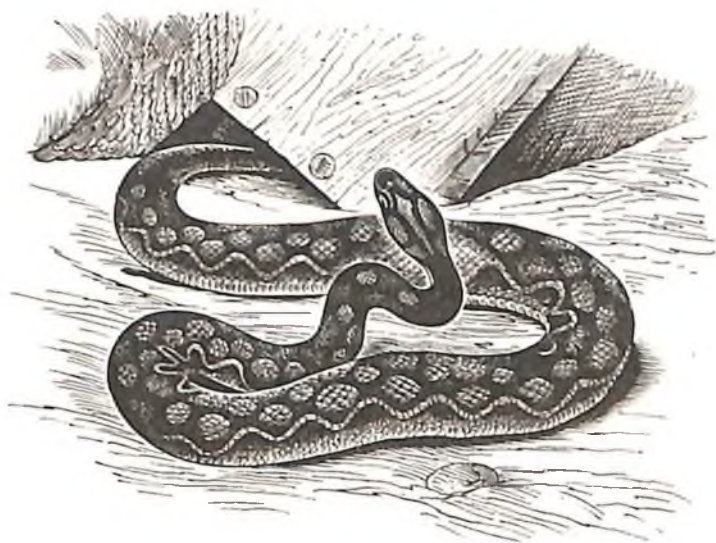
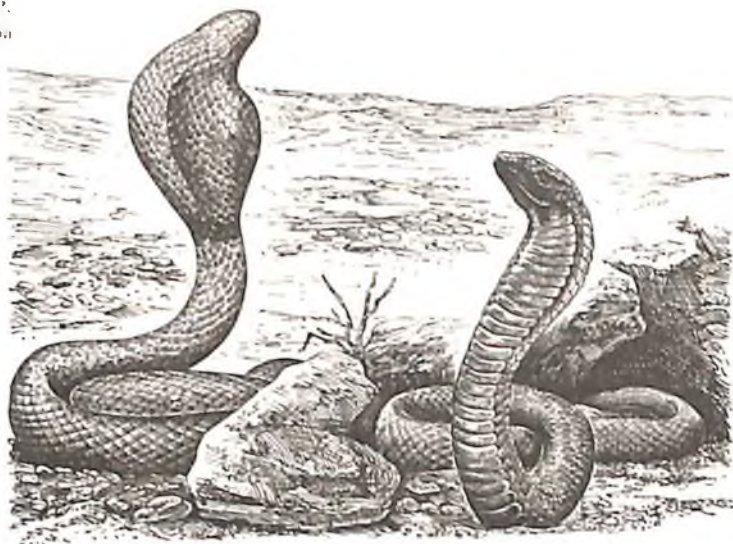
б

21.5. РЕПТИЛИИ

Ядовитые рептилии относятся к отряду змей. В СССР к ядовитым относятся несколько видов гадюк, в том числе гюрза и песчаная эфа, два вида гремучих змей (щитомордники) и кобра, относящаяся к семейству аспидов (рис. 231). Наиболее распространена гадюка обыкновенная. Имеет сероватую окраску с темной зигзагообразной полосой на спинной стороне. Живет в лиственных и смешанных лесах. Распространена в СССР в Европейской части и Сибири. Охотится ночью, ловит мышей-полевок, лягушек, ящериц. Живородящая. На зиму гадюки собираются в подземных убежищах. Укусы очень болезненны, но смертельные исходы редки.

Рис. 231. *Продолжение.*

и — кобра, г — песчаная эфа



Гюрза — наиболее крупная гадюка. Имеет сероватый или светло-бурый цвет с темными пятнами на спине. Длина до 1—2 м. Встречается в Закавказье и Средней Азии. Обычно обитает в невысоких горах, сухих безводных степях. Укус очень опасен.

Песчаная эфа — небольшая гадюка, длиной до 70 см, обитает в районах пустынь Средней Азии. Живет на песчаной почве, покрытой кустарником, и в предгорьях среди камней. Окраска песчано-желтоватая. Яд несколько менее токсичен, чем у гюрзы.

Среднеазиатская кобра — обитает в Южной Туркмении, Южном Узбекистане и Таджикистане. Достигает 1,5 м в длину. Тело желтоватого или оливкового цвета. В позе угрозы поднимает переднюю

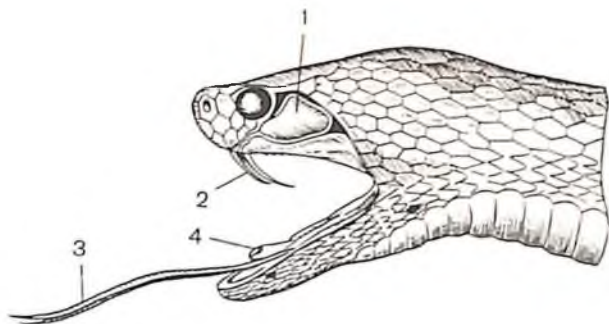


Рис. 232. Ядовитый аппарат гадюки:

1 — ядовитая железа, 2 — ядовитый зуб, 3 — язык, 4 — отверстие гортани

треть тела вертикально, держа голову горизонтально, и расширяет шею за счет раздвигания ребер. Живет в предгорьях между камней, в ущельях с зарослями кустарника. Летальность среди пострадавших весьма значительна.

Щитомордник — имеет сероватую или светло-бурую окраску с темными пятнами или поперечными полосами на спине. Хвост резко укорочен. Общая длина тела до 75 см. Живет в зарослях густой растительности. Распространен от Заволжья до Дальнего Востока, включая Среднюю Азию и Южную Сибирь.

Ядовитый аппарат. Ядовитые железы лежат в боковых частях головы, позади глаз над верхними челюстями (рис. 232). Характерная особенность ядовитых змей — присутствие двух специальных зубов, имеющих внутренние каналы (гадюка) или борозды (аспиды) для выведения яда. Зубы отличаются от остальных большей длиной, чаще слегка изогнуты, реже прямые. Борозды проходят по передней стороне зубов, их края сильно сближены. Внизу, не доходя до конца зуба, бороздки образуют расширение, через которое яд выделяется наружу. Каналы также открываются на передней поверхности зубов, поблизости от вершины. В верхнее отверстие каналов и борозд открываются выводные протоки ядовитых желез.

В состоянии покоя ядовитые зубы подогнуты под край верхних челюстей и занимают относительно горизонтальное положение. Готовясь к укусу, змея раскрывает пасть, верхние челюстные кости сдвигаются, ядовитые зубы принимают вертикальное положение и при укусе вводятся в тело жертвы. В этот момент сокращаются височные мышцы, сдавливая ядовитые железы, и яд выталкивается в протоки. Ядовитые зубы очень хрупкие и нередко во время укуса ломаются, но быстро восстанавливаются благодаря тому, что рядом находятся почти готовые заготовки новых зубов.

Довольно широко распространено неправильное представление, что змея имеет жало, с помощью которого вводит яд. На самом деле это не жало, а язык, служащий органом осязания.

Патогенное действие. Действие змеиного яда многогранно. Он содержит большое количество (свыше 10) биологически активных компонентов. Из них наиболее опасны нейротоксины, действующие на нервную систему и дыхательный центр, и токсины, действующие на кровеносную систему.

В результате воздействия нейротоксинов наступает угнетение дыхательного центра, паралич дыхательной мускулатуры. В результате воздействия гемотоксинов возникает, с одной стороны, образование тромбов, с другой — снижение свертываемости крови, что обуславливает массивные внутренние кровоизлияния, при этом одновременно нарушается целостность эндотелия кровеносных сосудов. В яде аспидов (кобра) преобладают нейротоксины, в яде гадюк — гемотоксин.

На месте укуса обычно заметны две довольно крупные красные точки, затем покраснение, кровоизлияния, быстро нарастающий отек. Отекают не только пораженная конечность, но и не пораженная, а также часть туловища. Объем пораженной конечности увеличивается в $1\frac{1}{2}$ —2 раза. При тяжелой степени отравления объем отечной жидкости составляет 2—4 л, что приводит к обескровливанию внутренних органов. Возникает анемия головного мозга, а также паралич дыхания.

Общая реакция выражается в тошноте, рвоте, снижении артериального давления, снижении, а затем подъеме температуры, множественных кровоизлияниях, отечности.

Летальность при отравлении ядом обыкновенной гадюки составляет 0,3—0,5%, при отравлении ядами гюрзы и эфы — 5—15%, при более легких формах больной выздоравливает через 5—15 дней.

При укусе кобры местные явления выражены слабо, зато быстро развивается восходящий паралич двигательной мускулатуры — последовательное поражение нижних конечностей, туловища, верхних конечностей, шеи, лица. Поражается дыхательная мускулатура, и угнетается дыхательный центр, частота дыхания снижается до 3—4 раз в минуту. Действие нейротоксинов вызывает головокружение, нарушения зрения, слуха, тошноту, рвоту. Смерть чаще наступает в первые сутки в связи с прогрессирующим угнетением дыхания.

При легких формах отравления сначала нормализуется дыхание, а затем восстанавливаются функции мышц, в первую очередь нижней конечности.

По данным Ф. Ф. Талызина с сотрудниками, яд среднеазиатской кобры оказывает как периферическое, так и центральное действие.

Лечение человека, укушенного ядовитой змеей, должно быть безотлагательным и квалифицированным.

Лучший метод — введение противоядной антитоксической сыворотки, нейтрализующей действие яда; одновременно проводится систематическое лечение. Наложение жгутов на пораженную конечность, по данным современной медицины, имеет отрицательные последствия.

Профилактика. Соблюдение мер предосторожности в районах, где много змей. Следует носить высокие сапоги во время экскурсий, изыскательских работ; нельзя раздвигать руками траву, переворачивать руками камни, разбирать упавшие стволы деревьев.

В «змеиных» районах пункты медицинской помощи должны быть снабжены антитоксическими сыворотками и инструкциями по оказанию первой помощи пострадавшим.

С О Д Е Р Ж А Н И Е

| | |
|--|-----|
| Предисловие | 3 |
| Введение (В. Н. Ярыгин) | 4 |
| Глава 1. Этапы развития биологии (В. Н. Ярыгин) | 5 |
| 1.1. Методологические вопросы биологии | 7 |
| РАЗДЕЛ I. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА | |
| Глава 2. Общая характеристика живого (В. Н. Ярыгин) | 11 |
| 2.1. Свойства и определение жизни | 11 |
| 2.2. Уровни организации жизни | 14 |
| Глава 3. Биология клетки (В. Н. Ярыгин) | 17 |
| 3.1. Принципы структурно-функциональной организации клетки | 17 |
| 3.1.1. Поток информации | 26 |
| 3.1.2. Поток энергии | 31 |
| 3.1.3. Поток вещества | 32 |
| 3.1.4. Другие внутриклеточные механизмы | 32 |
| 3.1.5. Клетка как целостность. Коллоидная система протоплазмы | 33 |
| 3.2. Закономерности существования клетки во времени | 33 |
| 3.2.1. Химическая и структурная организация хромосом | 35 |
| 3.2.2. Изменения наследственного материала в митотическом цикле | 39 |
| 3.3. Понятие о карิโอ типе | 42 |
| 3.4. Клеточная теория | 47 |
| 3.5. Эволюция клетки | 48 |
| Глава 4. Размножение (В. Н. Ярыгин) | 51 |
| 4.1. Классификация способов размножения | 52 |
| 4.2. Смена поколений | 57 |
| 4.3. Половые клетки | 57 |
| 4.4. Гаметогенез | 59 |
| 4.5. Чередование гаплоидной и диплоидной фазы жизненного цикла | 64 |
| 4.6. Пути приобретения организма биологической информации | 64 |
| Глава 5. Генетика (В. Н. Ярыгин) | 66 |
| 5.1. Введение в генетику | 66 |
| 5.1.1. Основные направления генетики человека | 69 |
| 5.1.2. Генетика человека и евгенические программы | 72 |
| 5.2. Наследственность | 74 |
| 5.2.1. Структурно-функциональные уровни организации наследственного материала эукариот | 74 |
| 5.2.2. Ген и его свойства | 75 |
| 5.2.3. Закономерности наследования, установленные Г. Менделем | 82 |
| 5.2.4. Хромосома. Положения хромосомной теории наследственности | 83 |
| 5.2.5. Генетическая система организма (генотип, геном) | 87 |
| 5.2.6. Функционально-генетическая классификация генов | 93 |
| 5.2.7. Полигенная наследственность | 94 |
| 5.2.8. Наследственность и наследование. Типы и варианты наследования признаков | 96 |
| 5.2.9. Фенотип организма. Факторы, определяющие развитие фенотипа | 104 |
| 5.2.10. Молекулярно-биологические представления о строении и функционировании генов | 111 |
| 5.2.11. Цитоплазматическая наследственность | 116 |
| 5.2.12. Генетический анализ. Методы генетических исследований человека | 117 |
| 5.3. Изменчивость | 125 |
| 5.3.1. Фенотипическая изменчивость | 127 |
| 5.3.2. Генные мутации | 128 |
| 5.3.3. Биологические антиму тационные механизмы | 132 |

| | | |
|----------|---|-----|
| 5.3.4. | Хромосомные мутации | 135 |
| 5.3.5. | Геномные мутации | 137 |
| 5.3.6. | Соматические мутации | 140 |
| 5.3.7. | Комбинативная изменчивость | 141 |
| 5.3.8. | Медико-генетический аспект брака | 142 |
| 5.3.9. | Генетическая инженерия | 145 |
| 5.3.10. | Медико-генетическое консультирование | 147 |
| Глава 6. | Биология развития (И. М. Яровая, В. Н. Ярыгин) | 149 |
| 6.1. | Определение и типы индивидуального развития | 149 |
| 6.2. | Периодизация онтогенеза | 151 |
| 6.3. | Предэмбриональный период | 153 |
| 6.3.1. | Морфофункциональная организация зрелых половых клеток | 157 |
| 6.4. | Эмбриональное развитие | 161 |
| 6.4.1. | Оплодотворение | 161 |
| 6.4.2. | Дробление. Бластула | 166 |
| 6.4.3. | Гастрюляция | 170 |
| 6.4.4. | Гастрюляция у представителей некоторых классов позвоночных животных | 173 |
| 6.4.5. | Образование тканей и органов | 177 |
| 6.4.6. | Провизорные органы зародышей позвоночных | 179 |
| 6.5. | Механизмы онтогенеза на клеточных и надклеточных уровнях | 182 |
| 6.5.1. | Эмбриональная индукция | 184 |
| 6.5.2. | Изменение клеток и клеточных комплексов в эмбриональном развитии | 187 |
| 6.5.3. | Морфогенез | 190 |
| 6.5.4. | Факторы интеграции процессов развития | 193 |
| 6.5.5. | Влияние внешней среды на развитие организма | 196 |
| 6.5.6. | Нарушение эмбриогенеза | 197 |
| 6.5.7. | Внутриутробное развитие человека | 201 |
| 6.6. | Постэмбриональное развитие. Рост организма | 204 |
| 6.7. | Старость и старение. Смерть как биологическое явление | 207 |
| 6.7.1. | Изменения органов и систем организма млекопитающих и человека в процессе старения | 211 |
| 6.7.2. | Молекулярные и клеточные проявления старения | 214 |
| 6.7.3. | Механизмы старения | 215 |
| 6.8. | Регенерация | 217 |
| 6.8.1. | Трансплантация | 220 |
| 6.9. | Гомеостаз в индивидуальном развитии | 221 |
| 6.9.1. | Понятие о гомеостазе. Роль нервной и эндокринной систем в обеспечении гомеостаза организма | 221 |
| 6.9.2. | Кибернетические основы гомеостаза | 224 |
| 6.9.3. | Гомеостатические механизмы в процессе индивидуального развития | 226 |
| 6.9.4. | Биологические ритмы | 227 |
| Глава 7. | Вопросы эволюции (В. Н. Ярыгин) | 229 |
| 7.1. | Очерк по истории эволюционной теории | 229 |
| 7.1.1. | Эволюционные представления в древнем мире | 229 |
| 7.1.2. | Эволюционная идея в биологии конца XVII начала XVIII веков | 230 |
| 7.1.3. | Эволюционная идея у естествоиспытателей и философов второй половины XVIII века | 231 |
| 7.1.4. | Развитие эволюционной идеи в России в XVIII веке | 232 |
| 7.1.5. | Эволюционная теория Ж. Б. Ламарка | 232 |
| 7.1.6. | Эволюционная теория Ч. Дарвина | 234 |
| 7.1.7. | Развитие дарвинизма в XIX веке | 237 |
| 7.2. | Понятие о виде | 239 |
| 7.3. | Понятие о популяции | 240 |
| 7.3.1. | Экологические характеристики популяции | 241 |
| 7.3.2. | Генетические характеристики популяции | 242 |
| 7.3.3. | Место видов и популяций в эволюционном процессе | 243 |
| 7.4. | Процесс видообразования. Действие элементарных эволюционных факторов в природных популяциях | 244 |

| | |
|---|-----|
| 7.4.1. Мутационный процесс | 244 |
| 7.4.2. Популяционные волны | 245 |
| 7.4.3. Изоляция | 247 |
| 7.4.4. Естественный отбор | 250 |
| 7.4.5. Пути и способы видообразования | 253 |
| 7.4.6. Генетико-автоматические процессы (дрейф генов) | 255 |
| 7.4.7. Наследственный полиморфизм природных популяций Генетический груз | 256 |
| 7.4.8. Адаптации организмов к среде обитания | 258 |
| 7.4.9. Происхождение биологической целесообразности | 260 |
| 7.5. Действие элементарных эволюционных факторов и генетико-автоматических процессов в популяции людей | 261 |
| 7.5.1. Понятие о популяции людей | 261 |
| 7.5.2. Мутационный процесс | 263 |
| 7.5.3. Популяционные волны | 264 |
| 7.5.4. Изоляция | 265 |
| 7.5.5. Генетико-автоматические процессы | 266 |
| 7.5.6. Естественный отбор | 268 |
| 7.5.7. Генетическое разнообразие и генетический груз в популяциях людей | 272 |
| 7.6. Микро- и макроэволюция | 275 |
| 7.7. Эволюция групп организмов | 277 |
| 7.7.1. Формы эволюции групп | 277 |
| 7.7.2. Типы эволюции групп | 277 |
| 7.7.3. Правила эволюции групп | 281 |
| 7.8. Эволюционный прогресс | 282 |
| 7.8.1. Неограниченный прогресс | 282 |
| 7.8.2. Биологический прогресс | 282 |
| 7.8.3. Морфофизиологический прогресс | 283 |
| 7.9. Эволюция и онтогенез (<i>Т. Н. Улиссова, И. М. Яровая</i>) | 285 |
| 7.9.1. Закон зародышевого сходства | 285 |
| 7.9.2. Биогенетический закон | 286 |
| 7.9.3. Теория филэмбриогенезов | 287 |
| 7.10. Эволюция и поведение | 288 |
| 7.10.1. Эволюция поведения | 288 |
| 7.10.2. Значение этологических признаков в эволюции групп животных | 291 |
| 7.11. Современная система органического мира | 291 |
| 7.11.1. Происхождение жизни | 293 |
| 7.11.2. Происхождение многоклеточных животных | 295 |
| 7.12. Общие закономерности филогенеза систем органов многоклеточных животных и человека (<i>Т. Н. Улиссова</i>) | 298 |
| 7.12.1. Эволюционная морфология и ее задачи | 298 |
| 7.12.2. Методы эволюционной морфологии | 299 |
| 7.12.3. Главные принципы и предпосылки эволюционных преобразований органов | 300 |
| 7.12.4. Способы морфофункциональных преобразований органов | 301 |
| 7.12.5. Соотносительные преобразования органов | 303 |
| 7.12.6. Возникновение и исчезновение органов в филогенезе. Рудименты и атавизмы | 306 |
| 7.13. Филогенез систем органов позвоночных (<i>Т. Н. Улиссова</i>) | 308 |
| 7.13.1. Наружные покровы | 308 |
| 7.13.2. Скелет | 311 |
| 7.13.3. Органы пищеварения (<i>Т. Н. Улиссова, И. М. Яровая</i>) | 322 |
| 7.13.4. Органы дыхания | 327 |
| 7.13.5. Органы кровообращения | 330 |
| 7.13.6. Нервная система | 337 |
| 7.13.7. Органы чувств | 342 |
| 7.13.8. Мочеполовая система | 347 |
| 7.13.9. Эндокринные железы | 353 |
| 7.13.10. Иммунная система (<i>В. Н. Ярыгин</i>) | 356 |

| | |
|--|-----|
| Глава 8. Антропогенез (В. Н. Ярыгин) | 358 |
| 8.1. Социальная сущность и биологическое наследство человека | 358 |
| 8.2. Закономерности антропогенеза | 360 |
| 8.3. Видовое единство человека. Понятие о расах | 364 |

РАЗДЕЛ II. ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА

| | |
|------------------------------|-----|
| (И. М. Яровая, В. Н. Ярыгин) | 367 |
|------------------------------|-----|

| | |
|--|-----|
| Глава 9. Введение в учение о биосфере | 367 |
| 9.1. Современные концепции биосферы | 367 |
| 9.2. Структура и функции биосферы | 368 |
| 9.3. Эволюция биосферы | 374 |
| Глава 10. Учение о ноосфере | 375 |
| 10.1. Биогенез и ноогенез | 375 |
| 10.2. Пути воздействия человечества на природу. Экологический кризис | 377 |

РАЗДЕЛ III. БИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

| | |
|----------------|-----|
| (В. Н. Ярыгин) | 381 |
|----------------|-----|

| | |
|--|-----|
| Глава 11. Элементы общей экологии | 381 |
| 11.1. Основные понятия экологии | 381 |
| 11.2. Концепция биогеоценоза | 383 |
| 11.3. Характеристика биоценоза (сообщества) | 386 |
| 11.4. Изменение биоценозов во времени | 387 |
| 11.5. Геоэкологические реакции на изменение экологической ситуации | 389 |
| Глава 12. Введение в экологию человека | 391 |
| 12.1. Общая характеристика среды обитания людей | 392 |
| 12.2. Экологическая дифференциация человечества | 395 |
| 12.3. Антропогенные экосистемы. Особенности экологии городов | 398 |
| 12.4. Адаптации человека к среде обитания | 400 |

РАЗДЕЛ IV. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПАРАЗИТИЗМА

| | |
|-----------------------|-----|
| (Ю. К. Богоявленский) | 403 |
|-----------------------|-----|

| | |
|--|-----|
| Глава 13. Паразитизм как форма биотических связей | 403 |
| 13.1. Формы биотических связей в природе | 403 |
| 13.2. Общая и медицинская паразитология. Предмет и задачи | 404 |
| 13.3. Основные понятия паразитологии | 409 |
| 13.3.1. Экологические основы классификации паразитизма | 409 |
| 13.3.2. Понятие о хозяине | 410 |
| 13.3.3. Происхождение паразитизма | 410 |
| 13.3.4. Взаимоотношения с системой паразит — хозяин на уровне особей | 411 |
| 13.3.5. Паразитоценоз | 414 |
| 13.3.6. Морфофизиологические адаптации к паразитическому образу жизни | 415 |
| Глава 14. Пути циркуляции возбудителей заболеваний в природе | 416 |
| 14.1. Резервуары и переносчики | 416 |
| 14.2. Трансовариальная передача возбудителей | 417 |
| 14.3. Экологические основы классификации болезней | 417 |
| 14.3.1. Инвазионные и инфекционные болезни | 417 |
| 14.3.2. Трансмиссивные болезни | 418 |
| 14.3.3. Природноочаговые заболевания | 418 |
| Глава 15. Экологические аспекты паразитологии | 420 |
| 15.1. Взаимоотношения в системе паразит — хозяин на уровне популяций | 421 |
| 15.2. Значение паразитизма как фактора устойчивости системы паразит — хозяин | 421 |
| 15.3. Распределение паразитов в популяции хозяина | 423 |
| 15.4. Расселение и поиск хозяина | 423 |

| | | |
|-----------|--|-----|
| | 15.5. Принципы систематики | 425 |
| Г л а в а | 16. Простейшие (медицинская протозоология) | 426 |
| | 16.1. Класс Саркодовые (Sarcodina) | 428 |
| | 16.1.1. Отряд Амебы (Amoebina) | 429 |
| | 16.2. Класс Жгутиковые (Flagellata) | 433 |
| | 16.2.1. Отряд Первичномонадные (Protomonadina). Род Лейшмания (Leishmania) | 434 |
| | 16.2.2. Отряд Многожгутиковые (Polymastigina) | 437 |
| | 16.3. Класс Споровики (Sporozoa) | 439 |
| | 16.3.1. Отряд Кровяные споровики (Haemosporidia) | 439 |
| | 16.3.2. Отряд Кокцидий (Coccidia) | 442 |
| | 16.4. Класс Инфузории (Infusoria) | 445 |
| Г л а в а | 17. Гельминты (медицинская гельминтология) | 448 |
| | 17.1. Тип Плоские черви (Platheminthes) | 448 |
| | 17.1.1. Класс Сосальщнки (Trematoda) | 450 |
| | 17.1.2. Класс Ленточные черви (Cestoda) | 458 |
| | 17.2. Тип Круглые черви (Nemathelminthes) | 475 |
| | 17.2.1. Класс Собственно круглые черви (Nematoda) | 475 |
| | 17.3. Методы овогельминтоскопии | 491 |
| Г л а в а | 18. Членистоногие (медицинская арахноэнтомология) | 492 |
| | 18.1. Подтип Жабернодышащие (Branchiata). Класс Ракообразные (Crustacea) | 493 |
| | 18.2. Подтип Хелицеровые (Chelicerata). Класс Паукообразные (Arachnida) | 496 |
| | 18.2.1. Отряд Клещей (Acari) | 498 |
| | 18.3. Подтип Трахейнодышащие (Tracheata). Класс Насекомые (Insecta) | 504 |
| | 18.3.1. Отряд Таракановые (Blattoidae) | 507 |
| | 18.3.2. Отряд Вши (Anoplura) | 508 |
| | 18.3.3. Отряд Блохи (Aphanta) | 510 |
| | 18.3.4. Отряд Двукрылые (Diptera) | 511 |
| Г л а в а | 19. Вопросы тропической паразитологии (Т. Н. Улиссова) | 519 |
| | 19.1. Простейшие | 519 |
| | 19.1.1. Трипаномы | 519 |
| | 19.1.2. Лейшмании | 522 |
| | 19.2. Гельминты | 523 |
| | 19.2.1. Кровяные сосальщнки (шистозомы) | 523 |
| | 19.2.2. Ришта | 526 |
| | 19.2.3. Филярии | 529 |
| | 19.3. Насекомые | 534 |
| | 19.3.1. Мухи це-це | 534 |
| | 19.3.2. Тритомовые (поцелуйфе) клопы | 535 |
| | 19.3.3. Мошки | 535 |
| | 19.3.4. Песчаная блоха | 536 |
| Г л а в а | 20. Тип Хордовые (Т. Н. Улиссова) | 536 |
| | 20.1. Класс Костные рыбы | 539 |
| | 20.2. Класс Птицы | 540 |
| | 20.3. Класс Млекопитающие | 542 |
| | 20.3.1. Отряд Грызуны | 543 |
| Г л а в а | 21. Ядовитые животные (Т. Н. Улиссова) | 545 |
| | 21.1. Кишечнополостные | 546 |
| | 21.2. Членистоногие | 547 |
| | 21.2.1. Паукообразные | 547 |
| | 21.2.2. Насекомые | 549 |
| | 212.3. Рыбы | 550 |
| | 21.4. Амфибии | 551 |
| | 21.5. Рептилии | 552 |

№ 30-а

Медицина 1934